

Características biológicas das espécies de palmeiras podem prever sua raridade em uma floresta de terra firme na Amazônia Central?

Maria Beatriz N. Ribeiro

Introdução

Explicar os padrões de distribuição e de abundância das espécies é uma questão central da Ecologia (Begon *et al.*, 1986). Nas florestas tropicais, muitas espécies coexistem, mas sabe-se que poucas espécies são comuns e a grande maioria é rara (Pitman *et al.*, 2001). A teoria do nicho prevê que as espécies apresentam uma diferenciação de nicho, geralmente manifestada por meio de diferenças morfológicas, e que espécies com nichos similares tendem a excluir umas às outras, de forma que sua distribuição não pode ser explicada simplesmente pelo acaso (Begon *et al.*, 1986). De acordo com esta teoria, a distribuição das espécies raras deve ser determinada por características intrínsecas da espécie e pela interação com outras espécies. Por outro lado, segundo a teoria neutra de Hubbell, a distribuição de abundâncias das espécies dentro de uma comunidade varia de forma estocástica, já que seu pressuposto é de que as espécies são ecologicamente equivalentes e teriam chances iguais de sobreviver e se reproduzir (Chave, 2004). Assim, de acordo com esta teoria, espécies raras não teriam características específicas que diminuíssem sua aptidão.

As espécies comuns são caracterizadas pela alta frequência de ocorrência e alta abundância, já as espécies raras são pouco abundantes e podem apresentar distribuição restrita e, às vezes, agregada (Begon *et al.*, 1986). Existe pouca informação sobre os fatores que influenciam a distribuição e a abundância das espécies de plantas nas florestas tropicais e as características ecológicas responsáveis pelas espécies serem raras ou comuns continuam obscuras (Pitman *et al.*, 2001). Segundo Pitman *et al.* (2001), as espécies e famílias de plantas que dominam as florestas tropicais provavelmente apresentam grande investimento e sucesso reprodutivo, alta capacidade de dispersão e tolerância a uma maior heterogeneidade ambiental do que espécies raras. Já a causa da raridade das espécies de plantas pode ser a restrição imposta por requerimentos ambientais específicos para seu estabelecimento, a presença de herbívoros e predadores de sementes, limitações na dispersão de sementes e competição interespecífica por recursos como nutrientes e luz (Begon *et al.*, 1986). As espécies raras devem ser mais susceptíveis a alterações ambientais, tanto devido ao fato de possuírem um pequeno tamanho populacional e, como consequência,

uma maior chance de extinção, quanto à menor tolerância às condições microclimáticas associadas a ambientes alterados (Meier *et al.*, 1995).

As palmeiras apresentam alta densidade de indivíduos e riqueza de espécies na Floresta Amazônica (Henderson, 1995; Scariot, 1996) e constituem um componente crítico da dieta de diversas espécies de aves, mamíferos, peixes e insetos. Além disso, são o grupo de plantas mais importante para as populações humanas na Amazônia, tanto para a alimentação como para a fabricação de casas, redes, cestos e ornamentos (Terborgh, 1986; Henderson *et al.*, 1995; Valente, 2002). Assim como para outros grupos biológicos, na Amazônia a estrutura da comunidade de palmeiras se caracteriza pela ocorrência de poucas espécies dominantes e diversas espécies raras (Scariot, 1996; Ribeiro, 2005). Além disso, devido à grande heterogeneidade microambiental da floresta, muitas espécies raras apresentam distribuição espacial agregada (Clark *et al.*, 1995; Svenning, 1999). A perda de espécies raras de palmeiras em ambientes alterados foi observada na Amazônia Central por Scariot (1996) e por Benitez-Malvido & Martínez-Ramos (2003) em fragmentos florestais. Além disso, espécies de palmeiras com baixa abundância em florestas maduras não foram encontradas por Ribeiro (2005) em florestas secundárias com mais de 20 anos de idade.

O objetivo deste estudo foi avaliar se características biológicas das espécies de palmeiras relacionadas ao seu sucesso reprodutivo e à sua sobrevivência podem prever sua raridade em uma floresta de terra firme na Amazônia Central. A hipótese testada foi a de que as características biológicas podem ser bons preditores da raridade das espécies de palmeiras. As predições testadas foram as seguintes: (1) espécies raras serão mais freqüentes em sub-bosque do que espécies comuns, já que espécies de sub-bosque toleram uma menor diversidade de condições de luz do que espécies de dossel; (2) espécies raras apresentarão com maior freqüência caules aéreos do que espécies comuns, já que caules aéreos representam menor proteção contra danos físicos e de herbívoros do que caules subterrâneos; (3) espécies raras apresentarão frutos menores, já que frutos menores possuem menor quantidade de reservas, o que limita o estabelecimento de suas plântulas em ambientes não favoráveis; (4) espécies raras possuem maior proporção de frutos com cores não conspícuas, o que diminui a sua atratividade para dispersores de sementes; (5) espécies raras apresentarão com maior freqüência espinhos em suas partes vegetativas, o que dificultaria o acesso de dispersores de sementes aos frutos; (6) espécies raras terão maior freqüência de espinhos nos frutos, o que diminuiria a dispersão de suas sementes pela fauna.

Materiais & métodos

Área de estudo

Realizei este estudo na Reserva 1501 (Km 41) do Projeto Dinâmica Biológica de Fragmentos Florestais, localizada a aproximadamente 80 km ao norte de Manaus, Amazonas. Esta reserva é de floresta contínua e conta com um sistema de trilhas a cada 100 m. A floresta da área é classificada como floresta ombrófila densa de terra firme e pode ser dividida em três compartimentos geomorfológicos que apresentam estrutura e composição da vegetação distintos: platô, vertente e baixio. A vegetação da área possui dossel fechado com altura média de 35 m e árvores emergentes que chegam a atingir 55 m de altura, e o sub-bosque é dominado por palmeiras (Gascon & Bierregaard, 2001).

Coleta de dados

Amostrei a comunidade de palmeiras em nove parcelas de 100 x 5 m, totalizando 0,45 ha. Com o objetivo de abranger a maior heterogeneidade ambiental possível e, portanto, de amostrar o maior número de espécies de palmeiras, distribuí as parcelas de forma estratificada de acordo com a topografia: três localizadas em platôs, três em vertentes e três em baixios. A distância mínima das parcelas foi de 200 m. Em cada parcela, contei e identifiquei todos os indivíduos de palmeiras jovens e adultos encontrados, segundo os critérios de exclusão utilizados por Scariot (1996): para palmeiras com

caule aéreo, considerei apenas os indivíduos que já apresentam um caule definido; e para palmeiras com caule subterrâneo, contei somente os indivíduos que apresentavam as folhas subdivididas ou em divisão. Os indivíduos não identificados em campo foram coletados para posterior identificação. Além disso, obtive em Henderson *et al.* (1995) as seguintes informações biológicas para cada espécie: hábito (dossel ou sub-bosque), tipo de caule (aéreo ou subterrâneo), tamanho do fruto, coloração do fruto (não conspícua, para frutos azuis, roxos, pretos e marrons; ou conspícua, para frutos amarelos, laranja, vermelhos e rosa), presença de espinhos na planta e presença de espinhos nos frutos.

Análise dos dados

Para cada espécie de palmeira calculei a abundância de indivíduos e a frequência de ocorrência nas parcelas. Considerei indivíduos raros aqueles que apresentaram três ou menos indivíduos no total das amostras e as que ocorreram em duas ou menos parcelas. Esse critério foi arbitrário, mas baseado na distribuição das abundâncias das espécies nas minhas amostras. Avaliei a associação entre a raridade das espécies e as características biológicas hábito, tipo de caule, coloração do fruto, presença de espinhos na planta e presença de espinhos nos frutos por meio do teste exato de Fisher (Zar, 1984). A relação entre a raridade das

espécies e o tamanho dos frutos foi avaliada por meio de uma regressão logística.

Resultados

Encontrei nas nove parcelas amostradas um total de 459 indivíduos de palmeiras, pertencentes a 25 espécies e 12 gêneros. A abundância de indivíduos variou de 31 a 90 indivíduos e o número de espécies variou de 8 a 16 por parcela. Do total de espécies amostradas, 44% apresentaram três ou menos indivíduos no

total de parcelas amostradas e 40% ocorreram em uma ou duas parcelas (Tabela 1). Não houve relação entre a raridade das espécies de palmeiras e o hábito, o tipo de caule, a coloração do fruto e a presença de espinhos na planta, porém as espécies raras apresentaram menor proporção de frutos com espinhos do que as espécies comuns (Tabela 2). O tamanho do fruto não apresentou relação com a raridade das espécies ($\chi^2 = 0,212$; g.l. = 1; $p = 0,646$).

Tabela 1. Abundância, frequência de ocorrência e status em relação à raridade das espécies de palmeiras amostradas no Km 41, Amazônia Central.

Espécie	Abundância	Frequência	Status
<i>Bactris oligocarpa</i> Barb. Rodr. & Trail	1	1	rara
<i>Bactris</i> sp. 1	1	1	rara
<i>Bactris</i> sp. 3	2	1	rara
<i>Hyospathe elegans</i> Mart.	2	2	rara
<i>Iriartella setigera</i> (Mart.) H. Wendl.	2	2	rara
<i>Oenocarpus minor</i> Mart.	2	2	rara
<i>Bactris killipii</i> Burret.	3	3	rara
<i>Desmoncus polyacanthos</i> Mart.	3	3	rara
<i>Geonoma maxima</i> (Poit.) Kunth	3	2	rara
<i>Socratea exorrhiza</i> (Mart) H Wendl.	3	2	rara
<i>Syagrus inajai</i> (Spruce) Becc.	3	2	rara
<i>Bactris maraja</i> Mart.	4	4	comum
<i>Bactris</i> sp. 2	6	3	comum
<i>Bactris elegans</i> Barb. Rodr.	8	5	comum
<i>Bactris hirta</i> Mart.	10	5	comum
<i>Oenocarpus bataua</i> Mart.	10	2	rara
<i>Oenocarpus bacaba</i> Mart.	12	6	comum
<i>Astrocaryum gynacanthum</i> Mart.	17	7	comum
<i>Geonoma stricta</i> (Poit.) Kunth	19	6	comum
<i>Euterpe precatoria</i> Mart.	20	7	comum
<i>Geonoma deversa</i> (Poit.) Kunth	21	8	comum

<i>Bactris gastoniana</i> Barb. Rodr.	28	8	comum
<i>Bactris acanthocarpa</i> Mart.	37	7	comum
<i>Attalea attaleoides</i> (Barb. Rodr.) Wess. Boer	93	9	comum
<i>Astrocaryum sciophilum</i> (Miq.) Pulle	149	9	comum

Tabela 2. Frequência de ocorrência das características biológicas hábito, tipo de caule, coloração do fruto, espinhos na planta e espinhos no fruto em espécies raras e espécies comuns de palmeiras, na reserva do Km 41, Amazônia Central.

Variável	Espécies raras (n=12)	Espécies comuns (n=13)	p (teste de Fisher)
Hábito	58 % sub-bosque	85% sub-bosque	0,202
Tipo de caule	100% aéreo	67% aéreo	0,096
Coloração do fruto	50% conspícuo	25% conspícuo	0,378
Espinhos na planta	42% com espinhos	62% com espinhos	0,434
Espinhos no fruto	0% com espinhos	42% sem espinhos	0,040

Discussão

A hipótese de que características biológicas das espécies de palmeiras poderiam prever sua raridade na área estudada foi parcialmente corroborada, já que apenas a proporção de espinhos nos frutos foi diferente entre espécies raras e comuns. De forma contrária à previsão, as espécies raras apresentaram menor proporção de espinhos nos frutos do que as espécies comuns. É provável que a ausência de espinhos aumente as chances de predação e de parasitismo dos frutos das espécies raras, diminuindo a probabilidade de germinação das sementes e a abundância de indivíduos (Begon *et al.*, 1986). O efeito da presença ou da ausência de espinhos nos frutos das palmeiras não é facilmente interpretável, já que a intensidade e a importância da predação e da dispersão de sementes para a abundância dos indivíduos pode variar dependendo do local e da

disponibilidade de outros recursos para a fauna. Além da polpa dos frutos das palmeiras ser amplamente consumida pela fauna, suas sementes constituem uma fonte de nutrientes para diversas espécies de animais, especialmente para roedores (Terborgh, 1986). Assim, a ausência de espinhos nas sementes poderia tanto aumentar as chances de predação das sementes por consumidores e por parasitas, quanto aumentar as chances delas serem dispersas. Na reserva do Km 41, os resultados sugerem que a predação e/ou parasitismo das sementes seja um fator mais importante do que a dispersão no controle da abundância das espécies raras.

Embora nenhuma das outras características avaliadas tenha sido diferente entre espécies raras e comuns, é possível que se outras características melhor preditoras do sucesso reprodutivo e da tolerância das palmeiras

às condições ambientais, como por exemplo, o número e a palatabilidade dos frutos, a síndrome de dispersão e o tempo de germinação fossem utilizadas, padrões diferentes pudessem ser encontrados. Além disso, acredito que características fisiológicas das sementes e dos indivíduos possam ser mais importantes para definir a abundância das espécies de palmeiras na floresta do que características morfológicas.

Segundo a teoria neutra de Hubbell, no entanto, mesmo que as espécies apresentassem diferenças morfológicas, funcionalmente, elas poderiam ser equivalentes competitivamente (Chave, 2004). Neste caso, os resultados obtidos não discordariam da teoria neutra. A ocorrência e a abundância das espécies de palmeiras em florestas tropicais, no entanto, parecem ser afetadas por diversos fatores. Segundo Svenning (2001), a precipitação e a temperatura parecem ser os fatores mais relacionados aos padrões de abundância e diversidade de palmeiras em escala geográfica mais ampla. Em escalas locais, a distribuição das espécies de palmeiras parece ser fortemente influenciada por características microambientais como luminosidade, profundidade da serapilheira, topografia e solo, assim como a presença de dispersores e predadores de sementes e a competição inter e intraespecífica (Svenning, 1999, 2001; Sousa, 2007). Isso indica que as espécies possuem adaptações específicas que as permitem se estabelecer ou ser melhores competidoras em determinados tipos de ambientes, contrariando as

predições da teoria neutra e concordando com a teoria do nicho.

Uma avaliação da abundância das espécies de palmeiras que são raras na área estudada em outros locais da Amazônia poderia fornecer mais subsídios para a discussão sobre o papel da estocasticidade na distribuição das palmeiras. Além disso, estudos acerca da fisiologia de espécies raras de palmeiras ou que avaliassem quais as condições microambientais favoráveis ao seu estabelecimento poderiam elucidar melhor que fatores que definem a abundância das espécies de palmeiras nas florestas tropicais.

Agradecimentos

Agradeço a todos os amigos que contribuíram com este trabalho e a todas as almas queridas do EFA que participaram intensamente da minha vida no último mês. Agradeço em especial ao Dé, ao Fumaça e ao Tora por me acompanharem com toda dedicação na amostragem das palmeiras na floresta; ao Zé pelo auxílio na identificação das espécies de palmeiras; ao Murilo pelas sugestões no texto; à Débora pelas discussões sobre as palmeiras na floresta; ao Billy e ao Paulo De Marco pelo auxílio na análise dos dados; ao Paulo por disponibilizar seu disputado divã sempre que precisei; aos queridos Glauco e Zé por serem tão especiais e por tudo o que têm me ensinado e, finalmente, a todas as pseudo-réplicas verdadeiras do Igarafest, por fazerem as noites tão felizes e minha mente mais tranqüila.

Referências bibliográficas

- Begon, M.; J.L. Harper & C.R. Townsend. 1986. Ecology: individuals, populations and communities. Blackwell Science, Oxford.
- Benítez-Malvido, J. & M. Martínez-Ramos. 2003. Impact of forest fragmentation on understory plant species richness in Amazônia. *Conservation Biology*, 17: 389-400.
- Chave, J. 2004. Neutral theory and community ecology. *Ecology Letters*, 7: 241–253.
- Clark, D.A.; D.B. Clark; R.M. Sandoval & M.V.C. Castro. 1995. Edaphic and human effects on landscape-scale distributions of tropical rain forest palms. *Ecology*, 76: 2581-2594.
- Gascon, C. & R.O. Bierregaard Jr. 2001. The Biological Dynamics of Forest Fragments Project: the study site, experimental design, and research activity, pp. 31-42. In: *Lessons from Amazonia: the ecology and conservation of a fragmented forest* (R.O. Bierregaard Jr.; C. Gascon; T.E. Lovejoy & R. Mesquita, eds.). Yale University Press, New Haven.
- Henderson, A. 1995. *The palms of the Amazon*. Oxford University Press, New York.
- Henderson, A.; G. Galeano & R. Bernal. 1995. *Field guide to the palms of the Americas*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- Meier, A.J.; S.P. Bratton & D.C. Duffy. 1995. Possible ecological mechanisms for loss of vernal-herb diversity in logged eastern deciduous forests. *Ecological Applications*, 5: 935-946.
- Pitman, N.C.A; J.W. Terborgh; M.R. Silman; P. Nuñez; D.A. Neill; C.E. Cero; W.A. Palacios & M. Aulestia. 2001. Dominance and distribution of tree species in upper Amazonian terra firme forests. *Ecology*, 82: 2101–2117.
- Ribeiro, M.B.N. 2005. A estrutura e a composição florística do componente herbáceo terrestre e das palmeiras em florestas secundárias com diferentes históricos de uso na Amazônia Central. Dissertação de Mestrado, Universidade de São Paulo, São Paulo.
- Scariot, A. 1996. The effects of rain forest fragmentation on the palm community in Central Amazonia. Tese de Doutorado, University of California, Santa Barbara.
- Sousa, T.E.L. 2007. Distribuição de palmeiras (Arecaceae) ao longo de gradientes ambientais no baixo Interflúvio Purus-Madeira, Brasil. Dissertação de Mestrado, Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, Manaus.
- Svenning, J.C. 1999. Microhabitat specialization in a species-rich palm community in Amazonian Equador. *Journal of Ecology*, 87: 55-65.
- Svenning, J.C. 2001. On the role of microenvironmental heterogeneity in the ecology and diversification of neotropical

- rain-forest palms (Arecaceae). *The Botanical Review*, 67: 1-53.
- Terborgh, J. 1986. Keystone plant resources in the tropical forest, pp. 330-344. In: *Conservation biology – the science of scarcity and diversity* (M.E. Soulé, ed.). Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts.
- Valente, R.M. 2002. As palmeiras e as comunidades, pp. 165-175. In: *Caxiuaná: populações tradicionais, meio físico e diversidade biológica* (P.L.B. Lisboa, ed.). Museu Paraense Emílio Goeldi, Belém.
- Zar, J.H. 1984. *Biostatistical analysis*. Prentice Hall, Englewoods Cliffs, New Jersey.