

Baixios funcionam como corredores de dispersão para herbáceas?

André Braga Junqueira

Introdução

Ecossistemas altamente heterogêneos são formados por um mosaico de micro-ambientes que geralmente apresentam pouca similaridade florística entre si (Tuomisto *et al.* 1995). No entanto, mesmo em áreas fisionomicamente semelhantes e, portanto, consideradas relativamente homogêneas, as variações ambientais e limitações na dispersão das plantas podem gerar padrões de distribuição das espécies em manchas, ocorrendo uma substituição gradual na composição em áreas próximas geograficamente (Tuomisto 2003a,b; Zuquim 2006). A substituição de espécies, portanto, pode refletir processos determinísticos como adaptações das espécies a diferenças climáticas ou de substrato, ou pode ser resultado de limitações de dispersão associadas à especiação, respostas tardias às mudanças climáticas ou outros efeitos históricos (Condit *et al.* 2002).

Para diversos grupos taxonômicos a similaridade de composição de espécies e comunidades diminui com o aumento da distância entre elas (Nekola & White 1999; Fagan 2002; Condit *et al.* 2002; Oliva & González 2005). Nekola & White (1999) sugerem duas causas principais para esta relação. A primeira causa resulta de um decréscimo na similaridade ambiental com a distância, e, portanto, a diminuição na similaridade seria meramente uma

conseqüência da capacidade dos organismos de se adaptar a mudanças ambientais. A segunda causa envolve a resistência diferencial à dispersão de organismos na paisagem, e nesse caso as barreiras geográficas seriam responsáveis pela queda de similaridade.

A maioria dos estudos sobre dinâmica de metapopulações envolve espécies que habitam o que pode ser caracterizado como paisagens bidimensionais. Nessas paisagens, os dispersores podem se mover entre manchas de habitat através de diversas rotas de dispersão possíveis, e essas rotas diferem entre si quanto à frequência em que são utilizadas. No entanto, os modelos bidimensionais de metapopulação não são os mais apropriados para espécies cujos habitats possuem geometrias diferentes (Fagan 2002). Muitos sistemas associados a cursos d'água possuem uma estrutura dendrítica que não se enquadram em nenhum dos modelos de metapopulação. Este tipo de restrição à

dispersão imposto pela paisagem é especialmente importante para peixes e outras espécies essencialmente aquáticas que não possuem fases do ciclo de vida que podem se dispersar (ou ser dispersas) pela terra. Em paisagens dendríticas a distância linear (ao longo do curso d'água, também chamada de distância de corredor) que separa dois pontos pode ser muito diferente da distância euclidiana entre eles (Fagan 2002).

O termo “terra firme” se aplica a todas as florestas na Amazônia que não são sazonalmente inundadas pela cheia dos rios (Ribeiro *et al.* 1999). Nessas florestas diferentes fitofisionomias podem ser caracterizadas e a estrutura e florística são definidas principalmente pelo tipo de solo e relevo. Florestas de baixio, uma dessas fitofisionomias, ocupam planícies aluviais ao longo de igarapés (Puhakka *et al.* 1992) e são caracterizadas por solos arenosos, encharcados e com acúmulo de sedimentos. Baixios também podem diferir de acordo com o nível e o tempo de encharcamento. Em áreas mais encharcadas e abertas os baixios podem ser dominados por palmeiras arbóreas, que em locais mais drenados não dominam a paisagem. Em algumas áreas, com inundações periódicas, algumas espécies típicas de igapó e várzea podem ser encontradas (Ribeiro *et al.* 1999). O sub-bosque geralmente é denso e composto por um número relativamente baixo

de espécies de plantas (Bürnheim 1998), caracterizado por herbáceas típicas de áreas encharcadas das famílias Rapateaceae, Marantaceae e Cyclanthaceae que, em geral, são dispersas por aves, formigas, pequenos mamíferos ou pela água (Ribeiro *et al.* 1999).

A integridade de sementes recém dispersas e a sobrevivência de plântulas dependem em grande parte da sua densidade pós-dispersão e da sua provável distância da planta mãe, duas variáveis que em geral estão inversamente correlacionadas (Guariguata *et al.* 1998). O modelo de Janzen-Connell (*sensu* Clark & Clark 1984) é representado pelas curvas exponenciais regulares de chuva de sementes, no entanto a chuva de sementes é altamente heterogênea, com densidades mais altas em habitats preferidos pelos agentes dispersores, como, por exemplo, rotas de deslocamento e puleiros (Janzen 1970). Os padrões de movimentação de aves frugívoras podem ser influenciados por variações topográficas sutis, resultando em diferenças no uso de habitat e conseqüentemente na distribuição desigual de sementes dispersas (Wescott 1994, 1997).

Nesse contexto, os baixios podem ser considerados um tipo de paisagem dendrítica, interconectados pelos cursos d'água. Áreas de vertente e platô podem constituir barreiras geográficas para dispersores de espécies zoocóricas típicas de baixio e baixios podem

funcionar como corredores de dispersão. Áreas de baixio geograficamente próximas podem apresentar baixa similaridade florística, pois podem estar separadas por uma matriz pouco permeável a seus dispersores. Caso isso seja verdade, espera-se que exista uma maior correlação entre a similaridade florística e a distância de corredor (ao longo dos cursos d'água) do que entre a similaridade florística e a distância geográfica entre diferentes baixios. Este estudo teve como objetivo relacionar a similaridade florística de herbáceas monocotiledôneas com a distância geográfica e de corredor entre diferentes baixios.

Material & métodos

Área de estudo

O estudo foi realizado na Reserva Florestal do Km 41 (2°24'S; 59°44'O), localizada na Fazenda Esteio, parte da área de estudo do Projeto Dinâmica Biológica de Fragmentos Florestais (PDBFF/INPA), a cerca de 80 km ao norte de Manaus (Oliveira 1987). A vegetação na região é caracterizada por floresta de terra firme (Pires & Prance 1985). A temperatura média anual é de 26,7 °C, sendo a variação mensal em torno da média de no máximo 2 °C (RADAMBRASIL 1978). A pluviosidade na região varia de 1900 a 2500 mm por ano, com uma estação seca (menos de

100 mm de chuva por mês) pronunciada entre os meses de julho e outubro (Rankin-de-Merona *et al.* 1992).

Coleta de dados

Foram amostrados 16 baixios localizados em uma área de 400 ha (Figura 1). Em cada baixio foi estabelecida uma parcela de 2 x 20 m paralela ao curso d'água, na qual foram coletados, morfotipados e contados todos os indivíduos de monocotiledôneas, exceto aqueles da família Arecaceae.

Análise dos dados

As distâncias geográfica e de corredor entre as parcelas foram calculadas utilizando um croqui da Reserva do Km 41 como base. A distância geográfica foi definida como a menor distância entre as parcelas, e a distância de corredor foi definida como a menor distância entre as parcelas através dos cursos d'água (Figura 2). A similaridade florística entre as comunidades foi calculada pelo coeficiente de similaridade geral de Gower, baseado tanto na presença ou ausência quanto na abundância das espécies. As relações entre similaridade florística (similaridade geral de Gower) das comunidades de monocotiledôneas herbáceas e a distância geográfica e distância de corredor foram analisadas através do teste de Mantel (Sokal & Rohlf 1995), com 1000 aleatorizações. As

análises foram feitas no programa NTSYSpc versão 2.10t (Rohlf 2000).

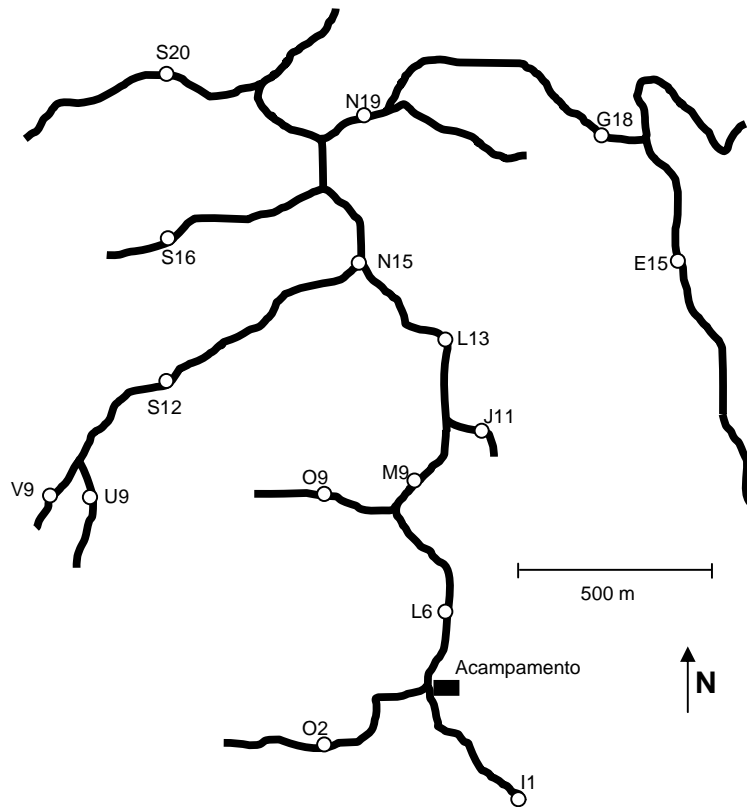


Figura 1. Mapa de localização dos pontos de coleta na Reserva Florestal do Km 41, Manaus, AM. As linhas indicam os cursos d'água e os círculos representam os pontos de coleta.

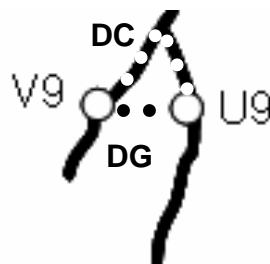


Figura 2. Representação do método de cálculo da distância geográfica (DG, pontilhados negro) e distância de corredor (DC, pontilhados branco). As linhas representam cursos d'água e os círculos representam pontos de amostragem.

Resultados

Um total de 696 indivíduos foram coletados, reunidos em sete famílias e 25 espécies de monocotiledôneas (Tabela 1). A família com mais espécies representadas foi Araceae (nove espécies), seguida de Marantaceae (seis espécies), Heliconiaceae (três espécies), Bromeliaceae, Cyclanthaceae e Rapateaceae (duas espécies cada) e Commelinaceae (uma espécie).

O número de espécies por parcela variou de dois a 10, e o número de indivíduos variou de 18 a 105. A média e o desvio padrão do número de espécies e de indivíduos por parcela foi de $6,8 \pm 2$ e $43,5 \pm 24,2$, respectivamente. A distância geográfica variou de 109 a 2.124 m, com média e desvio padrão de 961 ± 422 m. A distância de corredor variou de 182 a 3.008 m, com média e desvio padrão de 1327 ± 661 m. A similaridade florística entre as parcelas variou de 64,3% a 92%, com média e desvio padrão de $77,0 \pm 0,06\%$.

Tabela 1. Famílias e espécies de monocotiledôneas herbáceas registradas em baixios na Reserva Florestal do Km 41, Manaus, AM.

Família	Espécie
Araceae	<i>Philodendron aff. ornatum</i>

Philodendron sp.1
Philodendron sp.2
Philodendron sp.4
Philodendron sp.5
Philodendron sp.6
Philodendron sp.3
Stenospermaton sp.1
Urospatha sagitifolia

Bromeliaceae

Guzmania sp.1
Pepinia sprucei

Commelinaceae

Dichorisandra sp.1

Cyclanthaceae

Cyclanthus bipartitus
Thoracocarpus sp.1

Heliconiaceae

Heliconia sp.1
Heliconia sp.2
Heliconia sp.3

Marantaceae

Calathea aff. mansonis
Calathea sp.1
Calathea sp.2
Ichnosiphon aff. obliquus
Ichnosiphon sp.2
Monotagma sp.1

Rapateaceae

Rapatea paludosa
Rapatea ulei

A distância de corredor foi altamente correlacionada com a distância geográfica ($r = 0,801$; $p = 0,001$; Figura 3) e não houve relação significativa entre a similaridade florística e a distância geográfica ($r = 0,134$; $p = 0,168$;

Figura 4A) e nem entre a similaridade florística e a distância de corredor ($r = 0,122$; $p = 0,227$; Figura 4B).

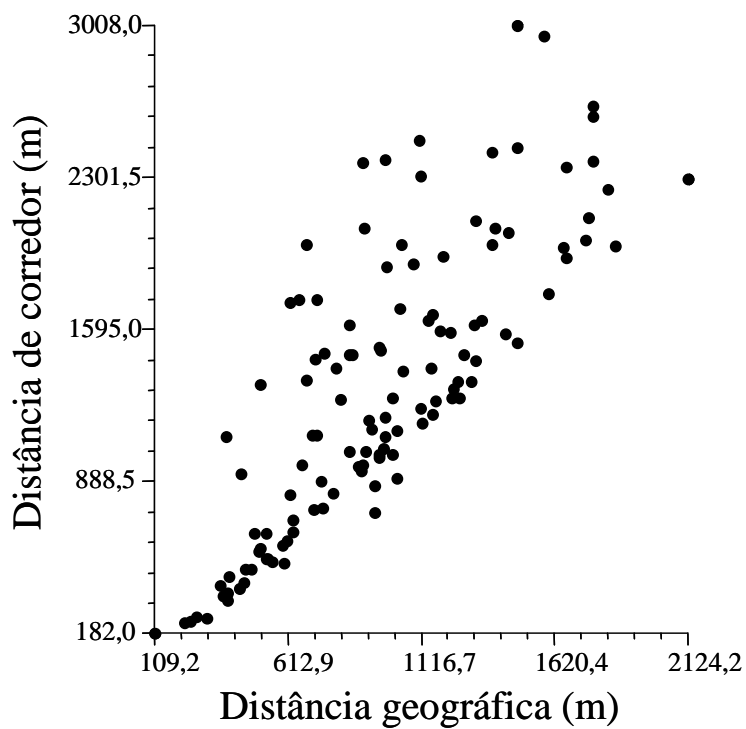


Figura 3. Relação entre distância geográfica e a distância de corredor entre pontos de amostragem de monocotiledôneas herbáceas em baixios de floresta de terra firme na Amazônia Central.

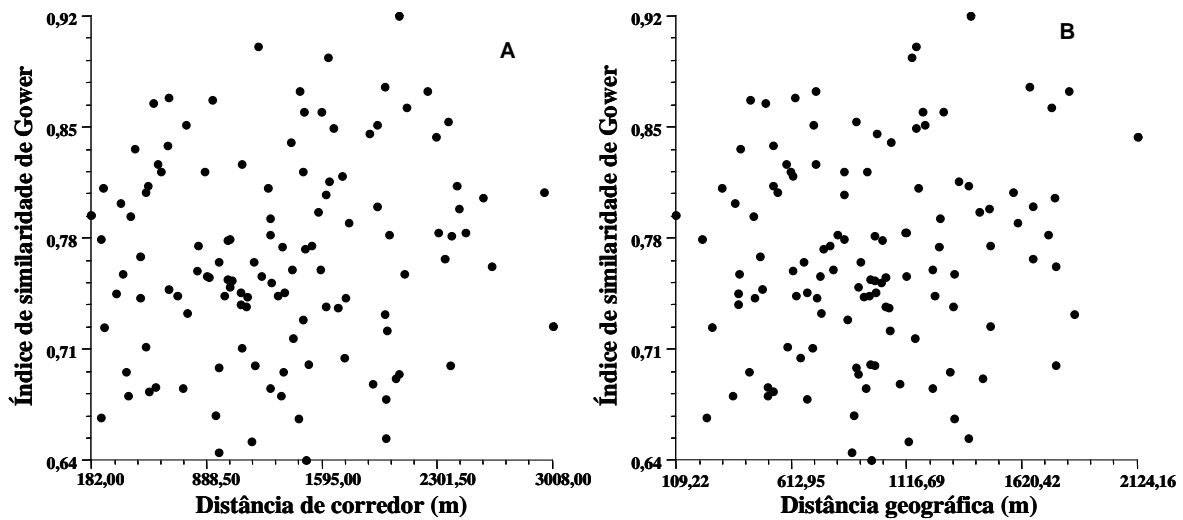


Figura 4. Relação entre a similaridade florística (Gower) e (A) a distância de corredor e (B) a distância geográfica entre pontos de amostragem de monocotiledôneas herbáceas em baixios de floresta de terra firme na Amazônia Central.

Discussão

A hipótese de que os baixios funcionam como corredores de dispersão foi refutada. A ausência de relação entre a distância de corredor e a similaridade florística sugere que os dispersores das herbáceas de baixio não estão restritos às áreas de baixio, e que áreas de vertente e platô não constituem barreiras geográficas para os dispersores. Além disso, a ausência de relação entre a distância geográfica e a similaridade florística e a alta similaridade florística observada entre os baixios (no mínimo 64,3 % de similaridade) sugere que não existe limitação de dispersão na escala estudada para as espécies registradas, e que talvez os dispersores sejam muito eficientes.

Os resultados obtidos podem ser interpretados à luz da teoria da neutralidade de Hubbell (2001), que prediz que a estrutura das comunidades se deve a efeitos estocásticos associados à dispersão. Segundo Hubbell (2001), a riqueza de espécies, a estrutura espacial de populações e a dinâmica das espécies ao longo do tempo seriam determinadas por processos que limitam o recrutamento de novos indivíduos. Uma limitação no recrutamento significa a falha de uma determinada espécie de possuir propágulos viáveis em um sítio disponível. Como consequência disso, uma espécie se estabelece em um determinado sítio não porque é uma boa competidora, mas porque competidores melhores não se estabeleceram

neste local (Schupp *et al.* 2002). A limitação de recrutamento pode resultar de três mecanismos principais: (1) limitação de fonte, que ocorre quando o recrutamento é limitado por baixa disponibilidade de sementes no nível de população; (2) limitação de disseminação, que ocorre quando o recrutamento é limitado por uma falha de dispersão de sementes para potenciais locais de recrutamento; e (3) limitação de estabelecimento, que ocorre quando o recrutamento é limitado por condições bióticas ou abióticas específicas (Clark *et al.* 1998, 1999).

A diferença na composição de espécies entre os baixios, portanto, deve estar relacionada a outros mecanismos de limitação de recrutamento que não a limitação de dispersão, como a limitação de fonte de propágulos e a limitação de estabelecimento. A limitação de fonte pode ser devida à raridade de espécies, limitando o recrutamento através da baixa disponibilidade de sementes para colonizar sítios disponíveis (Hurt & Pacala 1995). Altos graus de granivoria, herbivoria e ataque de patógenos também implicam em limitação de fonte caso ocorra mortalidade antes da dispersão (e.g. destruição de flores e de sementes em desenvolvimento) (Schupp *et al.* 2002 e referências inseridas). Limitações no estabelecimento podem ocorrer associadas a

variações ambientais. McCain (2001), por exemplo, observou que *Rapatea ulei* (Rapateaceae) ocorre em baixios de largura maior e não encaixados entre vertentes. Mokross (2002) observou que diferentes espécies herbáceas características de baixios respondem distintamente a variações de cobertura de matéria orgânica e luminosidade. Os baixios amostrados neste estudo apresentaram uma ampla variação de características ambientais locais. Igarapés de primeira ordem em geral eram mais encaixados entre vertentes e apresentavam solos mais arenosos do que igarapés de segunda ordem. Baixios mais largos em geral apresentavam maior abertura de dossel. Essas variações locais podem determinar a estruturação da comunidade de herbáceas monocotiledôneas de baixios, e, portanto, podem ter influenciado os resultados obtidos.

Em uma área de 400 ha de floresta de terra firme na Amazônia Central, portanto, as distâncias geográficas e de corredor não são bons preditores de similaridade para a comunidade de herbáceas monocotiledôneas de baixios. Ainda que não haja limitação de dispersão, outros efeitos estocásticos associados à dispersão como a disponibilidade de sementes e variações ambientais em pequena escala podem determinar a estrutura da comunidade estudada.

Agradecimentos

Agradeço a todas as pessoas que fizeram desse curso uma experiência de vida e dessa experiência um curso de vida, sem listar nomes nem porquês. Algumas delas, no entanto, de legítimo sangue amazônico, merecem destaque por terem me ensinado a ver a floresta sem as lentes da ciência: Léo, Cabocão, Dona Eduarda e Seu João. À Comadre Florzinha por ter me guiado quando fiquei perdido no mato. Às corais e sucuris do baixio por terem se comportado muito bem enquanto eu fuçava na casa delas. À Catá por dispersar, lua a lua, sementes que germinam a todo tempo e em qualquer lugar.

Referências bibliográficas

- Bürnheim, C.M. 1998. Estrutura de Comunidades de Peixes em Igarapés de Floresta de Terra Firme na Amazônia Central. Dissertação de Mestrado. INPA, Manaus, AM.
- Clark, D. A. & Clark, D. B. 1984. Spacing dynamics of a tropical rain forest tree: evaluation of the Janzen-Connell model. *The American Naturalist* 124: 769-788.
- Clark, J.S.; Macklin, E. & Wood, L. 1998. Stages and spatial scales of recruitment limitation in southern Appalachian forests. *Ecological Monographs* 68: 213-235.
- Clark, J.S.; Silman, M.; Kern, R.; Macklin, E. & HilleRisLambers, J. 1999. Seed dispersal near and far: patterns across temperate and tropical forests. *Ecology* 80: 1475-1494.
- Condit, R.; Pitman, N.; Leigh Jr., E.G.; Chave, J.; Terborgh, J; Foster, R.B.; Nunez, P.; Aguilar, V. S.; Valencia, R.; Villa, G.; Muller-Landau, H.C., Losos, H. & Hubbell, S.P. 2002. Beta diversity in tropical forest trees. *Science* 295: 666-669.
- Fagan, W.F. 2002. Connectivity, fragmentation, and extinction risk in dendritic metapopulations. *Ecology* 83: 3243-3249.
- Guariguata, M.R. & Pinard, M.A. 1998. Ecological knowledge of regeneration from seed in neotropical forest trees: implications for natural forest management. *Forest Ecology and Management* 112: 87-99.
- Hubbell, S.P. 2001 *The unified neutral theory of biodiversity and biogeography*. Princeton University Press, Princeton.
- Hurtt, G.C. & Pacala, S.W. 1995. The consequences of recruitment limitation: reconciling chance, history and competitive differences between plants. *Journal of Theoretical Biology* 176: 1-12.
- Janzen, D.H. 1970. Herbivores and the number of tree species in tropical forests. *American Naturalist* 104: 501-528.
- McCain, C. 2001. Interações planta-animal na história natural de uma herbácea do baixio, *Rapatea ulei* (Rapateaceae) na

- reserva do km 41, Manaus, Amazonas. Livro do curso de campo "Ecologia da Floresta Amazônica". PDBFF/INPA. Manaus, AM.
- Mokross, K.M. 2002. Distribuição espacial de algumas plantas de igarapé: há partição de recursos? Livro do curso de campo "Ecologia da Floresta Amazônica", PDBFF/INPA. Manaus, AM.
- Nekola, J. C. & White, P. S. 1999. The distance decay of similarity in biogeography and ecology. *Journal of Biogeography* 26: 867-878.
- Oliva, M.E. & González, M.T. 2005. The decay of similarity over geographical distance in parasite communities of marine fishes. *Journal of Biogeography* 32: 1327-1332.
- Oliveira, A.A. 1987. Diversidade, estrutura e dinâmica do componente arbóreo de uma floresta de terra firme de Manaus, AM. Tese de Doutorado, Universidade de São Paulo, São Paulo.
- Pires, J.M. & Prance, G.T. 1985. The vegetation types of the Brazilian Amazon. In: Amazonia, Prance, G.T. & Lovejoy, T. (eds.), pp. 109-145. Pergamon, New York.
- Puhakka, M.; Kaliolla, R.; Rajasilta, M. & Sallo, J. 1992. River types, site evolution and successional vegetation patterns in Peruvian Amazonia. *Journal of Biogeography* 19: 651-665.
- RADAMBRASIL. 1978. Levantamento de recursos naturais, vol. 1-18. Ministério das Minas e Energia, Departamento de Produção Mineral, Rio de Janeiro.
- Rankin-de-Merona, J.M.; Prance, G.T.; Hutchings, R.W.; Silva, M.F.; Rodrigues, W.A. & Vehling, M.E. 1992. Preliminary results of large scale tree inventory of upland rain forest in the Central Amazon. *Acta Amazonica* 22: 493-534.
- Ribeiro, J.E.; Hopkins, M.J.G.; Vincentini, A.; Sothers, C.; Costa, M.A.S.; Brito, J.M.; Souza, M.A.D.; Martins, L.H.P.; Lohmann, L.G.; Assunção, P.A.C.L.; Pereira, E.; Silva, C.F.; Mesquita, M.R. & Procopio L.C. 1999. Flora da Reserva Ducke: Guia de Identificação das Plantas Vasculares de uma Floresta de Terra-Firme na Amazônia Central. INPA, Manaus.
- Rohlf, F.J. 2000. NTSYSpc, numerical taxonomy and multivariate data analysis system, ver. 2.01. Exeter Software : Setauket, New York.
- Schupp, E.W.; Milleron, T. & Russo, S.E. 2002. Dissemination limitation and the origin and maintenance of species-rich tropical forests. In Seed dispersal and frugivory: ecology, evolution and conservation, D. J. Levey, W. R. Silva & M. Galetti (eds.), pp. 19-33. CAB International.
- Sokal, R.R. & Rohlf, F.G. 1995. Biometry. Freeman and Company, New York.

- Tuomisto, H.; Ruokolainen, K.; Kalliola, R.; Linna, A.; Danjoy, W. & Rodriguez, Z. 1995. Dissecting amazonian biodiversity. *Science* 269: 63-66.
- Tuomisto, H.; Ruokolainen K. & Yli-Halla, M. 2003a. Dispersal, environmental, and floristic variation of Western Amazonian forests. *Science* 299: 241-244.
- Tuomisto, H.; Ruokolainen, K.; Aguilar, M. & Sarmiento, A. 2003b. Floristic patterns along a 43-km long transect in an Amazonian rain forest. *Journal of Ecology* 91: 743-756.
- Wescott, D.A. 1994. Leks of leks: a role for hotspots in lek evolution? *Proceedings of the Royal Society of London B* 258: 281-286.
- Wescott, D.A. 1997. Lek locations and patterns of female movement and distribution in a neotropical frugivorous bird. *Animal Behaviour* 52: 235-247.
- Zuquim, G.P.S. 2006. Diversidade beta da comunidade de pteridófitas de florestas de terra firme da Amazônia central. *Dissertação de Mestrado*, INPA, Manaus, AM.