

INFLUÊNCIA DA DISTÂNCIA GEOGRÁFICA NA SIMILARIDADE FLORÍSTICA DE CLAREIRAS E SUB-BOSQUES EM UMA FLORESTA DE TERRA FIRME NA AMAZÔNIA CENTRAL

Bráulio Almeida Santos

1. INTRODUÇÃO

Clareiras naturais têm sido consideradas um fator mantenedor de diversidade de espécies lenhosas em florestas tropicais, uma vez que permitem a persistência de populações de espécies pioneiras dentro de sistemas tipicamente sombreados (Brokaw, 1985; Schnitzer & Carson, 2001; Melo & Tabarelli, 2003). Na Serra do Luquillo em Porto Rico, *Cecropia schreberiana* recruta abundantemente depois que furacões abrem o dossel da floresta (Brokaw, 1998). Em Los Tuxtlas, no México, o sucesso no recrutamento de novos indivíduos de *Cecropia obtusifolia* está restrito a clareiras recentes (<3 anos) e grandes (>100m²; Álvarez-Buylla & Martínéz-Ramos, 1992). Na floresta Atlântica nordestina, *Hortia arborea* pode persistir nas clareiras a partir da constante perda de parte da copa por parte dos adultos, funcionando como uma fonte contínua de distúrbio necessária ao recrutamento de novas coortes (Melo & Tabarelli, 2003). Há portanto uma forte influência das clareiras na demografia e na estrutura populacional de espécies pioneiras em florestas tropicais.

Ecosistemas altamente heterogêneos são formados por um mosaico de micro-ambientes (e.g. clareiras de diversos tamanhos com diferentes idades, afloramentos rochosos, áreas intactas de topo e vale) que geralmente apresentam pouca similaridade florística entre si (Tuomisto et al., 1995), independente da distância que os separam. Por exemplo, clareiras naturais possuem uma flora lenhosa pouco parecida com aquela encontrada no sub-bosque adjacente, a poucos metros de distância (Dalling et al., 2001; Schnitzer & Carson, 2001). Esta dissimilaridade florística é em grande parte explicada por variáveis ambientais (e.g. luz e temperatura), as quais funcionam como um preditor de composição florística. Se isto é realmente verdade, espera-se, pelo menos em pequenas escalas espaciais, uma similaridade florística entre clareiras independente da distância que as separam.

Este efeito da distância geográfica sobre a similaridade florística de clareiras ainda não está muito bem documentado na literatura e constitui a principal pergunta deste trabalho. Sabe-se que espécies pioneiras e tolerantes à sombra exibem diferentes graus de dependência por clareiras para germinação, crescimento e sobrevivência (Hubbell et al. 1999). Mas a influência da distância entre uma clareira e suas vizinhas nestes processos ainda não foi demonstrada. Este plano de trabalho teve, portanto, o objetivo de testar as seguintes hipóteses: (i) não existe correlação entre similaridade florística e distância geográfica que separa as clareiras e (ii) a assembléia de plântulas lenhosas de uma clareira é mais

similar àquela encontrada em outras clareiras do àquela encontrada entre ela e o seu sub-bosque adjacente.

2. MATERIAL E MÉTODOS

Esta pesquisa foi desenvolvida na reserva 1501 (Km 41) do PDBFF, localizada a aproximadamente 80 km de Manaus. Trata-se de uma floresta amazônica de terra firme cujo relevo é caracterizado por áreas de platô, vertentes e baixios, os quais possuem flora diferenciadas (Oliveira, 1997). Selecionei dez clareiras com áreas semelhantes, oriundas da queda de árvores de dossel superior e emergente, e que estavam em estágio inicial de regeneração em uma área de cerca de 200 ha formada pelas trilhas H-U e 3-15. Para evitar que as variações no relevo influenciassem a similaridade florística entre as clareiras, restringi minha amostragem às áreas de platô da floresta. Como não existem clareiras naturais iguais, medi a área e o percentual de abertura do dossel de cada uma afim de testar a eficácia da metodologia utilizada na coleta de dados. Através de testes de Mantel (Sokal & Rohlf 1995), testei se a relação existente entre a área e a abertura de dossel com a similaridade florística das clareiras poderia ser explicada pelo acaso.

Lancei aleatoriamente duas parcelas de 1x1m na porção central de cada clareira e no sub-bosque adjacente, a 20 metros de distância da borda física da clareira (v. Schnitzer & Carson, 2001). Em cada plot coletei todas as plântulas lenhosas (incluindo palmeiras e lianas) menores que 50 cm de altura, não oriundas de qualquer tipo de propagação vegetativa, e que apresentavam pelo menos um par de folhas definitivo. Devido à dificuldade de se identificar plântulas taxonomicamente, agrupei-as em morfotipos e, quando possível, identifiquei-as.

A composição florística das clareiras e sub-bosques foi comparada a partir da distância de similaridade de Bray-Curtis (Krebs, 1989). Com os valores obtidos foi gerado um dendrograma de dissimilaridade usando-se o método UPGMA (“Unweighted Pair Group Method with Arithmetic Mean”), disponível no programa NTSYSpc 2.01t (Rohlf, 2000). Para testar se os índices de similaridade e, conseqüentemente, se o agrupamento entre clareiras e sub-bosques é explicado pelo acaso, foram realizadas 500 replicações a partir do método de simulação Monte Carlo disponível no software RandMat 1.0 for Windows (<http://eco.ib.usp.br/labmar>). Por último usei o teste de Mantel, também disponível no programa NTSYSpc 2.01t (Rohlf, 2000), para testar a hipótese de que não há correlação entre similaridade e distância geográfica que separa as clareiras. Todas as matrizes (similaridade, área das

clareiras, abertura de dossel e distância geográfica) foram z-transformadas, ou seja, cada valor da matriz foi diminuído da média e dividido pelo erro padrão.

3. RESULTADOS

Foram registrados 319 indivíduos e 92 morfoespécies nos 40 m² amostrados nas clareiras e nos seus respectivos sub-bosques adjacentes. Das 92 morfoespécies 42 (46%) foram restritas às clareiras, 21 (22%) aos sub-bosques e apenas 29 (32%) ocorreram nos dois habitats. Nas clareiras foram registrados 194 indivíduos distribuídos em 75 morfoespécies, enquanto nos sub-bosques foram registrados 125 indivíduos em 54 morfoespécies (Tabela 1). A riqueza de espécies por habitat foi maior nas clareiras que nos sub-bosques, porém a riqueza normalizada (número de espécies dividido pelo número de indivíduos) não diferiu (Tabela 1). Burseraceae, Arecaceae, Annonaceae, Lecythydaceae, Lauraceae e Dilleniaceae foram as famílias mais ricas e abundantes na floresta como um todo.

Como esperado, área e percentagem de abertura do dossel das clareiras não se correlacionaram com a dissimilaridade florística, sugerindo que o método de padronização da área do estágio sucessional das clareiras funcionou satisfatoriamente (Tabela 2, Figura 1). Por outro lado a hipótese principal deste trabalho de que não haveria relação entre similaridade florística e distância geográfica foi rejeitada, a qual exibiu uma relação positiva com a dissimilaridade florística (Figura 1). Além disso, o dendrograma de dissimilaridade não agregou clareiras

distantes em único grupo (Figura 2), como previsto pela segunda hipótese. Pelo contrário, ele mostrou ainda dois agrupamentos significativos para os pares (clareira e sub-bosque adjacente) 9 e 10, o que era igualmente inesperado.

Tabela 2: Relação entre distância geográfica, área e abertura de dossel com a dissimilaridade florística de clareiras em uma floresta de terra firme na Amazônia central.

| Teste de Mantel | r | t | p | N |
|---|------|------|-------|----|
| Distância geográfica vs dissimilaridade | 0,27 | 1,81 | 0,045 | 45 |
| Área das clareiras vs dissimilaridade | 0,12 | 0,73 | 0,25 | 45 |
| Abertura de dossel vs dissimilaridade | 0,07 | 0,45 | 0,31 | 45 |

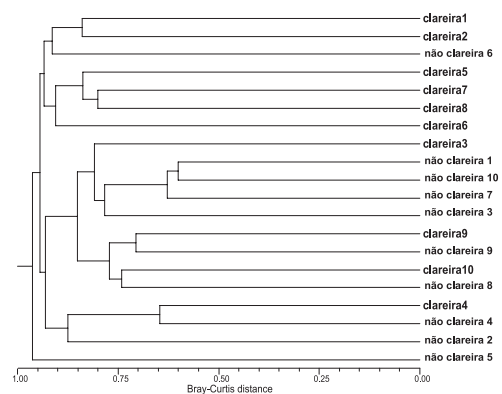


Figura 2: Dendrograma de dissimilaridade entre clareiras e não-clareiras em 200 ha de uma floresta de terra firme na Amazônia central. Apenas agrupamentos à direita da linha são significativos.

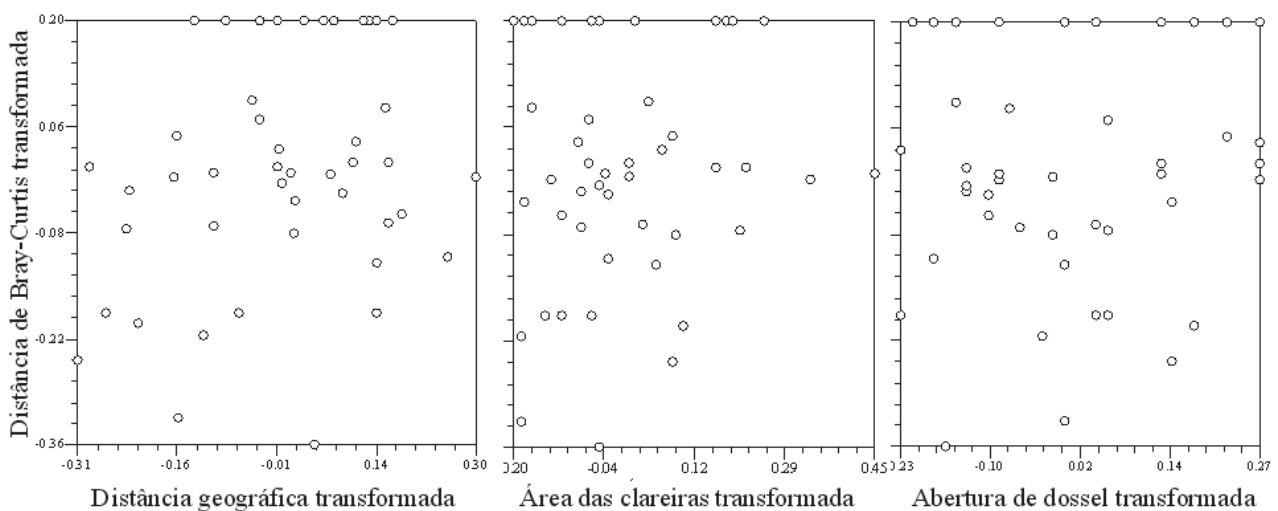


Figura 1: Relação entre distância geográfica, área e abertura de dossel com a dissimilaridade florística de clareiras em uma floresta de terra firme na Amazônia central.

Tabela 1: Riqueza de espécies em clareiras e em sub-bosques adjacentes em uma floresta de terra firme da Amazônia central.

| | Número de indivíduos | Número de espécies | Riqueza por habitat * | Riqueza por indivíduo |
|--------------|----------------------|--------------------|-----------------------|-----------------------|
| Clareira | 194 | 75 | 11,9 ± 4,1 | 0,39 |
| Não-clareira | 125 | 54 | 7,9 ± 3,2 | 0,42 |

* t=4,09; gl=9; p=0,001

4. DISCUSSÃO

O número de espécies registrados foi muito elevado para a área amostral, podendo ser explicado por dois modelos de ecologia de comunidades descritos na literatura. O primeiro é bastante conhecido, suportado por inúmeros estudos empíricos e refere-se a hipótese do distúrbio intermediário (Connell, 1978 *apud* Meffe & Carroll, 1994). Como as clareiras apresentaram uma riqueza de espécies por hábitat (2m²) 1,5 vezes maior que nos sub-bosque adjacentes, fica evidente que o distúrbio criado pela abertura delas aumentou o número de espécies. O segundo ainda é bastante controverso e está relacionado à teoria da neutralidade abordada por Hubbell e colaboradores (1999). De acordo com esta teoria, clareiras são mais ricas porque aumentam o estabelecimento de novos indivíduos. Quando a riqueza é normalizada o padrão desaparece e limitações no recrutamento explicariam, por exemplo, o fato de haver poucas espécies tolerantes à sombra nas clareiras (v. Hubbell et al., 1999). Segundo estes autores, tais limitações fariam com que algumas espécies, que não são os melhores competidores para se estabelecerem nas clareiras, recrutassem nesses locais simplesmente porque o melhor competidor, por razões explicadas pelo acaso, não conseguiu chegar até lá (“winning-by-default assumption”). Portanto, analisando-se separadamente a riqueza de espécies, este trabalho têm evidências que suportam os dois modelos.

Erros durante a classificação das plântulas poderiam estar explicando parcialmente este resultado, uma vez que espécies filogeneticamente muito próximas poderiam ser agrupadas em único taxon e diferentes estágios ontogenéticos de uma mesma espécie poderiam ser erroneamente classificados como espécies diferentes. Contudo, existem algumas evidências que afastam esta possibilidade. Por exemplo, a maioria das famílias de plantas lenhosas possui caracteres taxonômicos bastante conspícuos (*e.g.* presença de exsudatos, tipo da margem da folha, formato e comprimento do pecíolo etc.). Dentro de um mesmo gênero, a diferença entre duas ou mais espécies também pode ser detectada com grande precisão, principalmente através das nervuras secundárias e terciárias (v. Ribeiro et al. 1999). Além disso, a padronização do estágio sucessional das clareiras minimiza consideravelmente as chances de erros de morfotipagem de origem ontogenética.

Mesmo com uma metodologia adequada, minha hipótese de ausência de relação entre distância geográfica e similaridade florística não foi corroborada, o que significa que a demografia de espécies pioneiras pode não estar tão associada às condições microclimáticas das clareiras como previsto pelos ecólogos que suportam a hipótese de Connell. Além da relação inversa entre distância geográfica e similaridade, uma outra forte evidência disto são os agrupamentos significativos entre clareiras e seus respectivos controles, mostrando que ambientes submetidos a diferentes condições microclimáticas possuem floras lenhosas similares. Uma explicação bastante plausível, e que se aplica

perfeitamente ao modelo neutro de Hubbell, é a de que estas clareiras teriam sido colonizadas pelas espécies do entorno e não por espécies intolerantes à sombra que habitavam outras clareiras. Estes resultados mostram que a heterogeneidade ambiental criada pela abertura de clareiras tem pouco poder de predição sobre a composição florística das dez clareiras estudadas e que, mesmo numa pequena escala de 200 ha de floresta amazônica, a distância geográfica é um bom preditor de dissimilaridade.

Independente dos mecanismos que potencialmente podem explicar a similaridade entre clareiras na Amazônia central, este trabalho revelou uma diversidade de plântulas de espécies lenhosas é extremamente elevada em escalas espaciais extremamente pequenas. Isto pode ser uma das possíveis explicações de haver aproximadamente 280 espécies de plantas lenhosas (>10 cm) em apenas um hectare da mesma floresta (Oliveira 1997). Portanto, estes resultados mostram

5. AGRADECIMENTOS

Agradeço aos amigos Bruno Rosado, pelo auxílio no campo, Ocírio “Juruna” Pereira, pela ajuda nas identificações das plântulas e Paulo DeMarco, pelas dicas nas análises estatísticas.

6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Álvarez-Buylla, E.R. & M. Martínéz-Ramos. 1992. Demography and allometry of *Cecropia obtusifolia*, a neotropical pioneer tree - an evaluation of the climax pioneer paradigm for tropical rain-forests. *J. Ecol.*, 80: 275-290.
- Brokaw, N.V.L. 1985. Gap-phase regeneration in a tropical forest. *Ecology* 66: 682-687.
- Brokaw, N.V.L. 1998. *Cecropia schreberiana* in the Luquillo Mountains of Puerto Rico. *Bot. Rev.*, 64:91-120.
- Dalling, J.W.; Winter, K.; Nason, J.D.; Hubbell, S.P.; Murawski, D.A. & J.L. Hamrick. 2001. The unusual life history of *Alseis blackiana*: a shade-persistent pioneer tree? *Ecology*, 82: 933-945.
- Hubbell, S.P.; Foster, R.B.; O’Brien, S.T.; Harms, K.E.; Condit, R.; Wechsler, B.; Wright, S.J. & S. Loo de Lao. 1999. Light gap-disturbances, recruitment limitation, and tree diversity in a neotropical forest. *Science*, 283: 554-557.
- Krebs, C.J. 1989. *Ecological Methodology*. Library Congress, New York.
- Meffe, G.K. & C.R. Carroll. 1994. *Principles of conservation biology*. Sinauer Associates, Inc., Sunderland, USA.
- Melo, F.P.L & M. Tabarelli. 2003. Seed dispersal and demography of pioneer trees: the case of *Hortia arborea*. *Plant Biol.*, 5:359-365.
- Oliveira, A.A. 1997. Diversidade, estrutura e dinâmica do componente arbóreo de uma floresta de terra firme de

- Manaus, Amazonas. Tese de doutorado, Universidade de São Paulo, São Paulo.
- Popma, J.; Bongers, F.; Martínéz-Ramos M. & E. Veneklaas. 1988. Pioneer species distribution in treefall gaps in neotropical rain forest: a gap definition and its consequences. *J. Trop. Ecol.*, 4: 77-88.
- Rohlf, F. J. 2000. NTSYSpc, numerical taxonomy and multivariate data analysis system, ver. 2.01. Exeter Software : Setauket, New York.
- Schnitzer, S.A. & W.P. Carson. 2001. Treefall gaps and the maintenance of species diversity in a tropical forest. *Ecology* 82: 913-919.
- Sokal, R.R. & F.G. Rohlf. 1995. Biometry, 3rd. Freeman and Company, New York.