

# ESTRUTURA DA COMUNIDADE DE PALMEIRAS EM UMA FLORESTA DE TERRA FIRME NA AMAZÔNIA CENTRAL

Heloisa Dantas Brum

---

## INTRODUÇÃO

As comunidades tropicais podem ser organizadas por processos determinísticos, como prevê a teoria de nicho (Hutchinson, 1961) ou estocásticos, como prevêem as teorias neutras (Hubbell, 2001). Esses processos buscam explicar a manutenção da diversidade de espécies em florestas tropicais e embora possam ser vistos como antagonistas (Connell, 1978; Hubbell, 2005), podem atuar conjuntamente na estrutura de uma comunidade dependendo da severidade das condições ambientais (Aranha, 2008). Segundo a teoria de nicho, a composição de espécies é mantida em um estado de equilíbrio devido à competição interespecífica, que permite a coexistência das espécies pela ocupação de diferentes nichos (Connell, 1978). Por outro lado, as teorias neutras postulam que a comunidade é composta por espécies

com equivalência ecológica em suas habilidades de dispersão e colonização e que raramente está em equilíbrio. Portanto, o que mantém a diversidade de uma comunidade são as constantes mudanças no ambiente e, dessa forma, a diversidade é maior quando ocorrem distúrbios intermediários em relação à frequência e intensidade (hipótese do distúrbio intermediário) (Connell, 1978).

O recrutamento das plantas em florestas pode variar de acordo com inúmeros fatores bióticos e abióticos e muitas vezes apenas a chegada de propágulos não garante o recrutamento (Nathan & Muller-Landau, 2000). Após a chegada dos propágulos e germinação das sementes, as populações podem sofrer processos de limitação demográfica, que podem afetar a produção de frutos, a dispersão de sementes e a sobrevivência de plântulas, juvenis e adultos (Jordano *et al.* 2004). Em ambientes com alta

riqueza de espécies há um grande número de espécies raras e, portanto, maior ocorrência de processos de limitação demográfica, já que a produção de propágulos é reduzida quanto menor for a abundância da espécie (Hurtt & Pacala, 1995). Neste caso, o sucesso no recrutamento pode ser mais dependente da abundância local da espécie e das flutuações aleatórias dependentes da frequência do que das habilidades competitivas e das estratégias de crescimento e reprodução intrínsecas de cada espécie (Hubbell & Foster, 1986). Entretanto, não se sabe se a abundância é realmente um atributo importante para a estruturação de comunidades de plantas. As espécies raras também podem ser importantes para estrutura de comunidades tropicais porque podem limitar a dominância das espécies mais abundantes. Como a grande maioria das espécies nas florestas tropicais é rara (Hubbell & Foster, 1986), a limitação na dispersão pode favorecer o recrutamento de competidores inferiores (que não são bem sucedidos normalmente) (Hurtt &

Pacala, 1995), causando assimetria das habilidades competitivas entre as espécies simpátricas e promovendo, portanto, maior riqueza de espécies.

De maneira geral, a distribuição das espécies em regiões tropicais não segue um padrão aleatório, o que pode ser gerado por variações nas condições edáficas e topográficas (Kahn, 1987; Clark *et al.*, 1999) ou por uma distribuição diferencial de propágulos no ambiente em função da abundância relativa de algumas espécies (Hubbell, 2001). Essas diferenças na abundância relativa somadas às diferentes capacidades de dispersão das espécies podem ser de fundamental importância para compreender a coexistência de espécies nos trópicos.

Dentre os grupos de plantas que ocorrem na região tropical, as palmeiras (Arecaceae) constituem uma família botânica com grande número de espécies (ca. de 550 nas Américas) e elevada abundância (Henderson *et al.*, 1995). Como as palmeiras possuem diferentes hábitos, ocupam praticamente todos os estratos da floresta (Henderson *et al.*, 1995) e são

uma família de fácil identificação em campo, trata-se de um grupo interessante para a realização de estudos sobre a estrutura de comunidades nas florestas tropicais.

O objetivo deste trabalho foi responder às seguintes perguntas: (1) a ocorrência das espécies de plântulas, juvenis e adultos de palmeiras nas unidades amostrais segue um padrão aninhado? A hipótese é que há um padrão aninhado e que as espécies encontradas na fase adulta representam um subconjunto das espécies de plântulas e de juvenis. Isso é esperado partindo da premissa que o recrutamento de plântulas ocorre em função da chegada de sementes de forma aleatória e que nos estádios de vida subseqüentes, fatores abióticos e bióticos começariam a afetar o recrutamento das plantas. Tais filtros poderiam reduzir a riqueza de espécies de uma comunidade ao longo do desenvolvimento das plantas caso ocorra extinção local de alguma espécie. A previsão, portanto, é que as espécies encontradas na fase adulta estejam presentes também nos estádios

ontogenéticos anteriores, mas que nem todas as espécies encontradas no estádio de plântulas sejam encontradas nos estádios de vida subseqüentes; (2) há diferença na abundância das espécies entre estádios ontogenéticos? A hipótese é que a abundância de cada espécie nos estádios ontogenéticos iniciais deva ser maior; e (3) existe diferença na dominância entre estádios ontogenéticos? A hipótese é que a dominância seja maior no estádio de plântulas e que diminua nos estádios ontogenéticos subseqüentes. Portanto espera-se que ao se comparar os índices de dominância de cada estádio ontogenético, os maiores valores de dominância sejam encontrados para as plântulas e os menores para os adultos. Espera-se que os juvenis tenham valores de dominância intermediários.

## **MATERIAL & MÉTODOS**

### **Área de estudo**

Este estudo foi realizado na reserva florestal do Km 41, administrada pelo Projeto Dinâmica Biológica de Fragmentos Florestais (PDBFF-

INPA/Smithsonian Institution), a cerca de 80 km ao norte de Manaus (2°25' S, 59°50' W). A variação altitudinal da região é de aproximadamente 80 m (Ranzani, 1980). Essas florestas de terra firme dividem-se basicamente em três fitofisionomias: platô, vertente e baixo, de acordo com o gradiente edafotopográfico característico da região (Ribeiro *et al.*, 1999). O dossel atinge 35 m de altura, com árvores emergentes alcançando cerca de 45 m e o sub-bosque é bastante sombreado e dominado por palmeiras acaules (Scariot, 1998).

### **Grupo de estudo**

Para responder às perguntas propostas, foi necessário definir os estádios ontogenéticos das espécies. Plântulas foram consideradas indivíduos com folhas morfologicamente diferentes dos demais estádios (inteiras, bífidas ou com um número menor de subdivisões) e com até 1 m de altura; juvenis foram considerados os indivíduos com folhas similares às dos adultos, porém sem sinais de reprodução; e adultos foram

considerados os indivíduos com qualquer cicatriz ou estrutura que indicasse que este havia passado por algum evento reprodutivo. Indivíduos com caule aéreo e mais de 3 m de altura também foram considerados adultos.

### **Delineamento amostral**

Foram estabelecidas 36 parcelas para a contagem das plântulas, juvenis e adultos de palmeiras em áreas de platô e topos de vertentes. Destas, um total de 12 parcelas de 100 x 5 m para os adultos, 12 parcelas de 20 x 4 m para juvenis e 12 parcelas de 20 x 2 m para as plântulas. O tamanho das parcelas foi escolhido com o intuito de obter um número similar de indivíduos de cada estágio por parcela. Cada parcela de plântula foi estabelecida dentro de uma parcela de juvenil e esta dentro de uma parcela de adulto, sendo que cada conjunto de três parcelas para amostragem de plântulas, juvenis e adultos foi considerado como um bloco. A partir de então, as plantas foram contadas e identificadas em campo e quando necessário, foram coletadas para posterior identificação.

### **Análises dos dados**

Para investigar se o padrão de distribuição das espécies é aninhado, foi construída uma matriz de presença e ausência de espécies, em que a parcela com o maior número de espécies foi posicionada na primeira linha e a espécie presente em todas as parcelas foi posicionada na primeira coluna à esquerda da matriz. Foi utilizado o programa *Nestedness Temperature Calculator* (Atmar & Patterson, 1995) para realizar a análise de aninhamento. Em seguida, foi calculada a temperatura da matriz, que é uma medida da desordem do sistema. Padrões gerados ao acaso estão associados com estados de maior entropia (i.e. maior temperatura), ao contrário de padrões não aleatórios, que estão relacionados a sistemas mais organizados ou com menor entropia (i.e. menor temperatura). Para testar se a matriz de ocorrência das espécies nas unidades amostrais poderia ter sido gerada ao acaso, a temperatura da matriz obtida foi comparada com uma distribuição de temperaturas geradas por 1.000 aleatorizações da matriz observada,

utilizando a técnica de Monte Carlo. Em uma matriz perfeitamente aninhada, cada linha é composta por um subconjunto de espécies da linha de maior riqueza. Além disso, para testar se as espécies presentes nas parcelas de adultos eram um subconjunto das parcelas de plântulas, foi feita uma análise de variância utilizando como variável preditora os estádios ontogenéticos (plântula, juvenil e adulto) e como variável resposta a ordem de cada unidade amostral na matriz de aninhamento.

Para testar se abundância das espécies varia de acordo com os estádios ontogenéticos foi feita uma análise de variância para testar se existem diferenças na abundância entre os três estádios ontogenéticos para cada espécie. Para evitar um possível efeito da variação entre diferentes sítios de amostragem, cada conjunto de três parcelas sobrepostas (adultos, juvenis e plântulas) foi considerado como um bloco.

Para testar se a dominância difere entre os estádios ontogenéticos, calculou-se o índice de dominância de

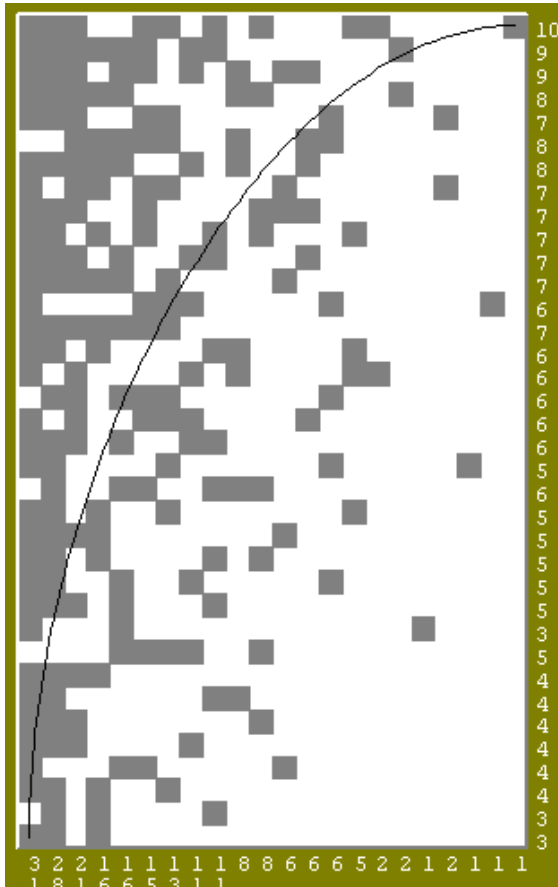
Simpson para cada parcela, utilizando-se a fórmula:  $D = \sum (N/n) * (n - 1 / N - 1)$ , em que N = número total de indivíduos por parcela; n = número de indivíduos de uma espécie por parcela. O valor de dominância (D) é dado pela soma dos valores de dominância de cada espécie. Em seguida, foi feita uma análise de variância em que a variável preditora foi o estágio ontogenético em três níveis (plântula, juvenil e adulto) e a variável resposta foi índice de dominância de cada estágio. Mais uma vez, as parcelas foram consideradas como um bloco para evitar um possível efeito da variação entre elas.

## RESULTADOS

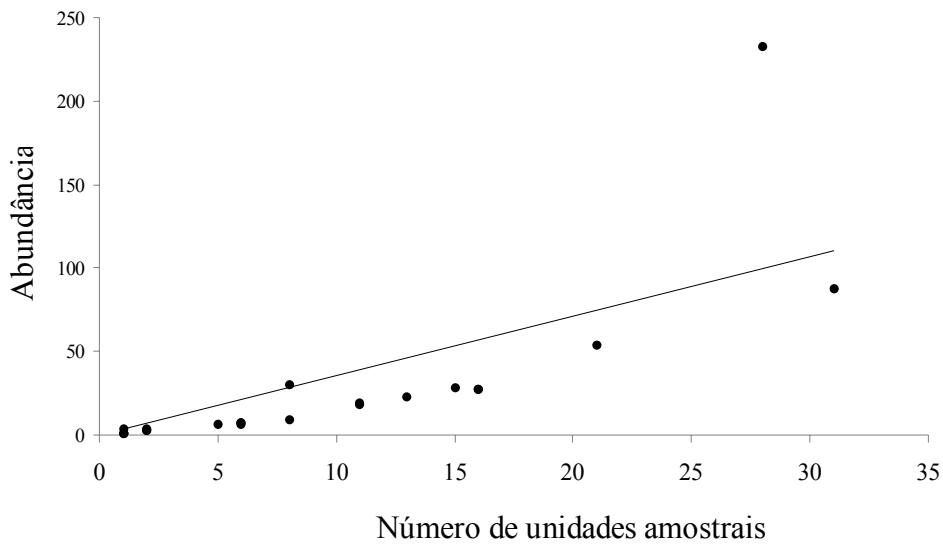
Foram amostrados 599 indivíduos, pertencentes a nove gêneros e 22 espécies. Destes, foram contabilizadas 241 plântulas, 217 juvenis

e 141 adultos. A espécie mais abundante foi *Oenocarpus bacaba*, com 233 indivíduos, seguida por *Astrocaryum sciophilum*, com 88 indivíduos.

A ocorrência das espécies de palmeira nas parcelas seguiu um padrão não aleatório e aninhado ( $T = 27,85$  °C;  $p < 0,001$ ; Figura 1). As espécies presentes em parcelas com menor riqueza eram um subconjunto das espécies presentes em parcelas com maior riqueza, porém independente do estágio ontogenético. A temperatura média das 1.000 matrizes aleatorizadas foi de  $58,8$  °C (min-max =  $54,1 - 63,6$  °C). Houve uma forte correlação entre abundância e a frequência de ocorrência das espécies nas unidades amostrais ( $R = 0,77$ ;  $p < 0,001$ ; Figura 2), o que indica que o padrão de aninhamento encontrado pode ser explicado pela abundância das espécies.



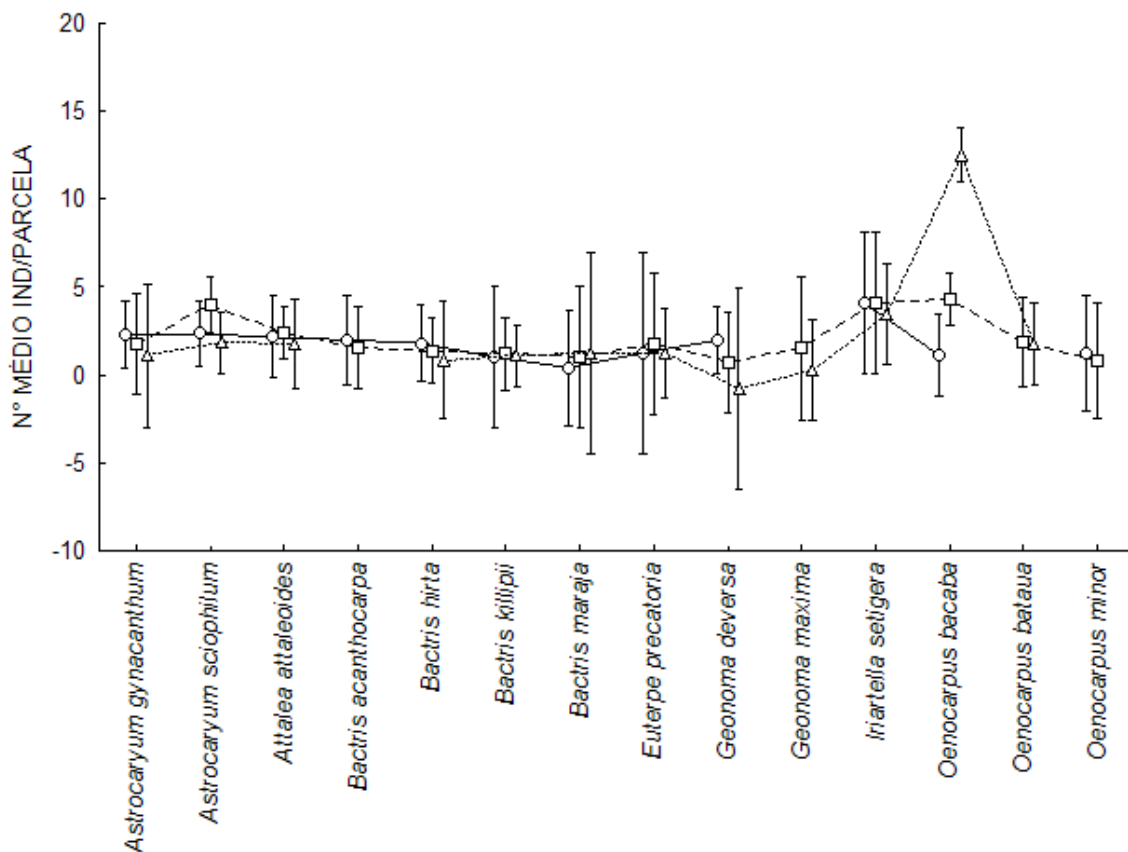
**Figura 1.** Matriz de presença (quadrados preenchidos em cinza) e ausência (quadrados em branco) de espécies de palmeira. As linhas representam as parcelas amostradas e as colunas representam as espécies de palmeira. A curva indica o limite entre as ausências e presenças inesperadas de espécies para uma matriz perfeitamente aninhada. Os valores no eixo horizontal da matriz são o número de indivíduos de cada espécie. Os valores do eixo vertical da matriz representam o número de espécies em cada parcela.



**Figura 2.** Correlação entre abundância e frequência de ocorrência das espécies de palmeira nas unidades amostrais ( $R = 0,77$ ;  $p < 0,001$ ).

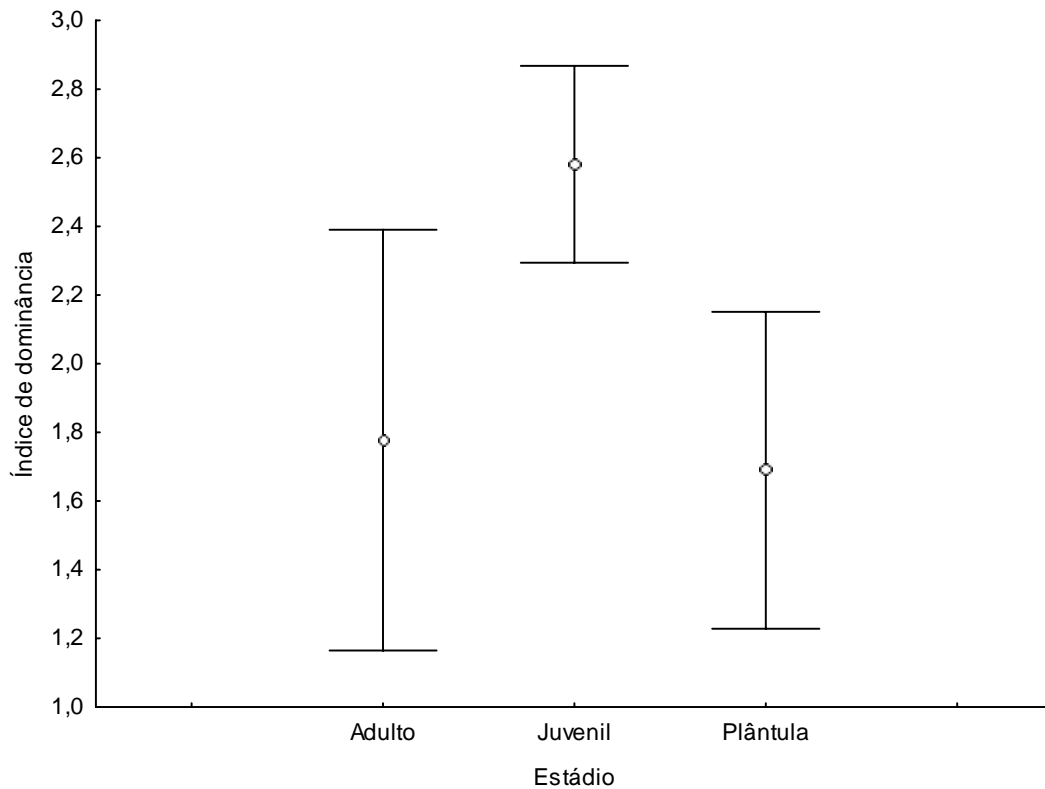
Houve diferença na abundância entre estádios ontogenéticos, porém esse efeito só ocorreu para *Oenocarpus bacaba* ( $F_{26,176} = 4,15$ ;  $p < 0,001$ ; Figura 3). *O. bacaba* apresenta maior abundância de plântulas, seguida de juvenis e depois adultos. As demais espécies tiveram valores semelhantes de

abundâncias em cada estágio ontogenético (Figura 3). Os índices de dominância foram significativamente diferentes entre os estádios ontogenéticos ( $F_{2,33} = 5,22$ ;  $p = 0,01$ ), sendo que a dominância no estágio juvenil foi maior que a de adultos e plântulas (Figura 4).



**Figura 3.** Número médio de indivíduos de palmeira por parcela nos estádios de plântulas (-Δ-), juvenis (-□-) e adultos (-○-). Foram excluídas da análise as espécies encontradas em apenas um dos estádios ontogenéticos. As barras verticais representam o intervalo de 95% de confiança.





**Figura 4.** Índices de dominância entre os estádios ontogenéticos da comunidade de palmeiras. Os círculos brancos representam a média e as barras verticais representam o intervalo de 95% de confiança.

## DISCUSSÃO

A hipótese de que existiria um padrão aninhado da ocorrência das espécies nas unidades amostrais de acordo com o estágio ontogenético não foi corroborada. O padrão de aninhamento aparece em função da abundância das espécies e não de acordo com o estágio ontogenético, como era esperado. Desta forma, as espécies que ocorrem nas parcelas com menor riqueza são as mais abundantes

e constituem um subconjunto das espécies presentes nas demais parcelas. No entanto, as espécies que ocorrem no estágio ontogenético adulto não são um subconjunto das espécies dos estádios de plântulas e juvenis.

Com exceção de *Oenocarpus bacaba*, para as demais espécies amostradas não houve diferença entre a abundância de plântulas, juvenis e adultos, indicando que provavelmente a taxa de mortalidade dessas espécies

não é alta o suficiente para alterar a abundância ao longo dos estádios. *O. bacaba* é uma das espécies mais abundantes na área de estudo, com densidade média de seis indivíduos acima de 10 cm de DAP (diâmetro à altura do peito) por hectare (H. Nascimento, com. pess.) e produz mais frutos que qualquer outra palmeira na região (Scariot, 1999). A elevada abundância de plântulas *O. bacaba* pode ser consequência da alta produção de frutos por essa espécie. O resultado é uma elevada densidade inicial de plântulas, que pode favorecer um controle populacional causado por fatores dependentes da densidade, como competição intra-específica, ataque de patógenos e herbivoria, que reduzem a abundância de *O. bacaba* na transição para os estádios subseqüentes. As demais espécies produzem uma quantidade menor de frutos em relação à *O. bacaba* (Henderson *et al.*, 1995), o que pode explicar a menor abundância de plântulas. Como a abundância nos estádios subseqüentes permanece relativamente constante entre as

espécies, é possível que a mortalidade seja baixa, provavelmente por que com uma menor densidade de plântulas, a competição intra-específica deve ser menor e os fatores dependentes da densidade ocorreriam em menor intensidade.

Ao contrário do que se esperava, o maior índice de dominância ocorreu na fase juvenil. O que determina o recrutamento de plântulas pode ser a chegada aleatória de propágulos no local e o estabelecimento pode ocorrer independente da habilidade competitiva das espécies. Nesse caso, no estádio de plântula, tanto o número de espécies como a abundância de cada espécie pode ser alta, o que pode explicar a baixa dominância nesse estádio ontogenético. Pode ser que ocorra uma seleção das espécies de acordo com características do habitat somente a partir de estádios ontogenéticos subseqüentes, já que os padrões de sobrevivência variam entre as espécies, principalmente nos estádios de juvenis e sub-adultos (Lang & Knight, 1983 *apud* Hubbell & Foster, 1986). Com a passagem do estádio de

plântula para juvenil pode ser que ocorra uma redução na riqueza de espécies e também uma redução na abundância de algumas espécies, o que pode levar a um aumento na dominância das espécies mais bem sucedidas da comunidade. As espécies mais bem sucedidas na comunidade mantêm uma elevada abundância, enquanto que outras, ainda que permaneçam no ambiente, apresentam redução na abundância porque são influenciadas negativamente pelas condições do meio e/ou possuem menor habilidade competitiva em relação às espécies mais bem sucedidas. Nessa transição de fase, a exclusão competitiva pode não ser tão intensa quanto na transição de juvenil para adulto, em que ocorre uma redução significativa na dominância. Isso poderia ser explicado por uma redução proporcional nas abundâncias das espécies, devido à competição por espaço, por exemplo, gerando uma tendência da comunidade em apresentar abundâncias relativas mais similares entre as populações, estruturando um padrão mais próximo

do que se espera encontrar em árvores de florestas tropicais, com grande número de espécies raras e alta diversidade (Condit *et al.*, 2006).

As palmeiras respondem à heterogeneidade ambiental em escala fina e as espécies simpátricas diferem em hábito e preferências edafotopográficas (Svenning, 2001). As preferências de microhabitat pelas palmeiras devem se manifestar de maneira mais intensa a partir do estágio juvenil, já que algumas espécies são encontradas somente na fase de plântula e em menor quantidade na fase de juvenil, como *Oenocarpus bataua*, por exemplo, cujos adultos ocorrem exclusivamente em áreas de baixo (Ribeiro *et al.*, 1999). Nesse caso, como a dispersão de sementes não parece ser um fator limitante para o recrutamento, ocorre um recrutamento de plântulas e, em menor quantidade, de juvenis, porém, não há recrutamento de indivíduos adultos. A partir da fase juvenil, a abundância de *O. bataua* é reduzida provavelmente porque os indivíduos dessa espécie necessitam de maior quantidade de água no solo para

se manter, condição diferente da encontrada nas áreas de platô. Essa redução na abundância pode ocorrer para outras espécies de palmeiras e pode ser dependente não só das interações interespecíficas, como também das demandas fisiológicas de cada espécie. A questão é saber como essas demandas fisiológicas se alteram e influenciam a abundância ao longo do desenvolvimento ontogenético das espécies. Além disso, estudos da dinâmica da comunidade de palmeiras em escalas temporais maiores podem ajudar a compreender não só em que estágio de vida é determinada a distribuição dos indivíduos adultos e reprodutivos, mas também como a abundância local destes indivíduos afeta a regeneração das espécies.

### **AGRADECIMENTOS**

Em primeiro lugar, ao Dé, Zé, Alex e Marajó por toda ajuda no campo e na identificação das plantas, sem vocês esse projeto seria impossível! Sei que as palmeiras são lindas e encantadoras, o que torna tudo mais fácil, mas é inegável que o campo tenha

sido pesadamente árduo e, portanto, agradeço de coração por toda a força. Obrigada à toda diretoria itinerante de professores, por todos os comentários, críticas e sugestões ao longo do curso, em especial Dé e Zé, por toda atenção e muita paciência neste derradeiro relatório! Um agradecimento especialmente ao Glauco e Zé, por essa oportunidade de aprendizado fantástica e muito intensa, pelas aulas diárias e pela convivência durante esses anos de curso (Não me lembro mais quanto tempo...). Ao grupo de ostras mais divertido da Amazônia Central, obrigada especial ao Carlos e Úrsula, vocês fizeram da nossa lista de pérolas “a única melhor”!! Agradeço a todos os novos amigos que ganhei nestes anos de convivência, foi muito bom! Má, querida, foi realmente muito bom conviver com você em outros Bons Ares. Obrigada a Dona Eduardinha e a Lu pelas refeições e bolos deliciosos. Não posso deixar de agradecer aos botos e ariranhas do rio Negro, à beleza incondicional do igapó e à lua cheia. À essa floresta maravilhosa, aos Angelins gigantes e ao igarapé do 41... obrigada!

Ao Pelúcio, *in memoriam*, que descanse em paz no rio Negro.

#### REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

Aranha, B.A. 2008. Determinismo ambiental e estocasticidade em uma comunidade do sobosque da Floresta Atlântica. Dissertação de Mestrado, Universidade Estadual de Campinas, Campinas. 54 pp.

Atmar, W. & B.D. Patterson. 1995. *The Nestedness Temperature Calculator: A Visual Basic Program, Including 294 Presence-Absence Matrices*. AICS Research, Inc., Chicago.

Clark, D.B.; Palmer, M.W. & Clark, D.A. 1999. Edaphic factors and the landscape-scale distribution of tropical rain forest trees. *Ecology*, 80: 2662-2675.

Condit, R.; P. Ashton; S. Bunyavejchewin; H.S. Dattaraja; S. Davies; S. Esufali; C. Ewango; R. Foster; I.A.U.N. Gunatilleke; C.V.S. Gunatilleke; P. Hall; K.E. Harms; T. Hart; C. Hernandez; S.

Hubbell; A. Itoh; S. Kiratiprayoon; J. LaFrankie; S. Loo de Lao; J.R. Makana; M.N.S. Noor; A.R. Kassim; S. Russo; R. Sukumar; C. Samper; H.S. Suresh; S. Tan; S. Thomas; R. Valencia; M. Vallejo; G. Villa; T. Zillio. 2006. The importance of demographic niches to tree diversity. *Science*, 313: 98-101.

Henderson, A.; G. Galeano & R. Bernal. 1995. *Field Guide to the Palms of the Americas*. Princeton University Press, Princeton.

Hubbell, S.P. 2001. *The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography*. Princeton University Press, Princeton.

Hubbell, S.P. 2005. Neutral theory in community ecology and the hypothesis of functional equivalence. *Functional Ecology*, 19: 166-172.

Hubbell, S.P. & R.B. Foster. 1986. Biology, chance, and history and the structure of tropical rain forest tree communities, pp. 314-329. Em: *Community Ecology* (I.

- Diamond & T.J. Case, eds.).  
Harper and Row, New York.
- Hurttt, G.C. & S.W. Pacala. 1995. The consequences of recruitment limitation: reconciling chance, history and competitive differences between plants. *Journal of Theoretical Biology*, 176:1-12.
- Hutchinson, G.E. 1961. The paradox of the plankton. *The American Naturalist*, 95: 882.
- Jordano, P.; F. Pulido; J. Arroyo; J.L. García-Castaño & P. García-Fayos. 2004. Procesos de limitación demográfica, pp. 229-248. Em: *Ecología del Bosque Mediterraneo en un Mundo cambiante* (Valladares, F., ed.). Ministerio de Medio Ambiente, EGRAF, S. A., Madrid.
- Kahn, F. 1987. The distribution of palms as a function of local topography in Amazonian terra-firme forests. *Experientia*, 43: 251-259.
- Lepsch-Cunha, N. 2003. Efeitos da fragmentação do habitat e do desmatamento no sucesso reprodutivo de uma palmeira amazônica: *Oenocarpus bacaba* Martius. Tese de Doutorado. INPA/UFAM, Manaus.
- Nathan, R. & H.C. Muller-Landau. 2000. Spatial patterns of seed dispersal, their determinants and consequences for recruitment. *Trends in Ecology and Evolution*, 15: 278-284.
- Ranzani, G. 1980. Identificação e caracterização de alguns solos da Estação Experimental de Silvicultura Tropical do INPA. *Acta Amazonica*, 10: 7-41.
- Ribeiro, J.E.L.S.; M.J.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. Silva; M.R. Mesquita & L.C. Procópio. 1999. *Flora da Reserva Ducke: Guia de Identificação das Plantas Vasculares de uma Floresta de Terra-Firme na Amazônia Central*. INPA-DFID, Manaus. 816 p.
- Scariot, A. 1998. Conseqüências da fragmentação da floresta na comunidade de palmeiras na

- Amazônia Central. *Série Técnica IPEF*, 12: 71-86.
- Scariot, A. 1999. Forest fragmentation effects on palm diversity in Central Amazonia. *Journal of Ecology*, 87: 66-76.
- 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: 2-53.
- van der Pijl, L. 1972. *Principles of dispersal in higher plants*. Berlin: Springer, New York 161 p.