

# EFEITO DA HETEROGENEIDADE MICRO-ESPACIAL NA DISTRIBUIÇÃO DE UMA COMUNIDADE DE PALMEIRAS NA AMAZÔNIA CENTRAL

Lilian Figueiredo Rodrigues

## 1. INTRODUÇÃO

As florestas tropicais são conhecidas por sua alta riqueza de espécies (Svenning, 1999). Alguns dos principais mecanismos que mantêm essa alta diversidade são a mortalidade dependente da densidade (Janzen, 1970) e a diversificação ou diferenciação de nichos (Svenning, 2001) que, por sua vez, estão intimamente ligados à heterogeneidade espacial da floresta. Esta heterogeneidade nas florestas tropicais pode se apresentar em várias escalas espaciais e pode ser representada por gradientes de fatores bióticos e abióticos. Com isso, locais mais favoráveis do que outros para a regeneração natural e estabelecimento de plantas podem ser criados e os padrões de distribuição e abundância de espécies alterados (Cintra & Terborgh, 2000). O efeito da heterogeneidade é relativo, depende do estágio de vida e afeta diferentes fases durante o recrutamento de plantas (Russel & Schupp, 1998). Assim, a natureza do ambiente em torno de um indivíduo e os seus efeitos sobre estes indivíduos, podem ser importantes na determinação da dinâmica populacional e composição da comunidade de plantas (Fowler, 1988). De fato, Clark *et al.* (1995), demonstraram que, em pequenas escalas, existe um forte efeito da heterogeneidade edáfica na composição florística em Florestas tropicais.

Palmeiras são um dos mais abundantes e diversos grupos de plantas nas florestas úmidas Neotropicais (Henderson *et al.*, 1995) e, pela forma e aspecto constituem um dos elementos mais característicos da flora tropical (Ribeiro *et al.*, 1999). Muitas espécies estão restritas aos trópicos e aproximadamente 75%, às florestas úmidas tropicais (Dransfield, 1978). Encontram-se em todos os solos, relevos, estratos da floresta, exibindo uma variedade de formas de crescimento (Kahn & Castro, 1985). Segundo Souza *et al.* (1999), as palmeiras, além de serem bem representadas na maioria dos ambientes, são boas indicadoras ambientais. Segundo Uhl & Dransfield (1987 *apud* Ribeiro *et al.*, 1999), as palmeiras se dividem em 6 subfamílias, que apresentam aproximadamente 200 gêneros e 1500 espécies. Na Amazônia 34 gêneros e 189 espécies e variedades foram identificadas (Henderson *et al.*, 1995).

Apesar da sua ampla distribuição em áreas de floresta tropical, alguns estudos vêm mostrando que a heterogeneidade ambiental em pequena escala, através de diferentes condições ambientais, é muito importante na ecologia e na diversificação da flora de palmeiras que habitam os bosques úmidos neotropicais. Essa heterogeneidade pode favorecer a coexistência local de um alto número de espécies (Svenning, 2001), atribuindo um padrão de distribuição para

certas espécies (Tuomisto *et al.*, 2002; Ribeiro *et al.*, 1999). A topografia do local, por exemplo, tem forte influência na distribuição de palmeiras (Kahn & Castro, 1985; Kahn, 1987; Svenning, 1999). Associada à cobertura vegetal ao nível do solo, à quantidade de luz e folhicho, que variam dentro da floresta, a topografia pode afetar o recrutamento e sobrevivência de sementes e plântulas, e conseqüentemente, a distribuição e abundância de árvores (Cintra & Terborgh, 2000).

Já que o sucesso de estabelecimento das espécies está influenciado pelas condições ambientais mencionadas acima, a análise da variação micro-espacial na profundidade do folhicho, porcentagem de luz e água, assim como a topografia do local devem contribuir para a compreensão da distribuição das palmeiras. Diante disto, este estudo visou identificar os padrões de distribuição das palmeiras neotropicais associados à variação micro-espacial da floresta, respondendo às seguintes questões: 1) Como a comunidade de palmeiras está distribuída em uma floresta de terra firme? 2) As condições de abertura do dossel, profundidade do folhicho e porcentagem de água afetam a riqueza de uma comunidade de palmeira? 3) As condições de abertura do dossel, profundidade do folhicho e porcentagem de água afetam a abundância das espécies de palmeiras mais frequentes?

## 2. MATERIAL & MÉTODOS

### 2.1. ÁREA DE ESTUDO

O estudo foi conduzido na Reserva do Km 41 (INPA/PDBFF), em uma área de floresta de terra-firme, localizada a 80 km ao noroeste de Manaus (2° 30' S, 60° W) na Amazônia Central. A altura do dossel varia entre 30-40 m com árvores emergentes de até cerca de 50 m, e o sub-bosque é caracterizado pela abundância de palmeiras do gênero *Astrocaryum* e *Attalea* (Guillaumet & Kahn, 1982). Os solos são extremamente pobres em nutrientes, sendo formados por latossolos amarelos-álidos. A variação altitudinal é de 80 a 110 m. A temperatura média anual é 26,7 °C e a pluviosidade anual varia entre 1900 a 2400 mm. O clima é caracterizado por duas estações bem definidas, uma estação chuvosa ocorrendo entre dezembro a abril, e uma seca entre maio a novembro (RADAM BRASIL, 1978).

### 2.2. DELINEAMENTO AMOSTRAL

Foram estabelecidas 15 parcelas de 50 x 4 m (200m<sup>2</sup>) na floresta de terra firme. Em cada parcela foram identificados e registrados todos os indivíduos de palmeiras em todos os estágios de vida. Foram registradas também as variações

nos componentes da heterogeneidade micro-espacial, tais como: a) porcentagem de abertura do dossel, estimada com um esferodensiómetro côncavo; b) profundidade do folhíço, estimada com um paquímetro; c) porcentagem de água no solo e porcentagem de areia, em duas amostras de solo pesadas e colocadas em estufa por 36h. A porcentagem de água foi estimada por diferenças entre o peso úmido e o peso seco das amostras. Posteriormente essas amostras foram triadas em peneiras com diferentes malhas para separação da areia. Três medidas de abertura de dossel e profundidade do folhíço foram retiradas dentro da parcela no sentido de maior extensão da parcela.

### 2.3. ANÁLISES ESTATÍSTICAS

Regressões lineares simples foram utilizadas para avaliar o efeito de cada variável ambiental tomada na abundância das espécies de palmeiras mais freqüentes e na riqueza da comunidade de palmeiras. As análises foram feitas no

programa Systat 8.0 (Wilkinson, 1998).

## 3. RESULTADOS

### 3.1. RIQUEZA DE ESPÉCIES

Nas 15 parcelas amostradas foi encontrado um total de 27 espécies, reunidas em nove gêneros, sendo *Bactris* o gênero mais representativo com 10 espécies, seguido por *Geonoma*, com cinco espécies, *Oenocarpus*, com três espécies, *Attalea* e *Astrocaryum*, com duas espécies cada, e os demais gêneros com apenas uma espécie (Tabela 1).

### 3.2. FREQUÊNCIA DE OCORRÊNCIA E ABUNDÂNCIA DE PALMEIRAS

A espécie mais abundante nas parcelas amostradas foi *Oenocarpus bataua*, com 915 indivíduos, seguida por *Euterpe precatoria*, com 351, *Socratea exorrhiza*, com 311, e *O. bacaba* com 248 (Tabela 1). As quatro espécies mais

**Tabela 1.** Lista das espécies registradas, com a abundância total de indivíduos amostrados e a freqüência de ocorrência de cada espécie nas 15 parcelas amostradas na área da Reserva do Km 41. Em negrito, espécies mais abundantes e mais freqüentes.

Espécies	Abundância total de indivíduos	Média e desvio padrão	Freqüência de ocorrência
<i>Bactris hirta</i>	61	4,07±5,71	10
<i>Bactris acanthocarpa humilis</i>	30	2,00±3,27	6
<i>Bactris oligocarpa</i>	3	0,20±0,41	3
<i>Bactris killipii</i>	5	0,33±0,82	3
<i>Bactris cuspidata</i>	8	0,53±0,83	5
<i>Bactris gastoniana</i>	32	2,13±4,69	7
<i>Bactris simplicifrons</i>	13	0,87±2,03	6
<i>Bactris elegans</i>	14	0,93±2,09	3
<i>Bactris maraja</i>	1	0,07±0,26	1
<i>Bactris schultesii</i>	1	0,07±0,26	1
<i>Geonoma deversa</i>	43	2,87±3,20	6
<i>Geonoma stricta</i>	51	3,40±10,20	6
<i>Geonoma maxima maxima</i>	2	0,13±0,35	2
<i>Geonoma maxima chelidonura</i>	19	1,27±2,52	6
<i>Geonoma maxima spixiana</i>	8	0,53±1,41	2
<i>Oenocarpus bacaba</i>	<b>248</b>	16,53±19,04	<b>11</b>
<i>Oenocarpus bataua</i>	<b>915</b>	61±86,79	<b>15</b>
<i>Oenocarpus minor</i>	18	1,20±2,24	4
<i>Attalea ataleoides</i>	71	4,73±7,36	10
<i>Attalea maripa</i>	4	0,27±1,03	1
<i>Astrocaryum gynacanthum</i>	43	2,87±4,76	9
<i>Astrocaryum sciophilum</i>	144	9,60±9,86	<b>12</b>
<i>Iriartella setigera</i>	3	0,20±0,41	3
<i>Socratea exorrhiza</i>	<b>311</b>	20,73±27,97	10
<i>Syagrus inajai</i>	26	1,73±3,24	7
<i>Euterpe precatoria</i>	<b>351</b>	223,4±26,43	<b>14</b>
<i>Desmoncus polyacanthos</i>	2	0,13±0,35	2

freqüentes nas parcelas amostradas foram *O. bataua* (presente em todas: N=15), *E. precatória* (N=14), *Astrocaryum sciophilum* (N=12) e *O. bacaba* (N=11) (Tabela 1).

### 3.3. RIQUEZA VS. VARIÁVEIS MICRO-AMBIENTAIS

Ao correlacionar as variáveis micro-ambientais com a riqueza de palmeiras nas parcelas amostradas, verificou-se que um aumento na porcentagem de areia e abertura de dossel levaram a uma diminuição na riqueza de palmeiras (Figura 1). A porcentagem de água no solo também apresentou um efeito marginal inverso na riqueza de palmeiras (Tabela 2).

### 3.4. ABUNDÂNCIA DAS ESPÉCIES MAIS FREQUENTES VS. VARIÁVEIS MICRO-AMBIENTAIS

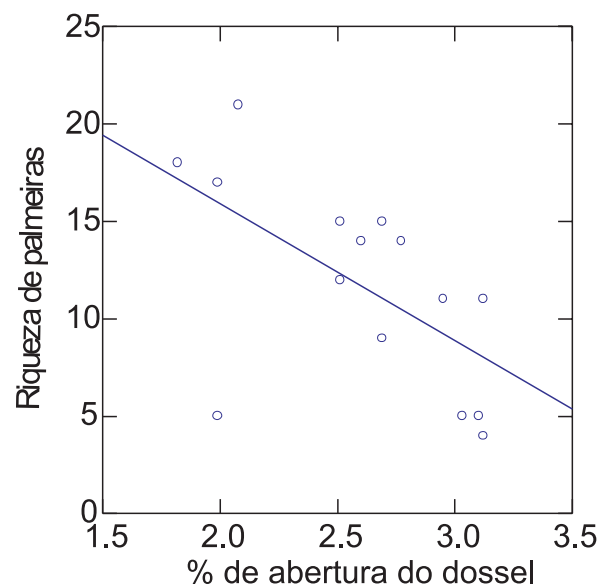
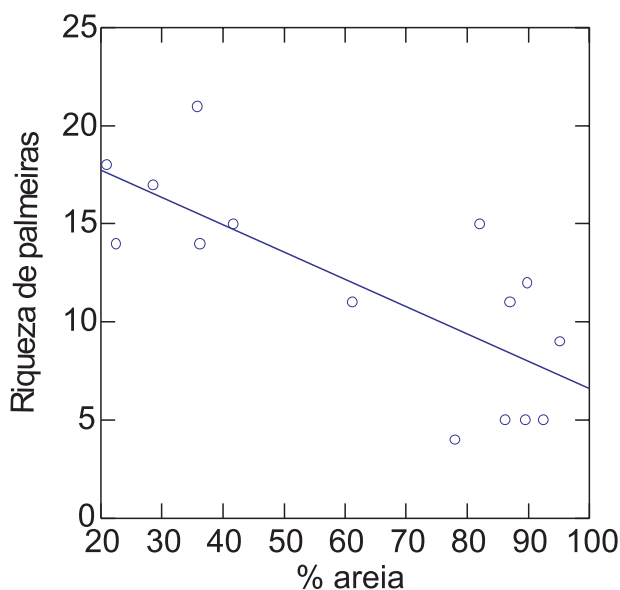
As espécies mais freqüentes quando correlacionadas com as variáveis micro-ambientais apresentaram resultados distintos. A abundância de *O. bacaba* diminui com porcentagem de areia, porcentagem de água e abertura de dossel (Tabela 3), enquanto a abundância de *O. bataua* aumenta com a porcentagem de areia e porcentagem de água (Tabela 4). Para *A. sciophilum* pode-se observar uma diminuição na abundância desta espécie com porcentagem de areia e abertura de dossel (Tabela 5). Porcentagem de areia e profundidade do folhicho influenciaram significativamente a abundância de *E. precatória* (Tabela 6).

## 4. DISCUSSÃO

Os gêneros mais comuns neste estudo (*Bactris*, *Geonoma* e *Oenocarpus*) também o foram no estudo de Scariot (1996) em áreas próximas à amostrada neste trabalho. Segundo Ribeiro *et al.* (1999), na Reserva Florestal Adolpho Ducke (25 km norte de Manaus) os gêneros *Astrocaryum*, *Bactris* e

**Tabela 2.** Valores da regressão linear entre as variáveis micro-ambientais e a riqueza de palmeiras, abundância de *O. bacaba*, *O. bataua*, *A. sciophilum* e *E. precatória*. Valores significativos e marginalmente significativos estão em negrito.

Variáveis	Coefficiente	R <sup>2</sup>	t	p
<b>Riqueza</b>				
% de areia	-0,139	0,573	-4,178	<b>0,001</b>
% de água	-0,185	0,236	-2,003	<b>0,066</b>
Abertura de dossel	-7,051	0,356	-2,679	<b>0,019</b>
Profundidade do folhicho	0,679	0,002	0,169	0,868
<b>Abundância de <i>O. bacaba</i></b>				
% de areia	-0,465	0,493	-3,555	<b>0,004</b>
% de água	-0,758	0,304	-2,386	<b>0,033</b>
Abertura de dossel	-22,331	0,273	-2,211	<b>0,046</b>
Profundidade do folhicho	12,645	0,058	0,897	0,386
<b>Abundância de <i>O. bataua</i></b>				
% de areia	2,087	0,477	3,443	<b>0,004</b>
% de água	4,888	0,610	4,512	<b>0,001</b>
Abertura de dossel	56,573	0,084	1,095	0,293
Profundidade do folhicho	10,543	0,002	0,159	0,876
<b>Abundância de <i>A. sciophilum</i></b>				
% de areia	-0,306	0,796	-7,122	<b>0,001</b>
% de água	-0,300	0,178	-1,677	0,117
Abertura de dossel	-11,494	0,270	-2,193	<b>0,047</b>
Profundidade do folhicho	3,395	0,016	0,455	0,657
<b>Abundância de <i>E. precatória</i></b>				
% de areia	0,605	0,432	3,145	<b>0,008</b>
% de água	0,253	0,018	0,483	0,637
Abertura de dossel	12,418	0,044	0,772	0,454
Profundidade do folhicho	-46,455	0,408	-2,994	<b>0,010</b>



**Figura 1.** Regressão simples entre riqueza de palmeiras e porcentagem de areia ( $R^2=0,573$ ,  $t= -4,178$ ,  $p=0,001$ ) e entre a riqueza e a porcentagem de abertura do dossel ( $R^2=0,356$ ,  $t= -2,679$ ,  $p=0,019$ ).

*Geonoma* são os que apresentaram maior número de espécies. A similaridade da flora nestes estudos pode ser explicada pelo fato de que usualmente o sub-bosque das florestas tropicais são dominadas por essas espécies de palmeiras (Henderson *et al.* 1995).

Peres (1994), em um estudo numa floresta de terra-firme perto do Rio Urucu, mostrou que a densidade de palmeiras é maior em áreas onde o solo não é bem drenado, do que em áreas onde o solo é bem drenado. As espécies mais abundantes neste estudo (*O. bataua*, *E. precatória* e *S. exorriza*) são espécies que estão distribuídas nesses locais com maior disponibilidade de água, sugerindo que diferenças nas características da hidrologia dos solos pode estar influenciando a densidade de palmeiras.

As espécies *O. bataua*, *E. precatória*, *A. sciophilum* e *O. bacaba* foram as espécies que ocorreram em mais parcelas, porém vale ressaltar que plântulas, jovens e adultos de palmeiras foram amostrados conjuntamente e isso pode dar uma idéia errônea da distribuição destas espécies. Segundo Ocirio Pereira (com. pess.), indivíduos adultos de *E. precatória* e *O. bataua* quase não conseguem se estabelecer em locais onde os solos são bem drenados. Frequentemente estas espécies ocorrem em áreas de baixo. Padrão inverso a este é verificado para *O. bacaba* e *A. sciophilum*.

A estimativa da riqueza de espécies de um determinado local é o primeiro passo para o levantamento de recursos biológicos e acesso à biodiversidade (Castilho *et al.*, 1998) Scariot (1996), estudando o efeito da fragmentação em uma comunidade de palmeiras em fragmentos florestais e em mata contínua encontrou um total de 36 espécies reunidas em 11 gêneros em uma área de 44.000 m<sup>2</sup> (4,4 ha). Neste estudo um total de 27 espécies foi encontrado em uma área de total amostrada de 3000 m<sup>2</sup>. Este resultado corrobora a sugestão de que estudos em grandes escala apresentariam um padrão unimodal, mas que, em menor escala, poderiam captar apenas uma parte do padrão (Tuomisto *et al.*, 2002).

A correlação inversa verificada entre riqueza de espécies de palmeiras e porcentagem de areia e da riqueza com abertura de dossel era esperada já que em locais com maiores porcentagens de areia poucas espécies emergentes se estabelecem deixando o dossel mais aberto para a penetração de luz. A variação nas condições de abertura do dossel e, conseqüentemente, de penetração de luz incidente, é a maior fonte de heterogeneidade microambiental em florestas tropicais úmidas (Svenning, 2001). Isto talvez seja explicado por uma possível competição por luz entre as espécies, porém vale ressaltar aqui que isso não foi avaliado neste estudo. Estudos prévios reportam a influência da variação na abertura do dossel na densidade de palmeiras (Kahn & Castro, 1985) e, neste trabalho, tanto *O. bacaba* quanto *A. sciophilum* apresentaram relações inversas de sua abundância com a abertura de dossel indicando que estas espécies preferencialmente estão distribuídas em locais com menor incidência de luz.

Também era esperado que a porcentagem de água tivesse um efeito inverso na riqueza das palmeiras visto que estudos

mostram uma maior riqueza de palmeiras em locais com solos bem drenados. Kahn (1987), estudando a distribuição de palmeiras em uma floresta de terra firme no estado do Pará, encontrou um maior número de palmeiras em áreas com solos mal drenados, enquanto em solos bem drenados a diversidade de palmeiras de sub-bosque foi alta, acima de 17 espécies por plote de 1200m<sup>3</sup>. Ao contrário, em solos mal drenados essa densidade ficou abaixo de seis espécies por plote. Esses resultados podem indicar que algumas espécies estão atuando como indicadoras de variações topográficas relacionadas à hidrologia do local.

A porcentagem de areia foi a variável micro-ambiental que esteve correlacionada com todas (quatro) as espécies mais freqüentes nas parcelas amostradas. Clark *et al.* (1995), estudando efeitos edáficos na distribuição de sete espécies de palmeiras neotropicais, encontrou uma associação negativa forte entre a distribuição de uma espécie de *Euterpe* sp. e o tipo de solo. Neste estudo, o tipo de solo também influenciou uma espécie do gênero, *Euterpe precatória*. A distribuição das demais espécies deste estudo em relação à porcentagem de areia, e conseqüente distribuição topográfica, seguiu o padrão previamente descrito por Ribeiro *et al.* (1999).

Losos (1995) demonstrou que o nível de inundaçã do ambiente e fatores bióticos (dispersão de sementes) podem ser responsáveis pela especificidade de habitat de duas espécies de palmeiras da Amazônia. Esses fatores são essencialmente importantes para *O. bacaba* e *O. bataua*. *Oenocarpus bacaba* é uma espécie que não suporta níveis de inundações muito fortes, por isso está preferencialmente distribuída em platôs. Plântulas e alguns jovens desta espécie são encontrados em áreas com solos mal drenados, mas adultos raramente o são. Já *O. bataua* é uma espécie que ocorre preferencialmente em áreas alagadas e, como em *O. bacaba*, suas plântulas e jovens podem ocorrer em outros ambientes, porém poucos ou quase nenhum vai chegar à fase adulta.

A variação interespecífica na queda de folhas em muitas florestas tropicais resulta em significante heterogeneidade espacial no chão das florestas devido à variação temporal e espacial no folhíço (Luizão & Schubart, 1987), que aumenta a diversidade de microambientes, influenciando o microclima e a disponibilidade de nutrientes no local. Essa variação pode influenciar a dinâmica de recrutamento populacional de plântulas de palmeiras e o processo de regeneração natural em florestas tropicais. Cintra (1997) reporta a influência da espessura do folhíço na sobrevivência de sementes da palmeira *A. murumuru*. No entanto, neste estudo, somente *E. precatória* parece estar respondendo a essa variação do folhíço. Um padrão mais claro de resposta a essa variável talvez seja evidenciado quando separamos os diferentes estágios de vida das palmeiras.

## 5. AGRADECIMENTOS

Inicialmente gostaria de agradecer ao PDBFF/ INPA/ Smithsonian pela oportunidade dada a todos os participantes

do curso, inclusive eu, de poder desfrutar das belezas naturais amazônicas (mesmo já sendo uma “caboquinha”). Gostaria também de agradecer enormemente ao amigo Juruna, que me ajudou pra caramba no campo. Ao Paulo De Marco, Glauco, Angelita, Thiago Izzo, Flávia Costa e Geraldinho pelas discussões sobre metodologia, ajuda na triagem do material e nas análises estatísticas deste projeto final. Aos professores, palestrantes e amigos do curso pela troca de informação e pelos momentos de descontração (**GALHOFA**) que foram muitos e fizeram este um mês voar!!!!!! Obrigada!!!!

## 6. REFERÊNCIAS

- Castilho, C. V de; F. N. de Sá; R. J. Sawaya; R. H. Toppa & S. Pacheco. 1998. Estimativa de riqueza de palmeiras em áreas de baixio e platô na Reserva do Km 41, Amazônia Central, AM. Páginas In: Curso de Campo Ecologia da Floresta Amazônica, pp. 35-37, A. Scariot & E. Venticinque (ed.) INPA/Smithsonian, Manaus.
- Cintra, R. 1997. Leaf letter effects on seed and seedling predation of the palm *Astrocaryum murumuru* and the legume *Dipteryx micrantha* in Amazonian forest. *J. Trop. Ecol.*, 13: 709-725.
- Cintra, R. & J. Terborgh. 2000. Forest microspatial heterogeneity and seed and seedling survival of the palm *Astrocaryum murumuru* and the legume *Dipteryx micrantha* in an Amazonian forest. *Ecotropica*, 6: 77-88.
- Clark, D. A.; D. B. Clark; M. R. Sandoval; M. V. Castro. 1995. Edaphic and human effects on landscape-scale distributions of tropical rain forest palms. *Ecology*, 76: 2581-2594.
- Dransfield, J. 1978. Growth forms of rain forest palms. In: Tropical trees as living systems: The proceedings of the fourth Cabot symposium held at Harvard Forest, Petersham, Massachusetts, on April 26-30, 1976, pp. 247-268, P. B. Tomlinson & M. H. Zimmermann (eds.). Cambridge University Press, Cambridge, England.
- Fowler, N. L. 1988. What is a safe site? Neighbor, litter, germination date, and patch effects. *Ecology*, 69: 209-227.
- Guillaumet, J. & F. Kahn. 1982. Estrutura e dinamismo da floresta. *Acta Amaz.*, 12: 61-77.
- Henderson, A.; G. Galeano & R. Bernal. 1995 *The palms of the Amazon*. Oxford University Press, New York.
- Janzen, D. H. 1970. Herbivores and the number of tree species in tropical forests. *Am. Nat.* 104: 501-528.
- Kahn, F. & A. de Castro. 1985. The palm community in a forest of central Amazonia, Brazil. *Biotropica*, 17: 210-216.
- Kahn, F. 1987. The distribution of palms as a function of local topography in Amazonian terra-firme forests. *Experientia*, 43: 251-259
- Losos, E. 1995. Habitat specificity of two palm species: experimental transplantation in Amazonian successional forests. *Ecology*, 76: 2595-2606.
- Luizão, F. J. & O. R. Schubart. 1987. Litter production and decomposition in a terra-firme forest of Central Amazonia. *Experientia*, 43: 259 – 265.
- Peres, C. A. 1994. Composition, Density, and Fruiting phenology of arborescent palms in an Amazonian Terra Firme Forest. *Biotropica*, 26: 285-294.
- RADAMBRASIL, 1978. Levantamento de Recursos Naturais. Volumes 1-18. Ministério de Minas e Energia. Departamento Nacional de Produção Mineral, Rio de Janeiro.
- Ribeiro, J. E. L. S.; M. G. Hopkins; A. Vicentini; C. A. Sothers; M. A. S. Costa; J. M. Brito; M. A. D. Souza; L. H. P. Martins; L. G. Lohmann; P. A. C. L. Assunção; E. C. Pereira; C. F. da Silva; M. R. Mesquita & L. Procópio. 1999. Flora da Reserva Ducke: guia de identificação das plantas vasculares de uma floresta de terra-firme na Amazônia Central. INPA, Manaus, 816p.
- Russell, S. K. & E. W. Schupp. 1998. Effects of microhabitat patchiness on patterns of seed dispersal and seed predation of *Cercocarpus ledifolius* (Rosaceae). *Oikos* 81: 434-443.
- Scariot, A. O. 1996. The effects of rain forest fragmentation on the palm community in Central Amazonia. Ph.D. dissertation, University of California, Santa Barbara, USA.
- Souza, M. A. D. de; M. A. Valdivieso; Y. C. Pavon; M. Batista & S. de M. Dantas. 1999. Influência da topografia e tipo de solo na diversidade e abundância de palmeiras (Arecaceae). In Curso de Campo Ecologia da Floresta Amazônica, pp. 7-11. E. Venticinque & M. Hopkins (eds.) INPA/Smithsonian. Manaus.
- Svenning, J. C. 1999. Microhabitat specialization in a species-rich palm community in Amazonian Ecuador. *J. Trop. Ecol.*, 87: 55-65.
- Svenning, J. C. 2001. On the role of microenvironmental heterogeneity in the ecology and diversification of Neotropical rain-forest palms (Arecaceae). *Bot. Rev.* 67: 1-53.
- Tuomisto, H. & K. Ruokolainen. 2002. Distribution and diversity of Pteridophytes and Melastomataceae along edaphic gradients in Yasuni National Park, Ecuadorian Amazonia. *Biotropica* 34(4): 516-533.
- Wilkinson, L. 1998. Systat: The system for statistics. SYSTAT Inc. Evanston. Illinois.