

Influência da heterogeneidade ambiental sobre comunidades e populações de palmeiras em florestas de terra firme na Amazônia Oriental



TESE DE DOUTORADO

Julia Zanin Shimbo

Orientadora: Profa. Mercedes Bustamante

Co-orientador: Prof. Michael Palace

Programa de Pós-Graduação em Ecologia,
do Instituto de Ciências Biológicas, da
Universidade de Brasília

Julho / 2013



Universidade de Brasília
Instituto de Ciências Biológicas
Departamento de Ecologia
Programa de Pós-graduação em Ecologia

Influência da heterogeneidade ambiental sobre comunidades e populações de palmeiras em florestas de terra firme na Amazônia Oriental

Julia Zanin Shimbo

Orientadora: Profa. Mercedes Bustamante

Co-orientador: Prof. Michael Palace

Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia da Universidade de Brasília, como parte dos requisitos para a obtenção do título de Doutor em Ecologia.

Brasília / DF

2013

Tese de Doutorado

JULIA ZANIN SHIMBO

Título:

“Influência de heterogeneidade ambiental sobre comunidades e populações de palmeiras em florestas de terra-firme na Amazônia Oriental”.

Banca Examinadora:



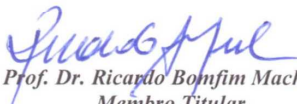
Prof. Dra. Mercedes Bustamante
Presidente / Orientadora
ECL/UnB



Prof. Dr. Marcelo Tabarelli
Membro Titular
UFPE



Prof. Dr. John Du Vall Hay
Membro Titular
ECL/UnB



Prof. Dr. Ricardo Bonfim Machado
Membro Titular
ZOO/UnB



Prof. Dr. Paulo Monteiro Brando
Membro Titular
IPAM

Prof. Dr. Daniel Vieira
Suplente
Embrapa

Brasília, 26 de julho de 2013.

Para Jonas e Tito

AGRADECIMENTOS

Agradeço imensamente à Profa. Mercedes Bustamante, por ter aceitado o convite de me orientar, mesmo com tantos compromissos, desde o início ao final do doutorado, sobretudo pela paciência frente às minhas inquietações, ansiedades e mãe de primeira viagem.

Ao Prof. Michael Palace pela co-orientação, paciência, reflexões como cientista e pai, pelas inúmeras análises de sensoriamento remoto, buscando a partir da “ecologia espacial”, identificar as palmeiras ou alguma relação com as mesmas e a estrutura da floresta.

Ao Fred Takahashi pelos momentos de terapia e por todas as complexas análises estatísticas.

Ao CNPq que me concedeu a bolsa de doutorado e apoio financeiro, fundamental para o desenvolvimento desta pesquisa.

À CAPES pela bolsa de doutorado sanduíche e que me proporcionou experiência acadêmica junto à University of New Hampshire, Durhan, EUA.

Ao Programa de Pós-graduação em Ecologia (em especial à Vanessa) e a Universidade de Brasília pela estrutura e pelo apoio financeiro do primeiro trabalho de campo.

Ao projeto NASA-LBA (NASA Ecologia Terrestre (NNX08AL29G) pelo apoio financeiro em algumas atividades do doutorado.

Agradeço ao projeto PLUPH (Poor Land Use Poor Health), em especial à Profa. Christina Romaña, pelo apoio no início do doutorado.

A todo o pessoal do Laboratório de Ecologia de Ecossistemas, em especial à Regina e Simone. Ao corredor do minhocão por toda sua diversidade e me fazer voltar à vida acadêmica.

A todos que me ajudaram no trabalho de campo, Gilberto, Renildo, Xarope, Marcos, Oswaldo Portella, Adriano, Sabrina, Maria Hunter. Ao Cosme pelo empréstimo do Laser e envio das amostras de solo. À Profa. Chieno Suemitsu pelo apoio logístico do Herbário da UFOPA. Ao Prof. Manuel Cláudio pelo empréstimo das sutas. Ao Herbário da UnB, Renata e Profa. Cássia por receber as palmeiras. Ao Prof. Aldicir pelos livros e discussões iniciais sobre as palmeiras. Ao Prof. John Hay pela atenção e orientação quanto ao TTLQV. Aos botânicos Nelson Rosa, Sr. Manuel e Eri, que me ajudaram a identificar as árvores. A todos os pesquisadores que encontrei no alojamento do LBA durante o trabalho de campo pela companhia e intercâmbio de pesquisas.

A toda a equipe do LBA-Santarém, Talia, Louro, Elizangela, Cota, André, Nagib, Marduck, Gene pelo apoio logístico durante o trabalho de campo. A Penélope, Quantum guerreira, que nos acompanhou em todos os dias dos trabalhos de campo.

Ao Massafra por autorizar o acesso à sua fazenda.

Ao Andrew Henderson pela recepção e ajuda na identificação de espécies de palmeiras, principalmente *Bactris*.

Às amigas Leandra (moradora da comunidade e por compartilhar os dilemas de ser uma doutoranda), Carô (sempre presente apesar de tanto trabalho) e Paula Dutra (por me fazer voltar a infância em vários momentos e hospedagem durante a reforma). Ao Fábio Lima pelos momentos de descontração no primeiro ano do doutorado.

À Dona Isa, vizinha querida, sempre positiva.

Às amigas-irmãs de longa data de São Carlos, Maíra, Elisa, Natália e Priscila.

Às médicas Dra. Jussara Pasqualli, por todo carinho durante os nove meses de gestação, e Dra. Vera Beatriz Gualtieri pelo carinho e socorro à distância sempre que precisei.

Aos amigos norte-americanos, Christina e Shawn, amigos queridos e sempre lembrados no Brasil, ao Mike Routhier, Shannon, Tess e Henry, e aos amigos internacionais da UNH por compartilhar diferentes culturas.

À minha mãe, Maria Zanin, inspiração de energia e força, que me ajudou no trabalho de campo, dormindo no chão da floresta, até nos cuidados com o Tito e nos momentos que mais precisei. Ao meu pai, Shimbo, que sempre esteve por perto, pelas conversas de métodos científicos e fraldas trocadas do Tito. À minha irmã Lúcia, aos meus sobrinhos Iara e Leo e seu companheiro Gabriel, por fazer parte da minha família. À Sandra, por hoje ser avó, ao Ricardo e, em especial, à Vó Alice por todo apoio familiar. Agradeço, ainda a todas as pessoas e familiares que torceram pela conclusão desta etapa da minha vida acadêmica.

Finalmente, agradeço ao Jonas, meu companheiro de vida, por abraçar esse doutorado como se fosse o dele, pelas discussões ecológicas e geológicas, sem ele esta tese não estaria aqui. Ao nosso filho Tito, por ter nascido, por cada sorriso seu que trouxe leveza e alegria ao final deste doutorado. Aos dois dedico esta tese, simplesmente por estarmos sempre juntos.

“It is the nature of the strong heart, that like the palm tree it strives ever upwards when it is most burdened.”

Philip Sidney (1554-1586)

| | |
|---|-----|
| RESUMO | i |
| ABSTRACT | iii |
| Lista de Figuras | v |
| Lista de Tabelas | ix |
| INTRODUÇÃO | 1 |
| ESTRUTURA DA TESE | 2 |
| INTRODUÇÃO GERAL | 3 |
| OBJETIVOS E HIPÓTESES | 7 |
| REFERÊNCIAS | 11 |
| CAPÍTULO 1 | |
| Influências espaciais e ambientais em comunidades de palmeiras em florestas naturais e perturbadas na Amazônia | 15 |
| INTRODUÇÃO | 16 |
| MÉTODOS | 19 |
| Área de estudo | 19 |
| Desenho amostral e localização das parcelas | 22 |
| Coleta de dados em campo | 23 |
| Análises estatísticas | 25 |
| RESULTADOS | 28 |
| Comunidades de palmeiras nas florestas naturais e perturbadas | 28 |
| Heterogeneidade ambiental local, tipos florestais e relações espaciais | 32 |
| DISCUSSÃO | 36 |
| Comunidades de palmeiras nas florestas naturais e perturbadas | 36 |
| Heterogeneidade ambiental local, tipos florestais e relações espaciais | 38 |
| CONCLUSÕES | 41 |
| REFERÊNCIAS | 42 |

| | | |
|-------------------|--|-----|
| CAPÍTULO 2 | Estrutura e padrões espaciais de populações de palmeiras em florestas naturais e perturbadas na região do Tapajós, Amazônia | 49 |
| | INTRODUÇÃO | 50 |
| | MÉTODOS | 55 |
| | Área de estudo | 55 |
| | As espécies de palmeiras estudadas | 56 |
| | <i>Attalea speciosa</i> Mart. ex Spreng (babaçu) | 57 |
| | <i>Attalea maripa</i> (Aubl.) Mart. (inajá) | 59 |
| | <i>Oenocarpus distichus</i> Mart. (bacaba) | 60 |
| | Desenho amostral | 62 |
| | Coleta de dados | 63 |
| | Análises estatísticas | 65 |
| | Análise dos padrões espaciais | 68 |
| | Função K de Ripley | 68 |
| | Variância móvel entre blocos de parcelas (TTLQV) | 70 |
| | RESULTADOS | 73 |
| | Estrutura e padrões espaciais de populações das espécies selecionadas em mosaico de florestas naturais e perturbadas | 73 |
| | <i>Attalea speciosa</i> | 73 |
| | <i>Attalea maripa</i> | 88 |
| | <i>Oenocarpus distichus</i> | 103 |
| | Associação espacial entre plântulas das três espécies de palmeiras | 117 |
| | Síntese dos resultados da estrutura e dos padrões espaciais das três espécies de palmeiras nos quatro tipos florestais e suas possíveis relações com estrutura da floresta | 119 |
| | DISCUSSÃO | 121 |
| | Estrutura de populações de palmeiras em mosaico de florestas naturais e perturbadas | 121 |
| | Efeitos da estrutura da floresta nas populações de palmeiras | 124 |

| | |
|---|-----|
| Padrões espaciais de populações de palmeiras em mosaico de florestas naturais e perturbadas | 126 |
| Distribuições espaciais dos estádios de vida | 124 |
| Associações espaciais entre estádios de vida e entre plântulas das três espécies de palmeiras | 129 |
| CONCLUSÕES | 131 |
| REFERÊNCIAS | 133 |
| CONCLUSÕES | 139 |

Florestas tropicais estão sendo transformadas em mosaicos de paisagens naturais e antropizadas, como na região amazônica. Essas mudanças alteram padrões de distribuição e diversidade funcional da vegetação. Nesta perspectiva, o objetivo desse trabalho foi avaliar a influência da heterogeneidade ambiental sobre comunidades e populações (*Attalea speciosa*, *Attalea maripa* e *Oenocarpus distichus*) de palmeiras em um mosaico de dois tipos de florestas naturais (madura e aberta com palmeiras) e dois tipos de florestas perturbadas (floresta de borda e fragmentos de floresta perturbada) em floresta de terra firme na região norte da FLONA do Tapajós. Para isso, 24 parcelas de 250 x 20 m foram distribuídas nos diferentes tipos florestais. Essas parcelas foram divididas em sub-parcelas de 20 x 40 m (totalizando 120 parcelas) para as análises estatísticas. Foram coletados dados de palmeiras, estrutura da vegetação e características do solo. Buscando descrever como as comunidades de palmeiras (abundância, composição, riqueza e equitabilidade de espécies) variam em função da heterogeneidade ambiental neste mosaico de florestas naturais e perturbadas foram utilizadas: curvas de rarefação de riqueza e densidade de espécies, probabilidade de encontro interespecífico (PIE de Hulbert), mapas de autovetores de Moran (MEM) e partição da variação pela análise de redundância (RDA) para verificar relações entre variáveis de estrutura da floresta (área basal de árvores, abundância de lianas e abertura do dossel), características dos solos (textura, macro e micronutrientes) e efeitos espaciais com a abundância de espécies de palmeiras nestes tipos florestais. Para as relações entre populações de palmeiras arborescentes nos diferentes tipos florestais e variáveis da estrutura da floresta foram usados: MEMs, Modelos Lineares Generalizados (GLM), método de variância móvel entre blocos de parcelas (TTLQV) e a análise da Função K de Ripley. *Attalea speciosa* foi dominante nas florestas aberta com palmeiras, de borda e perturbada, onde abertura do dossel, pH e quantidade de areia no solo foram maiores. Enquanto a floresta madura, com maior área basal de árvores e conteúdo de matéria orgânica, K e P no solo, apresentou maior riqueza e equitabilidade de espécies de palmeiras. Essas variáveis ambientais, tipos florestais e, sobretudo, relações espaciais influenciaram as abundâncias de espécies de palmeiras neste mosaico. Variáveis da estrutura da floresta (abertura do dossel, área basal de árvores vivas, abundância de árvores e lianas), que influenciam na disponibilidade de luz no sub-bosque da floresta, foram relacionadas com a abundância de alguns estádios de vida das palmeiras *A. speciosa* e *A. maripa*. Plântulas e espécies de sub-bosque foram as mais afetadas pela heterogeneidade ambiental neste mosaico. Populações de palmeiras podem ser favorecidas (*A. speciosa*) ou negativamente afetadas (ex. *A. maripa*, *Bactris acanthocarpa*, *B. oligocarpa*) por perturbações antrópicas ao longo deste mosaico, enquanto que outras espécies são generalistas e frequentes em todos os tipos florestais (ex. *O. distichus* e *Syagrus cocoides*). Predominou-se distribuição agrupada para plântulas, agrupada e aleatória para jovens e distribuição aleatória para adultos das três espécies arborescentes de palmeiras. Agrupamentos de plântulas, sendo mais intensos para a espécie *A. speciosa*, ocorreram

em diferentes escalas de distância, indicando limitação de dispersão, dispersão de sementes por animais e habitats favoráveis para recrutamento. A espécie *A. speciosa* apresentou repulsão entre seus estádios de vida, enquanto que *A. maripa* e *O. distichus* tiveram relações independentes (possivelmente relacionadas com dispersão de sementes). Plântulas de *A. speciosa* apresentaram repulsão com plântulas de *A. maripa* e *O. distichus* (indicando capacidade de sobrevivência de *A. speciosa* sob condições competitivas de alta abundância), enquanto que plântulas dessas duas últimas espécies mostraram independência entre si. A floresta de borda foi o tipo florestal que apresentou padrões espaciais mais díspares (ex. distribuição regular), sugerindo que, apesar de estar dentro de uma unidade de conservação, é provavelmente o tipo florestal mais impactado. Dessa maneira, a heterogeneidade ambiental em diferentes tipos florestais e perturbações antrópicas ao longo deste mosaico, além de alterar a estrutura e diversidade das comunidades de palmeiras, também impactam a estrutura e padrões espaciais de populações de palmeiras arborescentes em escalas locais.

Palavras chave: Arecaceae, ecologia de palmeiras, escalas locais, estrutura da floresta, floresta aberta com palmeiras, florestas perturbadas, FLONA do Tapajós, padrões espaciais.

ABSTRACT

Tropical forests are becoming mosaics of natural and human-modified landscapes, like in the Amazon region. These changes affect the distribution patterns and functional diversity of vegetation. In this perspective, the aim of this study was to investigate the environmental heterogeneity influence on palm communities and populations (*Attalea speciosa*, *Attalea maripa*, *Oenocarpus distichus*) in a mosaic of natural and disturbed forests in a *terra-firme* forest located in the northern region of the Tapajos FLONA in Brazil (eastern Amazon region). This mosaic includes two natural forests (mature forest and open forest with palms) and two disturbed forests (forest edge and fragments of disturbed forest). First, 24 plots of 250 x 20 m were established within these four forest types. Second, plots were divided in 120 sub-plots of 20 x 40 m for statistical analysis. Palm data, vegetation structure, and soil characteristics were collected in these plots. In order to describe how palm community characteristics (species density, richness and evenness) vary among these forest types: individual-based and sample-based rarefaction curves and Hulbert's Interspecific Encounter Probability (PIE) were calculated. Variation partitioning by redundancy analysis (RDA) were used to verify the relationship among forest structure variables (tree basal area, liana abundance and canopy openness), soil characteristics (texture, macro- and micronutrients) and spatial effects with the palm species abundance in these four forests types. In order to generate a spatial predictor in the RDA, Moran's Eigen vector Maps (MEMs) were applied. To analyze the relationship between the canopy palm species population and the forest structure, MEMs, Linear Generalized Models (GLM), Quadrat Variance Method (TTLQV) and Ripley's K Function were applied. *Attalea speciosa* was dominant in three of the four forest types (open forest with palms, forest edge, and disturbed forest) where the canopy openness, pH and soil content in soil were higher. Furthermore, the mature forest showed higher values for tree basal area, organic matter, K and P content in soil, and the highest values for species richness and evenness among all forest types. The environmental variables measured, forest types, and to a greater extent spatial relations influenced the palm species abundance in this mosaic. Forest structure variables (canopy openness, tree basal area, tree and liana abundance) that influence understory light availability were correlated to the abundance of *A. speciosa* seedlings and adults and *A. maripa* seedlings and juveniles. Seedlings and understory palm species were the most affected by environmental heterogeneity in this mosaic. While some palm populations may be positively (*A. speciosa*) or negatively affected (e.g. *A. maripa*, *Bactris acanthocarpa*, *B. oligocarpa*) by human disturbance in this mosaic, other palm species are generalists and occur throughout all the forest types (e.g. *O. distichus* and *Syagrus cocoides*). Clumped distribution was dominant among seedlings, clumped and random distributions were dominant for juveniles, and random distribution was dominant for adults of the three arborescent palm species. Clumping of seedlings, which was stronger for *A. speciosa* species, occurs in different spatial scales. This may indicate dispersal limitation, seed dispersal, and favorable habitats for recruitment. *A.*

speciosa species showed spatial repulsion among its life stages, while *A. maripa* and *O. distichus* life stages were spatially independent (possibly related with seed dispersal). Spatial repulsion was observed between *A. speciosa* seedlings with *A. maripa* and *O. distichus* seedlings (indicating *A. speciosa* surviving capacity under competitive conditions of high abundance), whereas seedlings of these two last palm species were spatially independent. The forest edge was the most different forest type regarding spatial patterns (*e.g.* regular distribution), which suggests that, despite being within a protected area, this is probably the most disturbed forest type. In this manner, the environmental heterogeneity in these different forest types and human disturbances along this mosaic, exemplified by the forest edge and fragments of disturbed forests, affect the structure and diversity of palm communities and also impact the structural and spatial pattern of the arborescent palm species in local scales.

Keywords: Arecaceae, disturbed forests, fine scales, forest structure, open forest with palms, palm ecology, Tapajos FLONA, spatial patterns.

Lista de Figuras

- Figura 1:** Localização da área de estudo e parcelas ao longo de duas transeções entre as florestas madura e aberta com palmeiras até a floresta de borda (próxima a BR-163) e fragmentos de floresta perturbada (fora dos limites da FLONA do Tapajós), na parte leste da Floresta Amazônica, Estado do Pará. Na base inferior da figura a representação gráfica de das parcelas. 20
- Figura 2:** Curvas de rarefação baseadas no número de parcelas e de indivíduos jovens e adultos de espécies de palmeiras em diferentes tipos florestais em floresta de terra firme na região norte da FLONA do Tapajós, Belterra (PA). As linhas tracejadas representam os intervalos de confiança calculados com desvio padrão para cada tipo florestal sobre a linha contínua de referência..... 30
- Figura 3:** Abundância e abundância relativa de indivíduos adultos e jovens de espécies de palmeiras em diferentes tipos florestais em floresta de terra firme na região norte da FLONA do Tapajós, Belterra (PA). As abreviações dos nomes das espécies estão na Tabela 2..... 31
- Figura 4:** Partição da variação da comunidade de palmeiras (abundâncias de indivíduos jovens e adultos de espécies de palmeiras) em floresta de terra firme na região norte da FLONA do Tapajós (Belterra, PA) entre variáveis ambientais (E), tipos florestais (F) e relações espaciais (S). 32
- Figura 5:** Gráfico RDA (eixos 1 e 2) com as abundâncias de indivíduos adultos e jovens de 10 espécies de palmeiras, os tipos florestais e as variáveis ambientais (estrutura da floresta e características do solo) espacialmente estruturadas. O efeito do espaço não foi excluído. As abreviações dos nomes das espécies estão na Tabela 2. Os tipos florestais estão em inglês (“Mature_forest” floresta madura, “Open_forest” floresta aberta com palmeiras, “Forest_edge” floresta de borda e “Disturbed_forest” floresta perturbada). As variáveis de solo são “N” nitrogênio, “OM” matéria orgânica, “pH”, “sand” quantidade de areia, “P” fósforo e “K” potássio. As variáveis da estrutura da floresta são “Conopy_open” abertura do dossel, “Tree_BA” área basal de árvores vivas, “Dead_BA” área basal de necromassa e “Liana” abundância de lianas 33
- Figura 6:** Gráfico de PCA de famílias de árvores em diferentes tipos florestais (PC1 explicou 24.56% e PC2 7.25% da variação). As famílias de árvores que se sobrepõem na parte central (cruzamento 0,0) são: Aquifoliaceae, Anacardiaceae, Apocynaceae, Caryocaraceae, Celastraceae, Chrysobalanaceae, Clusiaceae, Combretaceae, Connaraceae, Ebenaceae, Elaeocarpaceae, Fabaceae, Goupiaceae, Humiriaceae, Lamiaceae, Malvaceae, Meliaceae, Nyctaginaceae, Ochnaceae, Olaceaceae, Opiliaceae, Phyllanthaceae, Proteaceae, Putranjivaceae, Sapindaceae, Simarubaceae, Siparunaceae, Vochysiaceae. 35
- Figura 7:** Indivíduos adultos de *A. speciosa* em uma propriedade particular, vizinha a FLONA do Tapajós, município de Belterra (PA). Foto: Julia Z. Shimbo em 2011. 57
- Figura 8:** Indivíduo adulto de *A. maripa* em uma clareira na FLONA do Tapajós, município de Belterra (PA). Foto: Julia Z. Shimbo em 2011. 59
- Figura 9:** Fotos de indivíduos adultos de *O. distichus* (bacaba-de-leque) na região norte da FLONA do Tapajós, município de Belterra (PA). Fotos: Julia Z. Shimbo em 2010..... 61
- Figura 10:** Plântulas e indivíduo jovem de *A. speciosa* no sub-bosque da floresta de terra firme na FLONA do Tapajós, município de Belterra (PA). Fotos: Julia Z. Shimbo em 2011 e 2010 64
- Figura 11:** Indivíduo jovem de *A. maripa*, com altura maior que 1 metro, com folhas praticamente divididas, no sub-bosque da floresta de terra firme na FLONA do Tapajós, município de Belterra (PA). Foto: Julia Z. Shimbo em 2011 64
- Figura 12:** Plântula e indivíduo jovem de *O. distichus* no sub-bosque da floresta de terra firme na FLONA do Tapajós, município de Belterra (PA). Fotos: Julia Z. Shimbo em 2011 e 2010..... 65
- Figura 13:** Abundância de plântulas, indivíduos jovens e adultos de *A. speciosa* nas subparcelas ao longo das duas transeções (N e S) em um mosaico de florestas naturais a perturbadas em floresta de terra firme na região norte da FLONA do Tapajós, município de Belterra (PA). 75

| | |
|---|-----------|
| Figura 14: Distribuição espacial dos indivíduos de <i>A. speciosa</i> mapeados ao longo de duas parcelas para cada tipo florestal em floresta de terra firme na região norte da FLONA do Tapajós (Belterra, PA) | 76 |
| Figura 15: Densidade de indivíduos nos estádios de vida de <i>A. speciosa</i> nos diferentes tipos florestais em floresta de terra firme na região norte da FLONA do Tapajós (Belterra, PA) (a linha central em negrito representa a mediana, a caixa o maior e menor quartil, as linhas os extremos os valores máximos e mínimos, além dos círculos os <i>outliers</i>)..... | 77 |
| Figura 16: Densidade (indivíduos/ha) da espécie <i>A. speciosa</i> por classe de altura (m) nos diferentes tipos florestais em floresta de terra firme na região norte da FLONA do Tapajós, Belterra (PA) | 78 |
| Figura 17: Padrões de distribuição espacial de plântulas de <i>A. speciosa</i> nos quatro tipos florestais em floresta de terra firme na região norte da FLONA do Tapajós (Belterra, PA), usando o método de variância móvel entre blocos de parcelas (TTLQV) | 81 |
| Figura 18: Gráficos L(d) da Função K de Ripley de distribuição espacial agrupada de plântulas de <i>A. speciosa</i> em quatro diferentes tipos de floresta em floresta de terra firme na região norte da FLONA do Tapajós (Belterra, PA)..... | 82 |
| Figura 19: Padrões de distribuição espacial de indivíduos jovens de <i>A. speciosa</i> nos quatro tipos florestais em floresta de terra firme na região norte da FLONA do Tapajós (Belterra, PA), usando o método de variância móvel entre blocos de parcelas (TTLQV) | 83 |
| Figura 20: Gráficos L(d) da Função K de Ripley de distribuição espacial agrupada de de indivíduos jovens de <i>A. speciosa</i> em quatro diferentes tipos de floresta em floresta de terra firme na região da FLONA do Tapajós (Belterra, PA)..... | 84 |
| Figura 21: Padrões de distribuição espacial de indivíduos adultos de <i>A. speciosa</i> nos quatro tipos florestais em floresta de terra firme na região norte da FLONA do Tapajós (Belterra, PA), usando o método de variância móvel entre blocos de parcelas (TTLQV) | 85 |
| Figura 22: Gráficos L(d) da Função K de Ripley da distribuição espacial de indivíduos adultos de <i>A. speciosa</i> em três diferentes tipos florestais em floresta de terra firme na região norte da FLONA do Tapajós (Belterra, PA)..... | 86 |
| Figura 23: Gráficos L(d) da Função K de Ripley de exemplos representativos de associação espacial entre plântulas e indivíduos jovens de <i>A. speciosa</i> em quatro diferentes tipos de floresta em floresta de terra firme na região norte da FLONA do Tapajós (Belterra, PA)..... | 87 |
| Figura 24: Gráficos L(d) da Função K de Ripley de exemplos representativos de associação espacial entre plântulas e indivíduos adultos de <i>A. speciosa</i> em três diferentes tipos de floresta em floresta de terra firme na região norte da FLONA do Tapajós (Belterra, PA)..... | 87 |
| Figura 25: Gráficos L(d) da Função K de Ripley de exemplos representativos de associação espacial entre indivíduos jovens e adultos de <i>A. speciosa</i> em três diferentes tipos de floresta em floresta de terra firme na região norte da FLONA do Tapajós (Belterra, PA)..... | 88 |
| Figura 26: Abundância de plântulas, indivíduos jovens e adultos de <i>A. maripa</i> nas sub-parcelas ao longo das duas transeções (N e S) em um gradiente de florestas naturais a perturbadas na região norte da FLONA do Tapajós | 90 |
| Figura 27: Distribuição espacial dos indivíduos de <i>A. maripa</i> mapeados ao longo de duas parcelas para cada tipo florestal em uma floresta de terra firme na região da FLONA do Tapajós | 91 |
| Figura 28: Densidade de indivíduos nos estádios de vida de <i>A. maripa</i> nos diferentes tipos florestais em floresta de terra firme na região norte da FLONA do Tapajós (Belterra, PA) (a linha central em negrito representa a mediana, a caixa o maior e menor quartil, as linhas os extremos os valores máximos e mínimos, além dos círculos os <i>outliers</i>)..... | 92 |
| Figura 29: Densidade (indivíduos/ha) da espécie <i>A. maripa</i> por classe de altura (m) nos diferentes tipos florestais em floresta de terra firme na região norte da FLONA do Tapajós, Belterra (PA) | 93 |

| | |
|---|------------|
| Figura 30: Gráficos de padrões de distribuição espacial de plântulas de <i>A. maripa</i> nos quatro tipos florestais em floresta de terra firme na região norte da FLONA do Tapajós (Belterra, PA), usando o método de variância móvel entre blocos de parcelas (TTLQV) | 96 |
| Figura 31: Distribuição espacial de plântulas de <i>A. maripa</i> mapeados ao longo de três parcelas, exibindo agrupamentos em escala de distância de aproximadamente 70 m, em floresta de terra firme na norte região da FLONA do Tapajós (Belterra, PA) | 97 |
| Figura 32: Gráficos L(d) da Função K de Ripley da distribuição espacial de plântulas de <i>A. maripa</i> em quatro diferentes tipos de floresta em floresta de terra firme na norte região norte da FLONA do Tapajós (Belterra, PA) | 98 |
| Figura 33: Padrões de distribuição espacial de indivíduos jovens de <i>A. maripa</i> nos três tipos florestais em uma floresta de terra firme na região norte da FLONA do Tapajós, usando o método de variância móvel entre blocos de parcelas (TTLQV)..... | 99 |
| Figura 34: Gráficos L(d) da Função K de Ripley da distribuição espacial de indivíduos jovens de <i>A. maripa</i> em quatro diferentes tipos de floresta em floresta de terra firme na região norte da FLONA do Tapajós (Belterra, PA) | 100 |
| Figura 35: Padrões de distribuição espacial aleatória de indivíduos adultos de <i>A. maripa</i> em floresta madura de terra firme na FLONA do Tapajós (Belterra, PA), usando o método de variância móvel entre blocos de parcelas (TTLQV) | 101 |
| Figura 36: Gráfico L(d) da Função K de Ripley de distribuição espacial de indivíduos adultos de <i>A. maripa</i> na floresta madura de terra firme na região norte da FLONA do Tapajós (Belterra, PA)..... | 101 |
| Figura 37: Gráficos L(d) da Função K de Ripley de exemplos representativos de associação espacial entre plântulas e indivíduos jovens de <i>A. maripa</i> em quatro diferentes tipos de floresta em floresta de terra firme na região norte da FLONA do Tapajós (Belterra, PA) | 102 |
| Figura 38: Gráficos L(d) da Função K de Ripley de exemplos representativos de associação espacial entre plântulas e indivíduos adultos de <i>A. maripa</i> nas florestas madura e perturbada em floresta de terra firme na região norte da FLONA do Tapajós (Belterra, PA)..... | 102 |
| Figura 39: Gráficos L(d) da Função K de Ripley de exemplos representativos de associação espacial entre indivíduos jovens e adultos de <i>A. maripa</i> nas florestas madura e perturbada em floresta de terra firme na região norte da FLONA do Tapajós (Belterra, PA) | 103 |
| Figura 40: Abundância de plântulas, indivíduos jovens e adultos de <i>O. distichus</i> nas sub-parcelas ao longo dos duas transeções (N e S) em um gradiente de florestas naturais a perturbadas na região norte da FLONA do Tapajós (Belterra, PA) | 105 |
| Figura 41: Distribuição espacial dos indivíduos de <i>O. distichus</i> mapeados ao longo de duas parcelas para cada tipo florestal em floresta de terra firme na região da FLONA do Tapajós (Belterra, PA) | 106 |
| Figura 42: Densidade de indivíduos nos estádios de vida de <i>O. distichus</i> nos diferentes tipos de floresta em floresta de terra firme na região norte da FLONA do Tapajós (Belterra, PA) (a linha central em negrito representa a mediana, a caixa o maior e menor quartil, as linhas os extremos os valores máximos e mínimos, além dos círculos os <i>outliers</i>)..... | 107 |
| Figura 43: Densidade (indivíduos/ha) da espécie <i>O. distichus</i> por classe de altura (m) nos diferentes tipos de floresta em floresta de terra firme na região norte da FLONA do Tapajós (Belterra, PA). | 107 |
| Figura 44: Padrões de distribuição espacial de plântulas de <i>O. distichus</i> em quatro tipos florestais em terra firme na região norte da FLONA do Tapajós, usando o método de variância móvel entre blocos de parcelas (TTLQV)..... | 110 |
| Figura 45: Gráficos L(d) da Função K de Ripley da distribuição espacial de plântulas de <i>O. distichus</i> em quatro diferentes tipos de floresta em floresta de terra firme na região norte da FLONA do Tapajós (Belterra, PA) | 111 |
| Figura 46: Distribuição espacial de plântulas de <i>O. distichus</i> mapeados ao longo de três parcelas, exibindo agrupamentos em diferentes escalas de distância, em floresta de terra firme na região da FLONA do Tapajós (Belterra, PA) | 112 |

- Figura 47:** Padrões de distribuição espacial de indivíduos jovens de *O. distichus* em quatro tipos florestais em terra firme na região norte da FLONA do Tapajós (Belterra, PA), usando o método de variância móvel entre blocos de parcelas (TTLQV)..... 113
- Figura 48:** Gráficos L(d) da Função K de Ripley da distribuição espacial de indivíduos jovens de *O. distichus* em quatro diferentes tipos de floresta em floresta de terra firme na região norte da FLONA do Tapajós (Belterra, PA) 114
- Figura 49:** Padrão de distribuição espacial aleatório de indivíduos adultos de *O. distichus* em floresta madura de terra firme na FLONA do Tapajós (Belterra, PA), usando o método de variância móvel entre blocos de parcelas (TTLQV) 114
- Figura 50:** Gráfico L(d) da Função K de Ripley de distribuição espacial aleatória de indivíduos adultos de *O. distichus* na parcela TN2 na floresta madura de terra firme na FLONA do Tapajós (Belterra, PA) 115
- Figura 51:** Gráficos L(d) da Função K de Ripley de exemplos representativos da associação espacial entre plântulas e indivíduos jovens de *O. distichus* nos quatro tipos de floresta em uma floresta de terra firme na região norte da FLONA do Tapajós 115
- Figura 52:** Gráficos L(d) da Função K de Ripley de exemplos representativos da associação espacial entre plântulas e indivíduos adultos de *O. distichus* em três tipos de floresta em uma floresta de terra firme na região norte da FLONA do Tapajós 116
- Figura 53:** Gráficos L(d) da Função K de Ripley de exemplos representativos da associação espacial entre indivíduos jovens e adultos de *O. distichus* em três tipos de floresta em uma floresta de terra firme na região norte da FLONA do Tapajós 117
- Figura 54:** Gráficos L(d) da Função K de Ripley de exemplos representativos da associação espacial entre plântulas de *A. speciosa*, *A. maripa* e *O. distichus* na parcela TN9 na floresta perturbada localizada fora da FLONA Tapajós, em propriedade particular, no município de Belterra (PA) .. 118
- Figura 55:** Diagrama síntese da estrutura e dos padrões espaciais das populações das espécies de palmeiras *A. speciosa*, *A. maripa* e *O. distichus*, e suas relações com características da estrutura da floresta, ao longo de um mosaico de florestas madura, aberta com palmeiras, de borda e perturbada em floresta de terra firme na região norte da FLONA do Tapajós, Belterra (PA). No âmbito de cada espécie separadamente, as cores iguais do diagrama síntese simbolizam características semelhantes entre os tipos florestais. As setas abaixo dos quadros coloridos resumem as relações entre variáveis da estrutura da floresta com a abundância dos estádios de vida das espécies . 120

Lista de Tabelas

- Tabela 1:** Critérios utilizados em termos de características de estrutura da vegetação e histórico de perturbações antrópicas para definir e selecionar os tipos florestais em uma floresta de terra firme na região norte da FLONA Tapajós. 23
- Tabela 2:** Densidade (ind.ha⁻¹) de espécies de palmeiras, e suas características em relação à posição no dossel e forma de vida (SO solitária, TO touceira, TR trepadeira), em diferentes tipos florestais em floresta de terra firme na região norte da FLONA do Tapajós, Belterra (PA). 29
- Tabela 3:** PIE de Hurlbert de indivíduos adultos e jovens de palmeiras nos diferentes tipos florestais em floresta de terra firme na região norte da FLONA do Tapajós, Belterra (PA). 30
- Tabela 4:** Densidade média (indivíduos/ha) e desvio padrão de indivíduos em diferentes estádios de vida de populações de *A. speciosa* em diferentes tipos florestais em floresta de terra firme na região norte da FLONA do Tapajós, Belterra (PA). 74
- Tabela 5:** Relação abundância de indivíduos nos três estádios de vida de *A. speciosa* com variáveis de estrutura da floresta nas florestas aberta com palmeiras, de borda e perturbada em floresta de terra firme na região norte da FLONA do Tapajós, Belterra (PA) (Os dados da floresta madura não foram incluídos). 79
- Tabela 6:** Síntese dos resultados das análises TTLQV e da Função K(d) de Ripley da distribuição espacial e associações dos estádios dos estádios de vida de *A. speciosa* nos diferentes tipos florestais em floresta de terra firme na região norte da FLONA do Tapajós (Belterra, PA) (a, distribuição agrupada; r, distribuição regular; R, repulsão; n, sem padrão, distribuição aleatória; -, ausência de dados, não foi aplicado). Números em parênteses representam o número de parcelas com o padrão espacial. 80
- Tabela 7:** Densidade média (indivíduos/ha) e desvio padrão de indivíduos em diferentes estádios de vida de populações de *A. maripa* em diferentes tipos florestais em floresta de terra firme na região norte da FLONA do Tapajós, Belterra (PA). 89
- Tabela 8:** Relação abundância de indivíduos nos três estádios de vida de *A. maripa* com variáveis de estrutura da floresta nos quatro tipos florestais em uma floresta de terra firme na região norte da FLONA do Tapajós, Belterra (PA). 94
- Tabela 9:** Síntese dos resultados das análises TTLQV e Função K(d) de Ripley de distribuição espacial e associações dos estádios dos estádios de vida de *A. maripa* nos diferentes tipos florestais em floresta de terra firme na região norte da FLONA do Tapajós (Belterra, PA) (a, distribuição agrupada; r, distribuição regular; R, repulsão; n, sem padrão, distribuição aleatória; -, ausência de dados, não foi aplicado). Números em parênteses representam o número de parcelas com o padrão espacial. 95
- Tabela 10:** Densidade média (indivíduos/ha) e desvio padrão de indivíduos em diferentes estádios de vida de populações de *O. distichus* em diferentes tipos de floresta em floresta de terra firme na região norte da FLONA do Tapajós, Belterra (PA). 104
- Tabela 11:** Relação abundância de indivíduos nos três estádios de vida de *O. distichus* com variáveis de estrutura da floresta em floresta de terra firme na região norte da FLONA do Tapajós, Belterra (PA). 108
- Tabela 12:** Síntese dos resultados das análises TTLQV e da Função K(d) de Ripley da distribuição espacial e associações dos estádios dos estádios de vida de *O. distichus* nos diferentes tipos florestais em floresta de terra firme na região norte da FLONA do Tapajós (Belterra, PA) (a, distribuição agrupada; r, distribuição regular; R, repulsão; n, sem padrão, distribuição aleatória; -, ausência de dados, não foi aplicado). Números em parênteses representam o número de parcelas com o padrão espacial. 109

| | |
|--|------------|
| Tabela 13: Síntese dos resultados da análise da Função K(d) de Ripley das associações espaciais entre plântulas das três espécies de palmeiras (<i>A. speciosa</i> , <i>A. maripa</i> e <i>O. distichus</i>) nos diferentes tipos florestais..... | 118 |
|--|------------|

INTRODUÇÃO

A tese inicia-se com uma introdução geral, contextualizando a importância de estudos sobre ecologia de palmeiras em florestas tropicais, principalmente na região amazônica. A partir daí, são apresentados o objetivo geral, os objetivos específicos, as perguntas e hipóteses. Os resultados estão apresentados em dois capítulos da tese. Por fim, são apresentadas as conclusões gerais e considerações finais.

O primeiro capítulo é intitulado “Influências espaciais e ambientais em comunidades de palmeiras em florestas naturais e perturbadas na Amazônia”. Este capítulo trata de comunidades de palmeiras em um mosaico de florestas maduras, abertas com palmeiras, de borda e perturbadas em floresta de terra firme na região norte da FLONA do Tapajós, buscando descrever como as comunidades de palmeiras (abundância, composição, riqueza e equitabilidade de espécies) variam em função da heterogeneidade ambiental neste mosaico de florestas naturais e perturbadas. Verificaram-se possíveis relações entre variáveis de estrutura da floresta (área basal de árvores, área basal de árvores mortas, abundância de lianas e porcentagem de abertura do dossel), características dos solos (textura, macro e micronutrientes) e efeitos espaciais com a abundância de espécies de palmeiras nestes tipos florestais e os possíveis fatores e processos ecológicos relacionados.

O segundo capítulo, intitulado “Estrutura e padrões espaciais de populações de palmeiras em florestas naturais e perturbadas na região do Tapajós, Amazônia”, apresenta uma abordagem de ecologia de populações de três espécies de palmeiras arborescentes com ampla distribuição na Amazônia e potencial econômico: *Attalea speciosa* (babaçu), *Attalea maripa* (inajá) e *Oenocarpus distichus* (bacaba). Buscou-se

investigar como a estrutura e padrões espaciais destas populações de palmeiras, em escalas espaciais finas ($< 10^3$ m) considerando os seus diferentes estádios de vida, variam em função da heterogeneidade ambiental ao longo deste mosaico de florestas naturais e perturbadas, além de discutir potenciais processos ecológicos (ex. dispersão de sementes, predação, competição, heterogeneidade ambiental, perturbações florestais) relacionados aos padrões encontrados. Adicionalmente, investigou-se como variações locais na estrutura e composição da floresta (densidade e área basal de árvores, abertura do dossel, abundância de lianas) influenciam os estádios de vida (abundância de plântulas, jovens e adultos) das populações de palmeiras. Informações sobre a estrutura e os padrões espaciais de populações de palmeiras nos diferentes tipos de floresta neste mosaico são relevantes para a compreensão dos fatores, mecanismos e processos que controlam as populações de palmeiras na região amazônica.

INTRODUÇÃO GERAL

O avanço das fronteiras de ocupação na Floresta Amazônica brasileira, que freqüentemente promove o desmatamento, envolve múltiplos atores na dinâmica dos padrões de ocupação das terras, que variam no tempo e no espaço. Este processo de mudanças na cobertura florestal promove mosaicos de paisagens, bem como perturbações na dinâmica dos ecossistemas. Essas alterações na estrutura de ecossistemas florestais tropicais, decorrentes de mudanças no uso do solo, têm implicações sobre as espécies e o funcionamento destes ecossistemas (Wright 2006), como também, sobre as populações humanas locais que dependem diretamente dos serviços gerados por sistemas naturais (Foley *et al.* 2007). Estudos da vegetação tropical

em mosaicos de paisagens antrópicas e naturais podem contribuir com informações sobre as respostas das comunidades e populações de plantas frente à heterogeneidade ambiental e perturbações humanas, principalmente na região amazônica que apresenta rápidas mudanças no uso da terra. Neste contexto, palmeiras podem ser bons indicadores para analisar os impactos dos diferentes tipos de florestas e históricos de usos e ocupação humana sobre as comunidades e populações de plantas em florestas tropicais (Chazon 1996, Clark *et al.* 1995).

As palmeiras, pertencentes à família *Arecaceae*, apresentam uma distribuição ampla e variada no mundo, principalmente em florestas tropicais úmidas como, por exemplo, a Floresta Amazônica (Henderson 1995, Henderson & Balick 1987, Kahn & de Granville 1992). As espécies desta família representam um dos componentes mais característicos da estrutura e composição da floresta (Peres 1994, Vormisto 2002) e da paisagem amazônica (Kahn & de Granville 1992, Kahn *et al.* 1988). Algumas espécies de palmeiras arborescentes são abundantes, podendo se tornar dominantes, em florestas abertas na Amazônia (Kahn & de Granville 1992, Pitman *et al.* 2001).

Muitas espécies de palmeiras são exploradas pelos povos amazônicos como fonte alimentar ou econômica, sendo utilizadas para construção, coberturas, mobílias, madeira, paisagismo, artesanato, produção de doces, bebidas, óleos, entre outros usos (Macía *et al.* 2011, Shanley *et al.* 2010, Zambrana *et al.* 2007). A intensa exploração de recursos provindos de palmeiras pode trazer implicações para a manutenção de populações de espécies de palmeiras que fornecem esses recursos e afetar processos ecológicos em diferentes escalas, de indivíduos e populações a comunidades e ecossistemas (Ticktin, 2004).

Além disso, as palmeiras são fontes importantes de recurso alimentar para muitas espécies de animais silvestres como, por exemplo, os vertebrados frugívoros e invertebrados predadores (Beck 2006, Forget *et al.* 1994, Galetti *et al.* 1999, Peres 1994, Terborgh 1983). Ao mesmo tempo, esses animais alteram a distribuição espacial, o recrutamento, a demografia, riqueza e diversidade de espécies de palmeiras por processos de dispersão e predação de sementes (Beck 2006, Fragoso, 1997, Silva & Tabarelli 2001, Wright & Duber 2001). Desse modo, a caça e a extinção local destes animais, particularmente de vertebrados frugívoros, impactam processos de dispersão e predação de sementes, recrutamento de plântulas e, conseqüentemente, alteram drasticamente populações e comunidades de palmeiras (Galletti *et al.* 2006, Wright *et al.* 2000, Wright & Duber 2001).

Algumas espécies de palmeiras são consideradas espécies-chave por produzirem frutos durante o período de escassez de alimento, como, por exemplo, durante a estação de seca (Peres 1994, Terborgh 1983). Em florestas de terra firme na Amazônia Central, as palmeiras são importantes componentes na organização da comunidade de vertebrados (Peres 1994). Além da alta densidade relativa de espécies de palmeiras (Kahn & Castro 1985), elas fornecem alta produção de frutos (Peres 1994) e refúgios e ninhos para diversas espécies de animais (Terborgh 1983, Teixeira *et al.* 2001).

Na Amazônia, palmeiras são consideradas um dos principais ecótopos silvestres dos triatomíneos (Triatominae), grupo dos insetos vetores do patógeno (*Trypanosoma cruzi*) da Doença de Chagas (Aguilar *et al.* 2007, Gaunt & Miles 2000). Espécies de palmeiras, como as do gênero *Attalea*, por exemplo, são comumente associadas com triatomíneos do gênero *Rhodnius* (Abad-Franch *et al.* 2005). As atividades de corte e queima favorecem essas espécies de palmeiras e, conseqüentemente, a proliferação

destes triatomíneos que habitam essas palmeiras próximas as residências humanas (Abad-Franch *et al.* 2005).

Os diversos padrões de distribuição de espécies de palmeiras nos ecossistemas florestais amazônicos estão relacionados à heterogeneidade ambiental (Kahn 1986, Kahn & Castro 1985, Kahn & de Granville 1992, Svenning 1999, 2001a, 2001b), que inclui características dos solos (Vormisto 2002), topografia (Costa *et al.* 2009, Peres 1994, Vormisto *et al.* 2004) e estrutura da vegetação (Cintra *et al.* 2005, Kahn 1986). Interações bióticas, como dispersão de sementes e competição, também influenciam esses padrões de distribuição de palmeiras em escalas relativamente mais finas ($< 10^3$ m) (Barot *et al.* 1999, Eiserhardt *et al.* 2011).

Em escalas locais ($< 10^3$ m), a heterogeneidade do dossel influencia a distribuição e dinâmicas populacionais de palmeiras em florestas tropicais (Chazdon 1996, Eiserhardt *et al.* 2011, Svenning 2001b). Em florestas de terra firme na Amazônia, a estrutura e dinâmica da floresta influenciam as formas de vida, os tamanhos e a diversidade de espécies de palmeiras (Kahn 1986, Kahn & de Granville 1992). Palmeiras de sub-bosque e dossel apresentam diferentes respostas à abertura do dossel e às clareiras (Svenning 2001b, 2002). No caso de espécies de palmeiras de sub-bosque, algumas são muito tolerantes à sombra, enquanto outras dependem de luz para se estabelecer (Svenning, 2001b).

Perturbações antrópicas como, por exemplo, a fragmentação florestal (Benítez-Malvido & Martínez-Ramos 2003, Scariot 1999), os efeitos de borda (Baez & Balslev 2007, Brum *et al.* 2008), o corte seletivo de madeira, o desmatamento e as mudanças no uso da terra (Anthelme *et al.* 2011, Clark *et al.* 1995, Svenning 1998), alteram comunidades e demografias de palmeiras nas florestas tropicais. Essas perturbações

induzidas pelo homem (ex. fragmentação florestal) podem conduzir a perda de espécies de palmeiras, a defaunação e mudanças drásticas no funcionamento dos ecossistemas (Arroyo-Rodriguez *et al.* 2007, Galetti *et al.* 2006). Por outro lado, altas densidades de algumas espécies de palmeiras, como as do gênero *Attalea*, podem indicar florestas que foram antropizadas ou até mesmo sítios arqueológicos na Amazônia (Balée 1988). Essas respostas das espécies de palmeiras aos efeitos das perturbações antrópicas dependem das características morfológicas e estratégias reprodutivas destas espécies (Barot *et al.* 2005, Montúfar *et al.* 2011).

As palmeiras apresentam estruturas morfológicas e reprodutivas distintas e fácil identificação de espécies em campo. Essas características facilitam estudos sobre a estrutura e dinâmica de comunidades e populações de plantas em florestas tropicais, especialmente na região amazônica. Pela importância das palmeiras nas paisagens naturais e antrópicas na Amazônia, estudar as mudanças na estrutura de comunidades e populações de palmeiras em mosaicos de paisagens naturais e antropizadas e suas relações com características ambientais e espaciais podem contribuir para o melhor entendimento dos efeitos das perturbações antrópicas nos ecossistemas florestais tropicais incluindo o fornecimento de serviços e produtos florestais.

OBJETIVOS E HIPÓTESES

A presente tese buscou investigar a influência da heterogeneidade ambiental sobre comunidades e populações de palmeiras em um mosaico de florestas naturais e antropicamente perturbadas em floresta de terra firme na região norte da Floresta Nacional (FLONA) do Tapajós, no município de Belterra (estado do Pará), Amazônia

Oriental. Nesta região, dentro da FLONA do Tapajós, além da presença de floresta ombrófila densa com árvores emergentes, ocorre outro tipo florestal natural de floresta ombrófila aberta com palmeiras, neste caso com a dominância da espécie *A. speciosa*. Adicionalmente, há um gradiente destas florestas naturais para floresta de borda (limite da FLONA com a rodovia BR-163) e fragmentos de florestas perturbadas e secundárias em um contexto de áreas de pastagem e agricultura em propriedades particulares que compõem este mosaico.

Dentro deste objetivo geral, foram definidos os seguintes objetivos específicos:

- Avaliar como características de comunidades de palmeiras (abundância, composição, riqueza e equitabilidade de espécies) variam em função da heterogeneidade ambiental em mosaico de florestas naturais e perturbadas.

- Avaliar como as estruturas e os padrões espaciais de populações de palmeiras, considerando os seus diferentes estádios de vida, variam em função da heterogeneidade ambiental ao longo deste mosaico de florestas naturais e perturbadas.

As perguntas e hipóteses de pesquisa desta tese são:

(1) Como características de comunidades de palmeiras (abundância, composição, riqueza e equitabilidade de espécies) variam em função da heterogeneidade ambiental local em mosaico de florestas naturais e perturbadas?

- Espécies de palmeiras distribuem-se de forma diferenciada (favorecidas ou prejudicadas) nos diferentes tipos florestais (naturais e perturbados), sendo a espécie *A. speciosa* abundante nas florestas aberta com palmeiras, de borda e perturbadas.

- As abundâncias das espécies de palmeiras são influenciadas por variáveis ambientais [estrutura da floresta (porcentagem de abertura do dossel, área basal de árvores e abundância de lianas) e características do solo (textura, macro e micronutrientes)] e relações espaciais neste mosaico de florestas.

(2) Como populações de três diferentes espécies de palmeiras arborescentes (*A. speciosa*, *A. maripa* e *O. distichus*) estruturam-se [abundância dos estádios de vida (plântulas, jovens e adultos)] nos diferentes tipos florestais (naturais e perturbadas)?

- As abundâncias dos estádios de vida (plântula, jovem e adulto) das populações das três espécies de palmeiras arborescentes diferem entre os tipos de floresta, sendo os estádios de vida iniciais (plântulas e jovens) das duas espécies de palmeiras do gênero *Attalea* (abundantes em áreas de perturbação antrópica na Amazônia) mais abundantes nas florestas de borda e perturbada. Já a abundância dos estádios de vida da espécie *O. distichus* (de ocorrência mais restrita na região amazônica) é maior na floresta madura e menor nestes dois tipos florestais perturbados.

(3) Quais características de estrutura da floresta (% de abertura do dossel, densidade de árvores, área basal de árvores vivas e mortas, abundância de liana) influenciam a abundância de plântulas, jovens e adultos das três espécies selecionadas?

- Características da estrutura da vegetação, que favorecem a maior entrada de luz na floresta (maior abertura do dossel, menor área basal de árvores vivas, maior área basal de árvores mortas), são relacionadas com a abundância de indivíduos,

principalmente de estádios iniciais (plântulas e jovens), destas populações de palmeiras.

(4) Como se apresentam os padrões espaciais (distribuição e associação espacial) das populações de palmeiras nos diferentes tipos de floresta neste mosaico?

- Como as estratégias de história de vida (ex. tamanho do fruto, dispersão e predação de sementes) são diferentes entre as três espécies de palmeiras arborescentes, a distribuição espacial difere entre espécies, estádios de vida e escalas espaciais nos diferentes tipos florestais.

- Os estádios de vida iniciais (plântulas e jovens) das populações de palmeiras apresentam distribuição espacial agrupada, enquanto que adultos apresentam distribuição aleatória. No entanto, agrupamentos de plântulas e indivíduos jovens de *A. speciosa* são mais intensos do que das outras duas espécies de palmeiras, o que pode ser relacionado com as limitações de dispersão e predação dos grandes e pesados frutos desta espécie.

- Os estádios de vida das três espécies de palmeiras estão espacialmente associados, onde plântulas e indivíduos jovens estão associados à presença de adultos.

(5) Plântulas das três espécies de palmeiras arborescentes competem entre si neste mosaico de florestas naturais e perturbadas?

- Plântulas das três espécies de palmeiras arborescentes apresentam associação espacial de repulsão devido à competição por recursos e espaço.

O entendimento da estrutura das comunidades e populações de palmeiras e suas respostas frente à heterogeneidade ambiental nestes mosaicos de florestas naturais e

perturbadas podem auxiliar na compreensão de fatores, mecanismos e processos que controlam as populações de espécies de plantas na região amazônica.

REFERÊNCIAS

- ABAD-FRANCH, R., PALOMEQUE, F. S., AGUILAR, H. M. & MILES, M. A. 2005. Field ecology of sylvatic *Rhodnius* populations (Heteroptera, Triatominae): risk factors for palm tree infestation in western Ecuador. *Tropical Medicine and International Health* 12:1258-1266.
- AGUILAR, H. M., ABAD-FRANCH, F., DIAS, J. C. P., JUNQUEIRA, A. C. V., & COURA, J. R. 2007. Chagas disease in the Amazon Region. *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz* 102:47-55.
- ANTHELME, F., LINCANGO, J., GULLY, C., DUARTE, N. & MONTÚFAR, R. 2011. How anthropogenic disturbances affect the resilience of a keystone palm tree in the threatened Andean cloud forest? *Biological Conservation* 144:1059-1067.
- ARROYO-RODRIGUEZ, V., AGUIRRE, A., BENITEZ-MALVIDO, J., & MANDUJANO, S. 2007. Impact of rain forest fragmentation on the population size of a structurally important palm species: *Astrocaryum mexicanum* at Los Tuxtlas, Mexico. *Biological Conservation* 138:198–206.
- BAEZ, S. & BALSLEV, H. 2007. Edge effects on palm diversity in rain forest fragments in western Ecuador. *Biodiversity and Conservation* 16: 2201-2211.
- BALÉE, W. 1988. Indigenous Adaptation to Amazonian Palm Forest. *Principes* 32:47-54.
- BAROT, S., GIGNOUX, J. & MENAUT, J. C. 1999. Demography of a savanna palm tree: predictions from comprehensive spatial pattern analyses. *Ecology* 80:1987-2005.
- BAROT, S., MITJA, D., MIRANDA, I., MEIJA, G. D. & GRIMALDI, M. 2005. Reproductive plasticity in an Amazonian palm. *Evolutionary Ecology Research* 7:1-15.
- BECK, H. 2006. A review of peccary–palm interactions and their ecological ramifications across the neotropics. *Journal of Mammalogy* 87:519-530.
- BENÍTEZ-MALVIDO, J. & MARTÍNEZ-RAMOS, M. 2003. Impact of Forest Fragmentation on Understory Plant Species Richness in Amazonia. *Conservation Biology* 17:389-400.

- BRUM, H. D., NASCIMENTO, H. E. M., LAURANCE, W. F., ANDRADE, A. C. F., LAURANCE S. G., & LUIZAO, A. C. C. 2008. Rainforest fragmentation and the demography of the economically important palm *Oenocarpus bacaba* in central Amazonia. *Plant Ecology* 199:209–215.
- CHAZDON, R. L. 1996. Spatial heterogeneity in tropical forest structure: Canopy palms as landscape mosaics. *Trends in Ecology and Evolution* 11:8-9.
- CINTRA, R., XIMENES, A. D. C., GONDIM, F. R., & KROPF, M. S. 2005. Forest spatial heterogeneity and palm richness, abundance and community composition in Terra Firme forest, Central Amazon. *Revista Brasileira de Botânica* 28:75-84.
- CLARK, D. A., CLARK, D. B., SANDOVAL, R. M. & CASTRO, M. V. 1995. Edaphic and human effects on landscape-scale distributions of tropical rain forest palms. *Ecology* 76:2581-2594.
- COSTA, F. R. C., GUILLAUMET, J. L., LIMA, A. P. & PEREIRA, O. S. 2009. Gradients within gradients: The mesoscale distribution patterns of palms in a central Amazonian forest. *Journal of Vegetation Science*. 20:69-78.
- EISERHARDT, W. L., SVENNING, J. C., KISSLING, W. D. & BALSLEV, H. 2011. Geographical ecology of the palms (Arecaceae): determinants of diversity and distributions across spatial scales. *Annals of Botany* 108:1391-1416.
- FOLEY, J. A., ASNER, G. P., COSTA, M. H., COE, M. T., DEFRIES, R., GIBBS, H. K., HOWARD, E. A., OLSON, S., PATZ, J., RAMANKUTTY, N. & PETER SNYDER, S. 2007. Amazonia revealed: forest degradation and loss of ecosystem goods and services in the Amazon Basin. *Frontiers in Ecology and the Environment* 5:25-32.
- FORGET, P. M., MUNOZ, E. & LEIGH JR, E. G. 1994. Predation by Rodents and Bruchid Beetles on Seeds of Scheelea Palms on Barro Colorado Island, Panama. *Biotropica*. 26: 420-426
- FRAGOSO, J. M. V. 1997. Tapir-generated seed shadows: scale-dependent patchiness in the Amazon rain forest. *Journal of Ecology* 85:519–529.
- GALETTI, M., ZIPPARRO, V. B. & MORELLATO, P. C. 1999. Fruiting phenology and frugivory on the palm *Euterpe edulis* in a lowland Atlantic Forest of Brazil. *Ecotropica* 5: 115-122.
- GALETTI, M., DONATTI, C. I., PIRES, A. S., JR. GUIMARÃES P. R. & JORDANO P. 2006. Seed survival and dispersal of an endemic Atlantic forest palm: the combined effects of defaunation and Forest fragmentation. *Botanical Journal of the Linnean Society* 151: 141–149.
- GAUNT, M. & MILES, M. 2000. The Ecotopes and Evolution of Triatomine Bugs (Triatominae) and their Associated Trypanosomes. *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz* 95: 557-565.

- HENDERSON, A. 1995. *The palms of the Amazon*. Oxford University Press, Oxford, UK.
- HENDERSON, A. & BALICK, M. J. 1987. Notes of the palms of Amazonia. *Legal. Principes* 29: 116-122.
- KAHN, F. 1986. Life Forms of Amazonian Palms in Relation to Forest Structure and Dynamics. *Biotropica* 18: 214-218.
- KAHN, F. & CASTRO, A. 1985. The Palm Community in a Forest of Central Amazonia, Brazil. *Biotropica* 17: 210-216.
- KAHN F. & DE GRANVILLE J. J. 1992. *Palms in Forest Ecosystems of Amazonia*. Springer-Verlag, Berlin.
- MACÍA, M. J., ARMESILLA, P. J., CÁMARA-LERET, R., PANIAGUA-ZAMBRANA, N., VILLALBA, S., BALSLEV, H. & PARDO-DE-SANTAYANA, M. 2011. Palm Uses in Northwestern South America: A Quantitative Review. *The Botanical Review* 77:462-570.
- PERES, C. A. 1994. Composition, density, and fruiting phenology of arborescent palms in an Amazonian Terra Firme forest. *Biotropica* 26: 285-294.
- PITMAN, N. C. A., TERBORGH, J. W., SILMAN, M. R., NUÑEZ, P., NEILL, D. A., CERÓN, C. E., PALACIOS, W. A. & AULESTIA, M. 2001. Dominance and distribution of tree species in upper Amazonian terra firme forests. *Ecology* 82:2101–2117.
- SCARIOT, A. 1999. Forest fragmentation effects on palm diversity in central Amazonia. *Journal of Ecology* 87: 66-76.
- SHANLEY, P., SERRA, M. & MEDOMA, G. 2010. *Frutíferas e plantas úteis na vida amazônica*. 2ª ed. CIFOR, Belém, PA. 320 pp.
- SILVA, M. G. & TABARELLI, M. 2001. Seed dispersal, plant recruitment and spatial distribution of *Bactris acanthocarpa* Martius (Arecaceae) in a remnant of Atlantic forest in northeast Brazil. *Acta Oecologica* 22:259-268.
- SVENNING J. C. 1998. The effect of land-use on the local distribution of palm species in an Andean rain forest fragment in northwestern Ecuador. *Biodiversity and Conservation* 7:1529-1537.
- SVENNING, J. C. 1999. Microhabitat Specialization in a Species-Rich Palm Community in Amazonian Ecuador. *Journal of Ecology* 87:55-65.
- SVENNING, J. C. 2001a. Environmental Heterogeneity, Recruitment Limitation and Mesoscale Distribution of Palms in a Tropical Montane Rain Forest (Maquipucuna, Ecuador). *Journal of Tropical Ecology* 17:97-113.

- SVENNING, J. C. 2001b. On the Role of Microenvironmental Heterogeneity in the Ecology and Diversification of Neotropical Rain-Forest Palms (Arecaceae). *The Botanical Review* 67:1-53.
- SVENNING, J. C. 2002. Crown illumination limits the population growth rate of a neotropical understory palm (*Geonoma macrostachysi*, Arecaceae). *Plant Ecology* 159:185-199.
- TERBORGH, J. 1983. *Five New World Primates. A Study in Comparative Ecology*. Monographs in Behavior and Ecology. Princeton University Press, Princeton, 260 pp.
- TEIXEIRA, A. R., MONTEIRO, P. S., REBELO, J. M., ARGANÑARAZ, E. R., VIEIRA, D., LAURIA-PIRES, L., NASCIMENTO, R., VEXENAT, C. A., SILVA, A. R., AULT, S. K. & COSTA, J. M. 2001. Emerging Chagas Disease: Trophic Network and Cycle of Transmission of *Trypanosoma cruzi* from Palm Trees in the Amazon. *Emerging Infection Disease* 7:100-112.
- TICKTIN, T. 2004. The ecological implications of harvesting non-timber forest products. *Journal of Applied Ecology*. 41:11–21.
- VORMISTO, J. 2002. Palms as rainforest resources: How evenly are they distributed in Peruvian Amazonia? *Biodiversity and Conservation*. 11:1025-1045.
- VORMISTO, J., TUOMISTO, H. & OKSANEN, J. 2004. Palm distribution patterns in Amazonian rainforests: What is the role of topographic variation? *Journal of Vegetation Science*. 15: 485-494.
- WRIGHT, S. J. & DUBER, H. C. 2001. Poachers and Forest Fragmentation Alter Seed Dispersal, Seed Survival, and Seedling Recruitment in the Palm *Attalea butyracea*, with Implications for Tropical Tree Diversity. *Biotropica* 33:583-595.
- WRIGHT, S. J., ZEBALLOS, H., DOMÍNGUEZ, I., GALLARDO, M. M., MORENO, M. C. & IBÁÑEZ R. 2000. Poachers Alter Mammal Abundance, Seed Dispersal and Seed Predation in a Neotropical Forest. *Conservation Biology* 14:227-239.
- WRIGHT, S. J. 2006. Tropical forest in a changing environment. *TRENDS in Ecology and Evolution* 20:553-560.
- ZAMBRANA, N. Y. P., BYG A. & SVENNING, J. C.; *et al.* 2007. Diversity of palm uses in the western Amazon. *Biodiversity and Conservation*. 16: 2771-2787.

CAPÍTULO 1

Influências espaciais e ambientais em comunidades de palmeiras em florestas naturais e perturbadas na Amazônia

Florestas tropicais estão sendo transformadas pela degradação e desmatamento e também sendo regeneradas como florestas secundárias em áreas abandonadas pela agricultura (Asner *et al.* 2009). Na Amazônia, as paisagens são um mosaico de pastagens, áreas agrícolas, florestas secundárias e primárias (Nepstad *et al.* 1999). Apesar das taxas e o tamanho do desmatamento na Amazônia brasileira terem diminuído nos últimos anos (INPE 2013, Froking *et al.* 2012), o desmatamento em pequena escala e a degradação da floresta (ex. corte seletivo de madeira) continuam (Rosa *et al.* 2012). Áreas de florestas exploradas e secundárias em regeneração continuam aumentando (Asner *et al.* 2009). Este mosaico com diferentes tipos de florestas e históricos de uso e ocupação humana gera uma grande heterogeneidade ambiental ao longo das escalas espaciais e temporais (Chazdon 2003, DeFries *et al.* 2004).

Nestes complexos e dinâmicos mosaicos de paisagens naturais e antrópicas, florestas perturbadas alteram a diversidade funcional da vegetação e a composição de espécies de plantas e animais (Chazdon *et al.* 2009). Além disso, florestas secundárias tem um papel importante na conservação da biodiversidade (Chazdon *et al.* 2009, Schulze *et al.* 2004), como também fornecem serviços ecossistêmicos em paisagens tropicais (Foley *et al.* 2007).

Em ecossistemas tropicais, como os ecossistemas florestais amazônicos, as palmeiras são componentes fundamentais na estrutura e no funcionamento da floresta, principalmente devido à sua abundância e às suas múltiplas interações com outros organismos (Henderson 1995, Kahn & de Granville 1992, Peres 1994, Pitman *et al.* 2001). É reconhecido que a composição e a abundância de espécies de palmeiras em

florestas tropicais são relacionadas com a heterogeneidade ambiental tanto em escalas finas (<10³ m) quanto em largas escalas (Eiserhardt *et al.* 2011, Kahn & de Granville 1992, Svenning 2001a). Essa heterogeneidade ambiental inclui propriedades do solo (Andersen *et al.* 2010, Vormisto 2002), topografia (Clark *et al.* 1995, Costa *et al.* 2009, Peres 1994, Vormisto *et al.* 2004a) e variáveis da estrutura da floresta (Cintra *et al.* 2005, Kahn 1986). Outros fatores relacionados à autocorrelação espacial, como dispersão e interações bióticas, influenciam a distribuição de palmeiras (Svenning *et al.* 2009). Perturbações antrópicas, como fragmentação florestal (Benítez-Malvido & Martínez-Ramos 2003, Scariot 1999), efeitos de borda (Baez & Balslev 2007), desmatamento e mudança no uso da terra (Clark *et al.* 1995, Svenning 1998), também alteram atributos das comunidades de palmeiras na escala fina nas florestas tropicais. Apesar destes estudos terem focado nas respostas das palmeiras às heterogeneidades ambientais, o impacto das perturbações antrópicas nas comunidades de palmeiras em mosaicos de paisagens naturais e antropizadas ainda requerem investigação.

Algumas espécies de palmeiras são adaptadas às condições ecológicas de vegetações abertas, sejam elas naturais ou antrópicas. Essas espécies colonizam áreas desmatadas ou perturbadas da Floresta Amazônica (Henderson 1995). Espécies, como *Astrocaryum vulgare*, *Attalea maripa* e *Attalea speciosa*, são consideradas indicadoras de florestas previamente antropizadas (Balée 1988). O babaçu, *Attalea speciosa*, é dominante em florestas perturbadas em várias regiões amazônicas (May *et al.* 1985, Thales 2001). Além disso, atividades antrópicas podem mudar a distribuição de palmeiras por corte ou plantio em novas áreas (Vormisto 2002).

A floresta de terra firme na região norte da Floresta Nacional do Tapajós, leste da Amazônia, se insere em uma paisagem razoavelmente homogênea em termos de

topografia, clima e hidrologia (Keller *et al.* 2004, Silver *et al.* 2000), mas que apresenta áreas com diferentes coberturas de uso da terra (ex. pastagens com palmeiras, agricultura, capoeiras) e perturbações antrópicas (Asner *et al.* 2003). Essas perturbações são frequentemente ignoradas, mas são importantes para o entendimento dos vários tipos florestais em mosaicos de paisagens naturais e antrópicas.

Este estudo buscou investigar como características de comunidades de palmeiras (abundância, composição, riqueza e equitabilidade de espécies) variam em função da heterogeneidade ambiental em mosaico de florestas naturais e perturbadas nesta floresta de terra firme. Tendo como hipóteses deste estudo: Espécies de palmeiras distribuem-se de forma diferenciada (favorecidas ou prejudicadas) nos diferentes tipos florestais (naturais e perturbados), sendo a espécie *A. speciosa* abundante nas florestas abertas com palmeiras, de borda e perturbadas e (2) As abundâncias das espécies de palmeiras são influenciadas por variáveis ambientais [estrutura da floresta (porcentagem de abertura do dossel, área basal de árvores e abundância de lianas) e características do solo (textura, macro e micronutrientes)] e relações espaciais neste mosaico de florestas. Como as palmeiras são importantes nas paisagens naturais e antrópicas na Amazônia, estudar as mudanças na estrutura e diversidade de comunidades de palmeiras em mosaicos de diferentes tipos florestais e suas relações com esses ambientes podem contribuir para o melhor entendimento dos efeitos das perturbações antrópicas nos ecossistemas florestais incluindo o fornecimento de serviços e produtos florestais.

Área de estudo

Este estudo foi conduzido em uma floresta de terra firme, na região norte da Floresta Nacional do Tapajós (FLONA do Tapajós), na parte leste da Floresta Amazônica, no estado do Pará (54°58' W – 54°54' W, 2°50' - 2°52'S) (Figura 1). Essa região leste da Amazônia é particularmente interessante pela combinação da posição geográfica em relação à sazonalidade de precipitação (com presença de longa estação seca) e mudanças de uso da terra com consequente desmatamento em grande escala para conversão de florestas em pastagens e áreas agrícolas (Davidson *et al.* 2012, Nepstad *et al.* 2008), além da sua sensibilidade às mudanças climáticas com cenários de previsões de diminuição da precipitação (Malhi *et al.* 2008, Coe *et al.* 2013). Esta região na FLONA do Tapajós também foi escolhida devido à disponibilidade de infraestrutura, como por exemplo, alojamento do Programa *Large Scale Biosphere-Atmosphere Experiment in Amazonia* (LBA), e acesso a estradas, bem como de videografias aéreas e imagens de satélite de outras pesquisas científicas do LBA já realizadas na região.

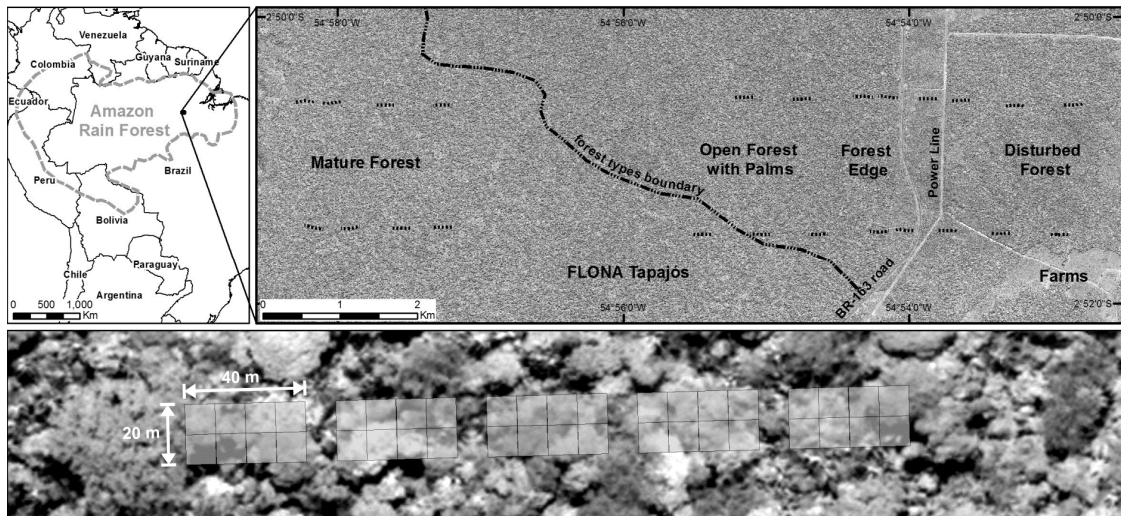


Figura 1: Localização da área de estudo e parcelas ao longo de duas transeções entre as florestas madura e aberta com palmeiras até a floresta de borda (próxima a BR-163) e fragmentos de floresta perturbada (fora dos limites da FLONA do Tapajós), na parte leste da Floresta Amazônica, Estado do Pará. Na base inferior da figura a representação gráfica de das parcelas.

A FLONA do Tapajós é formada por uma variedade de tipos florestais, desde florestas de terra firme a florestas de baixios (IBAMA 2004). Dois tipos de florestas ombrófilas foram selecionados para este estudo: uma floresta madura densa com árvores emergentes e outra floresta aberta com palmeiras (descrição na Tabela 1). Essa região está sustentada por um platô laterítico, bastante plano, com elevações variando de 160 a 220 m sobre o nível do mar. Os solos na região são predominantemente Latossolos e Argissolos (Silver *et al.* 2000). A temperatura média anual é de 25 °C, a umidade relativa de 85% e a precipitação anual média é de 1920 mm (Parrota *et al.* 1995), sendo a estação chuvosa entre dezembro e junho e a estação de seca entre julho e novembro (Angelis *et al.* 2002).

A FLONA do Tapajós, criada pelo Decreto nº 73.684, de 19 de fevereiro de 1974 para exploração florestal, apresenta uma área de aproximadamente 545.000 hectares (IBAMA 2004). A FLONA tem como objetivo “uso múltiplo sustentável dos

recursos florestais e a pesquisa científica, com ênfase em métodos para a exploração sustentável de florestas nativas” (Sistema Nacional de Unidades de Conservação - SNUC, Lei No 9.985 de 18 de julho de 2000). Esta unidade de conservação é atualmente administrada pelo Instituto Chico Mendes de Conservação da Biodiversidade (ICMBio), abrangendo os municípios de Belterra, Aveiro, Rurópolis e Placas. A FLONA do Tapajós contém dentro de seus limites 21 comunidades e a sede do município de Aveiro localizadas às margens do rio Tapajós, três comunidades às margens do rio Cupari e cinco comunidades situadas às margens da BR-163, totalizando aproximadamente 11.000 pessoas (IBAMA 2004). Ao oeste da FLONA está o rio Tapajós e ao leste e ao norte da FLONA está a rodovia Cuiabá-Santarém (BR-163), enquanto que ao sul encontra-se a rodovia Transamazônica (BR-230).

Os padrões de desmatamento na região amazônica estão associados à presença de rodovias (Nepstad *et al.* 2001), como na região da FLONA do Tapajós, onde a ocupação humana ocorreu ao longo da BR-163, conhecida como padrão “espinha de peixe”. Após abertas as estradas, queima-se a floresta para o estabelecimento de pequenas propriedades rurais familiares, onde são estabelecidos cultivos de subsistência (mandioca, arroz, feijão e milho) e pastagens. Em muitos casos, após alguns anos, essas áreas são abandonadas, permitindo o estabelecimento das florestas secundárias. Contudo, na região de Santarém vem ocorrendo uma acelerada expansão da cultura de soja. Esse processo resulta na fragmentação da paisagem, composta por mosaicos com diversos estágios sucessionais de vegetação secundária, pastagens e áreas cultivadas em uma matriz de floresta primária (Aragão 2004).

Desenho amostral e localização das parcelas

Os dados foram coletados em campo entre julho e setembro (estação de seca) de 2010 e 2011. Duas transeções, uma ao norte e outra ao sul, foram definidas com o objetivo de incluir áreas de florestas naturais e perturbadas. Essas transeções foram selecionadas visando à sobreposição com as linhas de vôo de videografias, adquiridas em 2000, onde foi possível visualizar as copas de palmeiras no dossel da floresta. Essas imagens permitiram a distinção entre os tipos florestais para definir a distribuição e localização das parcelas ao longo destas duas transeções. Para identificar o limite entre as florestas madura e aberta com palmeiras (Figura 1), uma classificação supervisionada foi realizada sobre imagem Quickbird (2008) utilizando-se do programa Spring (INPE, versão 5.1.7). Neste estudo, as análises desta classificação não foram apresentadas, pois foram apenas utilizadas para estabelecer o desenho amostral das parcelas. Um conjunto de parcelas foi definido em áreas de florestas naturais e o outro em florestas perturbadas.

Ao longo destas duas transeções, foram distribuídas 120 parcelas de 40 x 20 m (total de 9,6 ha) em diferentes tipos florestais (floresta madura, floresta aberta com palmeiras, floresta de borda e fragmentos de floresta perturbada) (Tabela 1, Figura 1). Quarenta e cinco parcelas foram distribuídas na floresta madura, 20 na floresta aberta com palmeiras, 20 na floresta de borda e 35 em fragmentos de floresta perturbada localizados fora dos limites da FLONA do Tapajós (Figura 1). Uma distância mínima de 10 m foi estabelecida entre as parcelas (Figura 1).

Tabela 1: Critérios utilizados em termos de características de estrutura da vegetação e histórico de perturbações antrópicas para definir e selecionar os tipos florestais em uma floresta de terra firme na região norte da FLONA Tapajós.

| | Floresta madura | Floresta aberta c/ palmeiras | Floresta de borda | Floresta perturbada |
|---|--|--|---|---|
| Estrutura | Floresta ombrófila densa de terra firme em estágio tardio de sucessão, caracterizada principalmente por grandes árvores de dossel e emergentes, com algumas árvores com DAP \geq 30 cm e sub-bosque esparso. | Floresta ombrófila aberta com dominância da palmeira <i>A. speciosa</i> (Espírito-Santo <i>et al.</i> 2005, IBGE 2012), poucas árvores emergentes e com DAP \geq 30 cm e sub-bosque esparso. | Gradiente de floresta perturbada e condições de borda, com a palmeira <i>A. speciosa</i> presente no dossel, raras árvores com DAP \geq 30 cm. | Florestas perturbadas e secundárias, com abundância da palmeira <i>A. speciosa</i> e ausência de grandes árvores emergentes no dossel, raras árvores com DAP \geq 30 cm. Algumas áreas com alta densidade de Cecropia ou Vismia (áreas desmatadas e queimadas). |
| Histórico de perturbações antrópicas | Sem sinais de perturbação antrópica recente, exceto trilhas de caçadores. | Sem sinais de perturbação antrópica recente, exceto trilhas de caçadores. | Borda da floresta dentro da FLONA do Tapajós próxima a rodovia BR-163 (Cuiabá-Santarém) (entre 50 e 400 m da rodovia), com trilhas de caçadores recentemente utilizadas, além do intenso histórico de corte seletivo de madeira e algumas áreas agrícolas abandonadas anteriores à criação da FLONA, com algumas áreas próximas à rodovia com evidência de queimadas. | Fragmentos de florestas perturbadas e secundárias fora da FLONA do Tapajós, em propriedade particular, caracterizados por trilhas de caçadores recentemente utilizadas, intenso histórico de corte seletivo de madeira, além de áreas agrícolas abandonadas (com corte e queima). |

Coleta de dados em campo

Em todas as parcelas foram medidos e identificados até o nível de espécie todos os indivíduos de palmeiras com 50 cm ou mais de altura. Indivíduos que formam touceiras foram considerados como um único indivíduo. Espécimes foram depositadas no Herbário da Universidade de Brasília. A estrutura da comunidade de palmeiras foi avaliada pela densidade e abundância relativa das espécies de palmeiras. Para este estudo foram considerados apenas os indivíduos jovens e adultos, uma vez que plântulas de algumas espécies são de difícil identificação em nível de espécie. Indivíduos adultos e jovens foram definidos de acordo com a literatura (ex. Henderson 1995, Kristiansen *et*

al. 2009) e observações de campo. Para algumas espécies de palmeiras, além de observações de campo, a altura foi utilizada para estabelecer indivíduos adultos e jovens. Para as espécies de palmeiras *Astrocaryum gynacanthum*, *Astrocaryum aculeatum*, *Attalea maripa*, *Attalea speciosa*, *Oenocarpus distichus* foram considerados indivíduos jovens e adultos com altura maior que 1 m. Para outras espécies esses indivíduos foram considerados com altura: >0,6 m para *Bactris acanthocarpa*, >0,55 m para *Geonoma maxima*, e >0,9 m para *Syagrus cocoides*. A altura foi determinada utilizando-se trenas, e para palmeiras maiores utilizou-se um laser detector de distância (Impulse-200LR, LaserTechnology Inc., Englenwood, Colorado).

Para avaliar as relações entre as características da estrutura da floresta e as comunidades de palmeiras neste mosaico de florestas naturais e perturbadas, foram medidas as seguintes variáveis: porcentagem de abertura do dossel, área basal de árvores vivas e mortas e abundância de lianas. Todas as árvores vivas ou mortas com diâmetro na altura do peito (DAP) igual ou maior que 10 cm tiveram seus diâmetros medidos. As árvores vivas foram identificadas até o nível de família. Lianas com mais de 10 cm de DAP também foram medidas. Como a área basal e biomassa de árvores são correlacionadas (Keller *et al.* 2001), selecionou-se área basal como variável a ser utilizada neste trabalho. Essas características da estrutura da vegetação e a dominância de diferentes grupos funcionais (ex. lianas e Cecropias) podem indicar e caracterizar perturbações na floresta (Arroyo-Rodríguez *et al.* 2007, Laurance *et al.* 2006).

A abertura do dossel foi estimada a partir de fotografias hemisféricas tiradas com uma lente (FC-E8, Nikon, Japão) hemisférica 180° (olho de peixe) acoplada em câmera digital (Coolpix 950, Nikon, Japão) suportada por um tripé elevado a 1,3 m de altura do solo e orientada para norte. As fotografias foram adquiridas cedo na manhã

ou no fim da tarde, para evitar superestimação da fração aberta do dossel. As fotografias foram coletadas a cada 10 m (quatro fotos por parcela) ao longo da linha central Leste-Oeste de cada parcela. Essas fotografias foram analisadas no programa Gap Light Analyzer, versão 2.0 (Frazer *et al.* 1999) para cálculo da porcentagem de abertura do dossel. O valor médio das quatro medições foi atribuído para cada parcela.

Para avaliar as relações entre as características químicas e físicas do solo e as comunidades de palmeiras, as amostras de solo foram coletadas para análise de textura e nutrientes. Essas amostras foram coletadas entre as profundidades de 0 e 20 cm em cinco pontos aleatórios para formar uma amostra composta em cada parcela. As variáveis de solo analisadas incluem pH, matéria orgânica (OM), macronutrientes (N, P, K, Ca, Mg, Al e Na), micronutrientes (Zn, Mn, Cu e Fe) e textura. Essas análises foram realizadas pelo Laboratório da Embrapa Oriental, em Belém, estado do Pará.

Análises estatísticas

Para comparar a riqueza e densidade de espécies de palmeiras nos diferentes tipos florestais, curvas de rarefação baseadas no número de indivíduos e parcelas foram calculadas (Figura 2). A rarefação padroniza as diferenças de amostragem dos dados de riqueza e densidade de espécies baseado no menor número de indivíduos ou parcelas coletados (Gotelli & Colwell 2001). Após controle das diferenças de abundância e aplicação da rarefação, é possível identificar as diferenças de riqueza e densidade das espécies de palmeiras nos diferentes tipos florestais. Essas curvas foram calculadas utilizando-se um procedimento analítico e desvio padrão incondicional para obter um intervalo de confiança de 95% (Colwell *et al.* 2004).

A probabilidade de encontro interespecífico de Hurlbert (PIE – do inglês *Probability of interspecific encounter*; Hurlbert 1971) foi usada para estimar equitabilidade das espécies de palmeiras nos diferentes tipos florestais, dado que a probabilidade de dois indivíduos selecionados aleatoriamente serem de espécies diferentes em um tipo florestal. Esta medida de equitabilidade independe do tamanho da amostra (Gotelli & Graves 1996, Olszewski 2004). A variância da fórmula de PIE foi usada para calcular os intervalos de confiança a 95% (IC95) (Olszewski 2004).

O efeito dos tipos florestais, das variáveis ambientais e das relações espaciais na comunidade de palmeiras foi avaliado pela técnica de partição da variação baseado na análise de redundância (RDA – do inglês *Redundancy analysis*) como descrito por Peres-Neto *et al.* (2006). A proporção da variância explicitada em cada RDA ou RDA parcial ajustada pelo número de amostras e preditores foi calculada equivalente multivariado do R^2 ajustado (Peres-Neto *et al.* 2006). Testes de Monte Carlo foram usados para verificar a significância destas frações. A partição da variação da RDA apresentou um conjunto de variáveis respostas (abundância de espécies de palmeiras) e três conjuntos de variáveis explicativas: tipos florestais, variáveis ambientais (estrutura da floresta e características do solo) e estrutura espacial. As variáveis de solo incluídas nesta análise foram pH, OM, N, P disponível, K disponível e porcentagem de areia. Variáveis de solos correlacionadas foram removidas desta análise. As espécies que apresentaram abundância muito baixa (*A. aculeatum*, *Bactris cuspidata*, *Bactris simplicifrons*) também não foram incluídas nesta análise.

Três matrizes foram produzidas para explicar os padrões das comunidades de palmeiras: uma com variáveis ambientais, outra que especifica o tipo florestal de cada parcela e outra matriz que representa as relações espaciais entre as parcelas. A estrutura

espacial dos dados de abundância de espécies de palmeiras foi sintetizada por meio de mapas de autovetores de Moran (MEM – do inglês Moran's Eigenvector Maps) (Dray *et al.* 2006). O primeiro passo deste procedimento foi obter a melhor matriz espacial para o conjunto de dados baseado nas coordenadas espaciais dos locais amostrados (Legendre & Legendre 1998). Para isso, foram produzidas matrizes de conectividade entre as parcelas utilizando o critério de vizinhança por distância. Várias possibilidades de limites de distância foram utilizadas, com valores variando entre 3,1 e 5,0 km. Esses valores dos limites de distância representam a distância mínima que mantém todas as parcelas conectadas e distância máxima que se infere a independência dos dados em um variograma multivariado de uma matriz da comunidade. Para que as parcelas mais próximas tivessem maior associação do que as mais distantes, a matriz de vizinhança (ou de conectividade) foi ponderada por: função linear, funções com concavidade para cima e funções com concavidade para baixo. Um MEM foi calculado para cada uma dessas matrizes.

Foi verificada qual opção apresentava o maior ajuste com os dados de abundâncias das espécies. Para tanto, foi realizada a transformação de Hellinger na matriz de comunidade (conforme recomendação de Legendre & Gallagher 2001) e a tendência linear foi removida. Cada candidata à matriz espacial (combinação da melhor matriz de conectividade, melhor função de ponderamento e melhor número de autovetores) foi usada como preditor da matriz da comunidade na RDA e uma extensão multivariada de critério de informação de Akaike (AIC – do inglês Akaike Information Criterion) (Godinez-Dominguez & Freire 2003) foi calculada com intuito de selecionar a melhor matriz espacial.

Para maior caracterização dos tipos florestais, foi aplicada a análise de componente principal (PCA – do inglês Principal Component Analysis) para os dados das famílias de árvores. Essa análise exploratória foi realizada com os dados de abundância de árvores com transformação de Hellinger.

Todas as análises estatísticas foram realizadas no programa R versão 3.0.3 (R Foundation for Statistical Computing, Viena, Austria), nos pacotes Vegan versão 2.0-7 (Oksanen *et al.* 2013) para curvas de rarefação, PCA, partição da variação e RDA, e SpacemakeR versão 0.0-5 (Dray *et al.* 2006) para cálculo da matriz que representa as relações espaciais entre as parcelas. Todos os testes estatísticos foram realizados considerando $\alpha=0,05$.

RESULTADOS

Comunidades de palmeiras nas florestas naturais e perturbadas

Foram amostrados 6839 indivíduos adultos e jovens de palmeiras e identificadas treze espécies de palmeiras pertencentes a sete gêneros nos 9,6 hectares amostrados. Das 13 espécies, nove são de sub-bosque, enquanto quatro arborescentes de hábito solitário (Tabela 2). Todas as espécies apresentaram caules aéreos, exceto a espécie de palmeira trepadeira (*Desmoncus polyacanthos*) (Tabela 2). A maioria (95,2%) dos indivíduos de palmeiras na floresta madura era de sub-bosque. Indivíduos adultos de dossel e sub-dossel com alturas de até 30-35 m foram raros na floresta madura.

Tabela 2: Densidade (ind.ha⁻¹) de espécies de palmeiras, e suas características em relação à posição no dossel e forma de vida (SO solitária, TO touceira, TR trepadeira), em diferentes tipos florestais em floresta de terra firme na região norte da FLONA do Tapajós, Belterra (PA).

| Posição | Espécies de palmeiras | Forma de vida | Abreviação | Floresta madura | Floresta aberta c/ palmeiras | Floresta de borda | Floresta perturbada |
|--------------------------------|---|---------------|------------|-----------------|------------------------------|-------------------|---------------------|
| Dossel | <i>Astrocaryum aculeatum</i> G. Mey. | SO | Aa | 10,3 | 0,0 | 0,0 | 1,8 |
| | <i>Attalea maripa</i> (Aubl.) Mart. | SO | Am | 60,6 | 21,9 | 5,0 | 40,0 |
| | <i>Attalea speciosa</i> Mart. ex Spreng. | SO | As | 12,8 | 713,1 | 640,6 | 784,6 |
| | <i>Oenocarpus distichus</i> Mart. | SO | Od | 22,8 | 16,3 | 25,0 | 25,7 |
| Sub-bosque | <i>Astrocaryum gynacanthum</i> Mart. | TO | Ag | 125,0 | 81,3 | 73,1 | 100,4 |
| | <i>Bactris acanthocarpa</i> Mart. | TO | Ba | 20,8 | 11,3 | 7,5 | 0,0 |
| | <i>Bactris cuspidata</i> Mart. | TO | Bc | 0,6 | 0,0 | 1,9 | 0,0 |
| | <i>Bactris maraja</i> Mart. | TO | Bm | 49,2 | 11,3 | 6,9 | 7,5 |
| | <i>Bactris oligocarpa</i> Barb. Rodr. & Trail | TO | Bo | 11,1 | 5,6 | 5,0 | 1,4 |
| | <i>Bactris simplicifrons</i> Mart. | TO | Bs | 1,7 | 3,8 | 0,6 | 1,4 |
| | <i>Desmoncus polyacanthos</i> Mart. | TR | Dp | 30,0 | 35,6 | 17,5 | 21,4 |
| | <i>Geonoma maxima</i> (Poit.) Kunth | TO | Gm | 11,4 | 10,6 | 5,6 | 7,1 |
| <i>Syagrus cocooides</i> Mart. | SO | Sc | 3,9 | 6,9 | 4,4 | 10,0 | |

As curvas de rarefação (Figura 2) apresentam a riqueza e densidade de espécies de palmeiras em diferentes tipos florestais. A floresta madura apresentou maior riqueza (*i.e.* todas as 13 espécies de palmeiras da Tabela 2) e equitabilidade (PIE=0,82; IC95: 0,80 e 0,83; Tabela 3) de espécies. Já as florestas de borda e perturbada apresentaram menor equitabilidade (floresta de borda: PIE=0,34; IC95: 0,30 e floresta perturbada: 0,37; PIE=0,37; IC95: 0,35 e 0,40; Tabela 3).

Tabela 3: PIE de Hurlbert de indivíduos adultos e jovens de palmeiras nos diferentes tipos florestais em floresta de terra firme na região norte da FLONA do Tapajós, Belterra (PA).

| | Floresta madura | Floresta aberta c/ palmeiras | Floresta de borda | Floresta perturbada |
|--------------------------------|-----------------|------------------------------|-------------------|---------------------|
| Parcelas | 45 | 20 | 20 | 35 |
| Área (ha) | 3,6 | 1,6 | 1,6 | 2,8 |
| PIE (desvio padrão) | 0,82 (0,01) | 0,39 (0,02) | 0,34 (0,02) | 0,37 (0,01) |
| IC95 PIE (lim inf, lim sup) | 0,80, 0,83 | 0,35, 0,42 | 0,30, 0,37 | 0,35, 0,40 |

A riqueza de espécies de palmeiras na floresta madura foi maior e diferente dos demais tipos florestais. No entanto, a densidade de espécies de palmeiras na floresta de borda foi igual tanto em relação à floresta madura quanto às florestas aberta com palmeiras e perturbada (Figura 2). A riqueza (Figura 2) e equitabilidade (PIE=0,39; IC95: 0,35 e 0,42; Table 3) de espécies de palmeiras na floresta aberta com palmeiras não foram diferentes da floresta perturbada. *Astrocaryum aculeatum* não estava presente na floresta de borda. Esta espécie e também a *B. cuspidata* não foram encontradas na floresta aberta com palmeiras (Tabela 2).

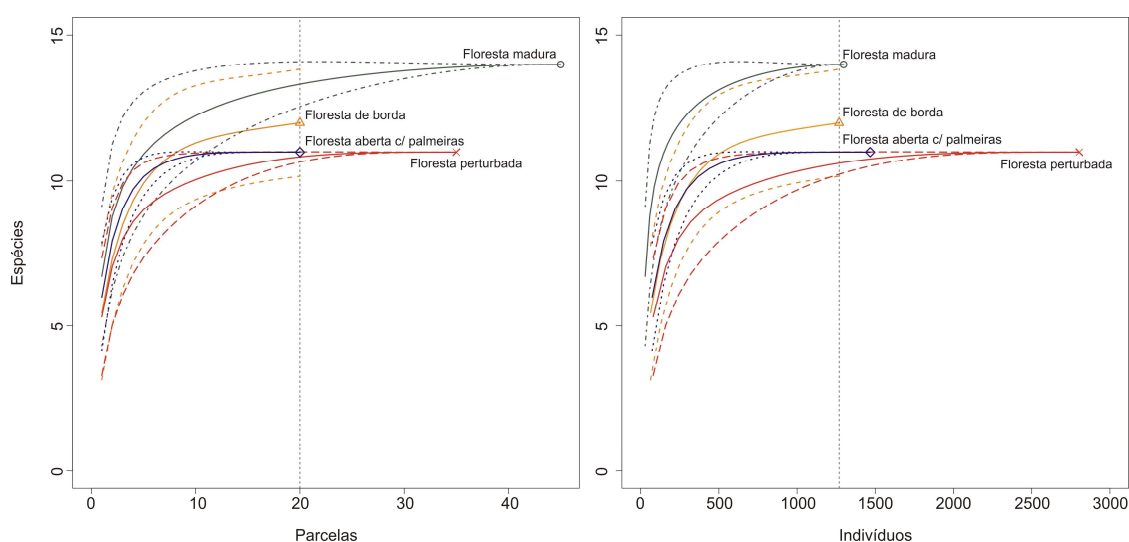


Figura 2: Curvas de rarefação baseadas no número de parcelas e de indivíduos jovens e adultos de espécies de palmeiras em diferentes tipos florestais em floresta de terra firme na região norte da FLONA do Tapajós, Belterra (PA). As linhas tracejadas representam os intervalos de confiança calculados com desvio padrão para cada tipo florestal sobre a linha contínua de referência.

A composição da comunidade e as abundâncias das espécies de palmeiras foram variadas nos diferentes tipos florestais. Algumas espécies apresentaram menor densidade na floresta perturbada (ex. *B. maraja*, *B. oligocarpa*, enquanto que *B. acanthocarpa* e *B. cuspidata* não foram identificadas neste tipo florestal) (Tabela 2). A espécie *A. speciosa* foi dominante nas florestas aberta com palmeiras, de borda e perturbada (Tabela 2 e Figura 3). Esta espécie representou de 78 a 81 % do total de indivíduos de palmeiras nesses tipos florestais (Figura 3). Enquanto que *A. gynacanthum* (35 %), *A. maripa* (17 %) e *B. maraja* (14 %) foram as mais abundantes espécies na floresta madura (Figura 3).

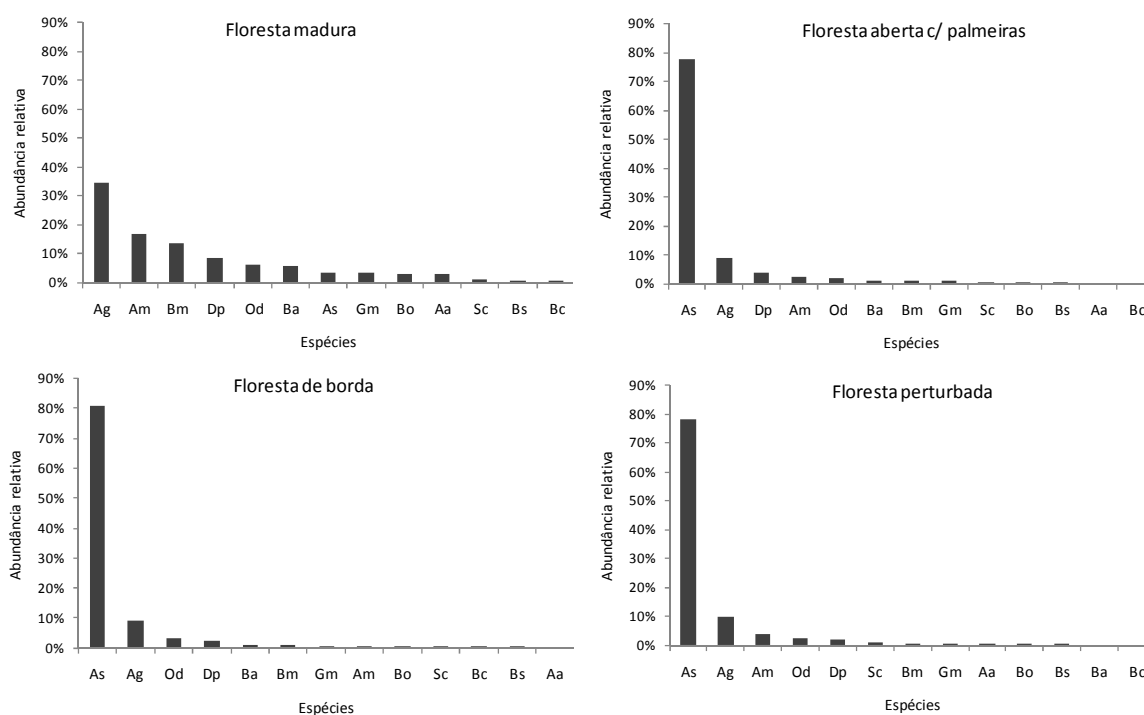


Figura 3: Abundância relativa de indivíduos adultos e jovens de espécies de palmeiras em diferentes tipos florestais em floresta de terra firme na região norte da FLONA do Tapajós, Belterra (PA). As abreviações dos nomes das espécies estão na Tabela 2.

Heterogeneidade ambiental local, tipos florestais e relações espaciais

Os resultados da partição da variação da RDA mostraram que 79% ($R^2_{adj}=0,791$) dos dados de abundância de espécies de palmeiras foram relacionados à estrutura espacial. As variáveis ambientais explicativas (porcentagem da abertura do dossel, área basal de árvores vivas, área basal de árvores mortas, abundância de lianas, matéria orgânica, pH, N, P, K e quantidade de areia no solo) ($R^2_{adj}=0,304$) e os tipos florestais ($R^2_{adj}=0,610$) também foram relevantes, mas parte desta variação foi espacialmente estruturada.

A fração espacial pura (que não foi explicada por variáveis ambientais ou tipos florestais) explicaram 16% ($R^2_{adj}=0,163$) da variação da comunidade de palmeiras. As frações relacionadas às contribuições puras de variáveis ambientais ou de tipos de floresta (*i.e.* independentes de qualquer estrutura espacial) explicaram somente 0,7% dos dados cada ($R^2_{adj}=0,007$) (Figura 4). No entanto, o efeito dos tipos florestais estruturado pelo espaço ($R^2_{adj}=0,330$) e a combinação de variáveis ambientais, tipos florestais e frações espaciais ($R^2_{adj}=0,273$) tiveram uma significativa contribuição (Figura 4).

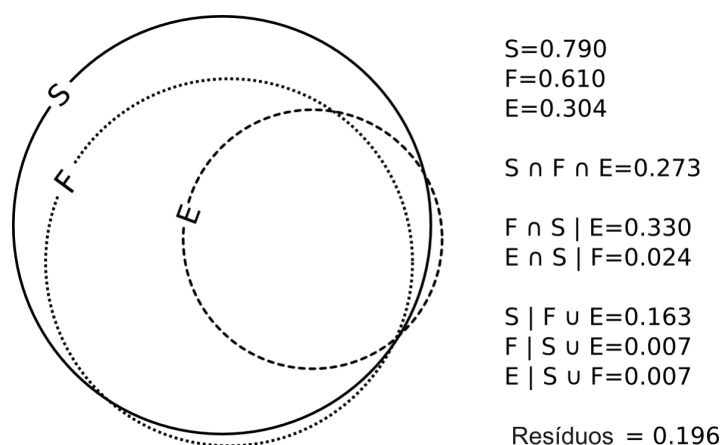


Figura 4: Partição da variação da comunidade de palmeiras (abundâncias de indivíduos jovens e adultos de espécies de palmeiras) em floresta de terra firme na região norte da FLONA do Tapajós (Belterra, PA) entre variáveis ambientais (E), tipos florestais (F) e relações espaciais (S).

Considerando que as variáveis ambientais e os tipos florestais foram fortemente estruturados no espaço, notou-se que retirar os efeitos do espaço na RDA parcial retiraria o efeito dessas variáveis na comunidade de palmeiras. Deste modo, foi realizada uma RDA comum (Figura 5) sem a remoção dos efeitos do espaço.

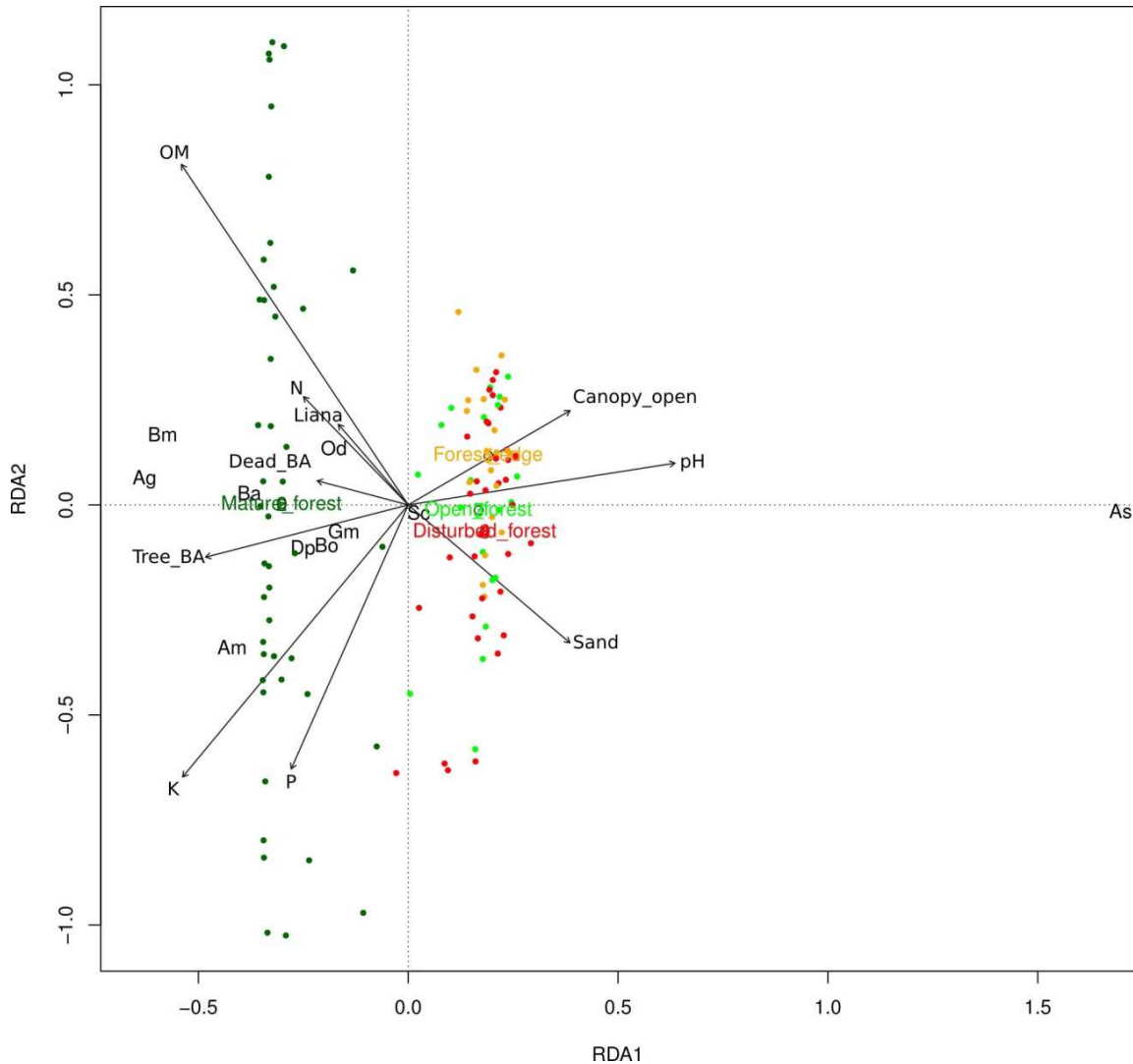


Figura 5: Gráfico RDA (eixos 1 e 2) com as abundâncias de indivíduos adultos e jovens de 10 espécies de palmeiras, os tipos florestais e as variáveis ambientais (estrutura da floresta e características do solo) espacialmente estruturadas. O efeito do espaço não foi excluído. As abreviações dos nomes das espécies estão na Tabela 2. Os tipos florestais estão em inglês (“Mature_forest” floresta madura, “Open_forest” floresta aberta com palmeiras, “Forest_edge” floresta de borda e “Disturbed_forest” floresta perturbada). As variáveis de solo são “N” nitrogênio, “OM” matéria orgânica, “pH”, “sand” quantidade de areia, “P” fósforo e “K” potássio. As variáveis da estrutura da floresta são “Conopy_open” abertura do dossel, “Tree_BA” área basal de árvores vivas, “Dead_BA” área basal de necromassa e “Liana” abundância de lianas.

Os resultados da RDA também mostraram que propriedades físicas e químicas do solo variaram ao longo do mosaico de florestas madura, aberta com palmeiras, de borda e fragmentos de floresta perturbada. A floresta madura foi caracterizada por um solo mais rico em matéria orgânica, N, P e K, enquanto que as florestas aberta com palmeiras, de borda e perturbada tiveram maior pH e quantidade de areia no solo (Figura 5). Neste caso, o solo foi mais ácido e argiloso na floresta madura quando comparado com os outros três tipos florestais.

Os dados de estrutura da floresta também variaram ao longo deste mosaico de florestas naturais e perturbadas. A área basal de árvores vivas (média de 29,30 m².ha⁻¹ na floresta madura e 22,98 m².ha⁻¹ nos outros tipos florestais) e de árvores mortas (média de 3,39 m².ha⁻¹ na floresta madura e 2,40 m².ha⁻¹ nos demais tipos florestais) foram maiores na floresta madura (Figura 5). Lianas também foram mais abundantes na floresta madura (Figura 5), enquanto que porcentagem de abertura do dossel foi maior nas florestas aberta com palmeiras, de borda e perturbada. Adicionalmente, a distribuição das famílias de árvores foi diferente ao longo deste mosaico de diferentes tipos florestais (Figura 6). Em geral, as parcelas da floresta madura foram mais associadas com as famílias Rubiaceae e Euphorbiaceae, enquanto que a maioria das parcelas da floresta perturbada foi associada com as famílias Urticaceae (principalmente pela abundância de *Cecropia*) e Bignoniaceae (Figura 6). As parcelas da floresta de borda foram mais relacionadas com as famílias Annonaceae e Salicaceae, enquanto que a distribuição de famílias de árvores na floresta aberta com palmeiras foi um intermediário entre floresta madura e floresta de borda (Figura 6).

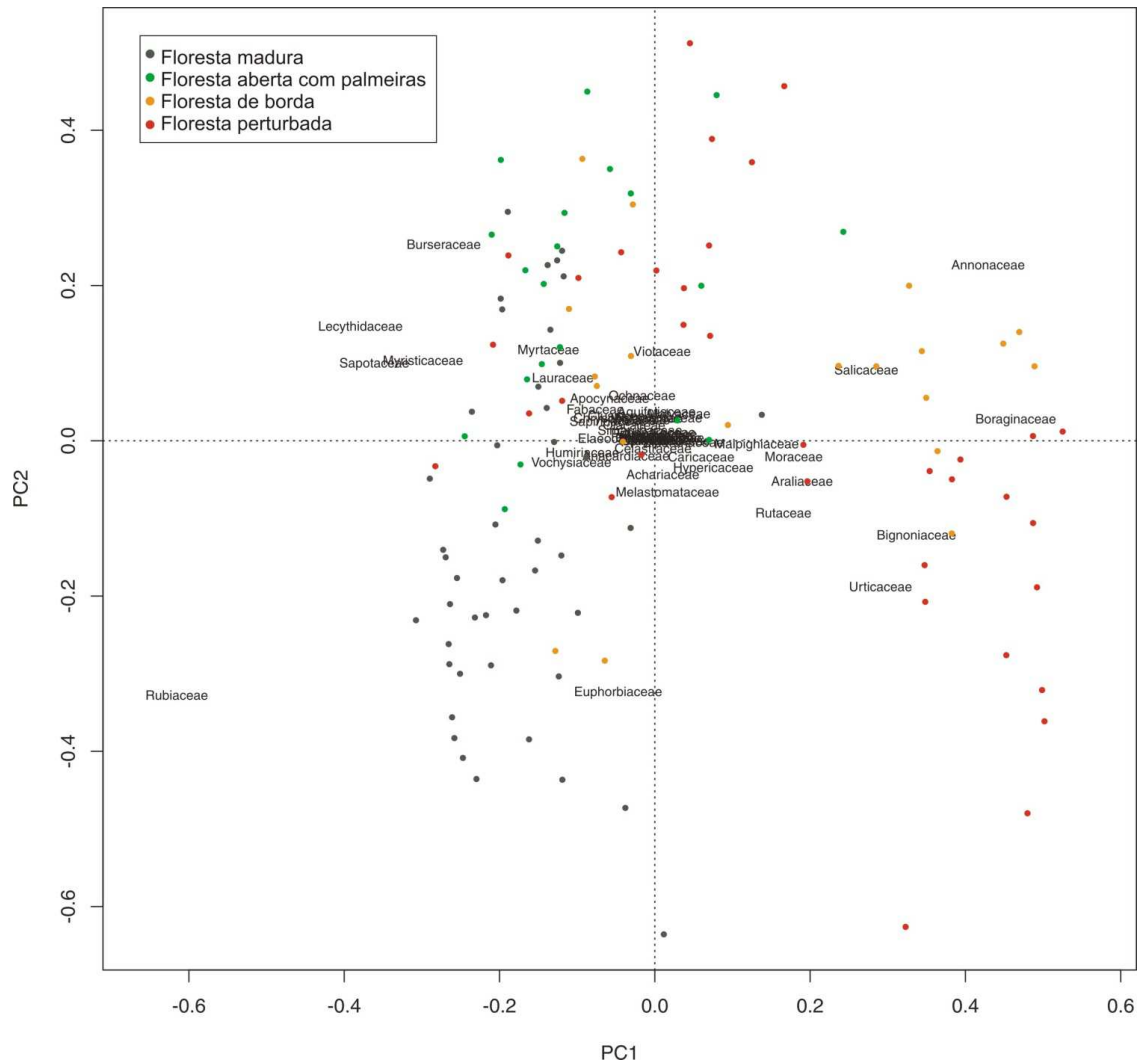


Figura 6: Gráfico de PCA de famílias de árvores em diferentes tipos florestais (PC1 explicou 24,56% e PC2 7,25% da variação). As famílias de árvores que se sobrepõem na parte central (cruzamento 0,0) são: Aquifoliaceae, Anacardiaceae, Apocynaceae, Caryocaraceae, Celastraceae, Chrysobalanaceae, Clusiaceae, Combretaceae, Connaraceae, Ebenaceae, Elaeocarpaceae, Fabaceae, Goupiaceae, Humiriaceae, Lamiaceae, Malvaceae, Meliaceae, Nyctaginaceae, Ochnaceae, Olaceaceae, Opiliaceae, Phyllanthaceae, Proteaceae, Putranjivaceae, Sapindaceae, Simarubaceae, Siparunaceae, Vochysiaceae.

A RDA permitiu explorar associações de habitats de espécies de palmeiras neste mosaico de florestas naturais e antropizadas (Figura 5). As abundâncias de espécies de palmeiras foram relacionadas às variáveis de estrutura da floresta e características do solo nos diferentes tipos florestais. A espécie *A. speciosa* ocorreu em condições ambientais distintas quando comparada com as outras espécies de palmeiras. Essa espécie foi mais relacionada com as florestas perturbada, de borda e aberta com

palmeiras, onde abertura do dossel, pH e quantidade de areia no solo foram maiores e áreas basais de árvores vivas e mortas foram menores. A espécie *Syagrus cocooides* não apresentou preferência a um tipo florestal em especial. As outras espécies de palmeiras, principalmente de sub-bosque, foram mais associadas com a floresta madura, com maiores valores de área basal de árvores vivas e matéria orgânica, K e P no solo, e de forma mais sutil, maiores valores também de N no solo, área basal de árvores mortas e abundância de lianas. *Bactris maraja* e *A. gynacanthum* foram as espécies mais relacionadas com a floresta madura. Outras associações com variáveis ambientais sem o efeito do tipo florestal na abundância das espécies de palmeiras podem ser observadas, como, por exemplo, maior quantidade de matéria orgânica no solo com a espécie *B. maraja* e maior conteúdo de K e P com a espécie *A. maripa*.

DISCUSSÃO

Comunidades de palmeiras nas florestas naturais e perturbadas

Espécies de palmeiras distribuíram-se diferentemente nos tipos florestais (naturais e perturbados) (Tabela 2, Figuras 3 e 5). Conforme esperado, a espécie *A. speciosa* foi abundante nas florestas aberta com palmeiras, de borda e perturbada (78 a 81% do total de indivíduos de palmeiras) (Figura 3). Algumas espécies de palmeiras são favorecidas por perturbações e são consideradas indicadores de perturbações antrópicas e naturais em florestas tropicais (ex. Anthelme *et al.* 2011, Clark *et al.* 1995, Svenning 1998), como a espécie *A. speciosa*. Florestas sucessionais com monodominância desta espécie são encontradas em outras regiões da Amazônia e do Brasil, onde florestas primárias foram desmatadas (May *et al.* 1985, Thales 2001). Altas taxas de sobrevivência e estabelecimento de indivíduos de *A. speciosa* em florestas abertas e perturbadas (por

exemplo, por corte e queima) são resultado de estratégias reprodutivas e de crescimento desta espécie como, por exemplo, alto recrutamento de plântulas, mudanças freqüentes na produção de sementes (Barot *et al.* 2005) e meristemas apicais resistentes ao fogo (Anderson, 1983).

Já a espécie de sub-bosque *S. cocoides* parece não ser favorecida ou prejudicada pelos diferentes tipos florestais neste mosaico, incluindo fragmentos de floresta perturbada (Figura 5). Em uma floresta tropical de baixio na Costa Rica, espécies de palmeiras (*Enterpe precatória*, *Iriartea deltoidea* e *Socratea exorrhiza*) da floresta madura também tiveram sucesso em se estabelecer em florestas secundárias (Norden *et al.* 2009). Isto sugere que florestas tropicais perturbadas fornecem refúgios para algumas das espécies de palmeiras da floresta madura e conseqüentemente para a fauna que depende de recursos das palmeiras.

Outras espécies, particularmente de sub-bosque, foram ausentes ou prejudicadas (ex. *B. acanthocarpa*, *B. maraja*, *B. oligocarpa*) em áreas perturbadas (florestas de borda e perturbada) (Tabela 2). Espécies de sub-bosque (a maioria das espécies neste estudo) apresentam fecundidade mais baixa e recrutamento limitado por conta da limitação de luz, enquanto que espécies de palmeiras de sub-dossel e dossel (ex. *A. speciosa* e *A. maripa*) são conhecidas por ter uma distribuição geográfica ampla e demandas ecológicas mais generalistas (Chazdon 1986, Svenning 2002).

A riqueza e a equitabilidade de espécies de palmeiras diminuíram da floresta madura em direção à floresta aberta com palmeiras, de borda e perturbada, neste mosaico de áreas naturais e antropizadas (Tabela 3 e Figura 2). Apesar da floresta aberta com palmeiras ser considerada um tipo florestal natural (IBGE 2012), a riqueza e a equitabilidade de espécies de palmeiras foram inferiores a da floresta madura e não

foram diferentes da floresta de borda e dos fragmentos de floresta perturbada (Tabela 3 e Figura 2). Estes padrões se devem à dominância de *A. speciosa* nas florestas abertas com palmeiras, de borda e perturbada. Algumas espécies de árvores são consideradas espécies oligárquicas, dominando em florestas na região amazônica, devido às suas tolerâncias à heterogeneidade ambiental, ao alto investimento e sucesso reprodutivo, além de habilidades de dispersão em longas distâncias (Pitman *et al.* 2001).

Heterogeneidade ambiental local, tipos florestais e relações espaciais

A partição da variação da RDA de abundância de espécies de palmeiras indicou que vários fatores ambientais e relações espaciais interagem determinando a distribuição de palmeiras em diferentes tipos florestais (Figuras 4 e 5). A maior parte dos efeitos dos tipos florestais e das variáveis ambientais foi estruturada pelo espaço (efeito da estrutura espacial sobre variáveis ambientais e tipos de floresta) (Figura 4). Deste modo, as variáveis ambientais também podem ser correlacionadas com a distância geográfica (Andersen *et al.* 2010).

As relações espaciais influenciaram fortemente a abundância de espécies de palmeiras nas comunidades neste mosaico de florestas naturais e perturbadas (Figura 4). A presença da estrutura espacial indica a importância de alguns processos ecológicos na comunidade de palmeiras. Por exemplo, variações puramente espaciais (que neste estudo representou 16%, Figura 4) na comunidade de palmeiras podem ser relacionadas aos fatores históricos e bióticos. Esses fatores podem ser interações inter e intra-específicas de espécies de palmeiras (ex. competição), quanto limitações reprodutivas ou de dispersão, que podem influenciar a estrutura espacial de distribuição de palmeiras (Andersen *et al.* 2010). Indicações de forte autocorrelação espacial na estrutura de

comunidades de palmeiras foram encontradas em diversos tipos de floresta tropical (Andersen *et al.* 2010, Normand *et al.* 2006, Svenning 2001b, Svenning *et al.* 2009, Vormisto *et al.* 2004b). Isto torna difícil distinguir a importância relativa da distância geográfica e das variáveis ambientais em comunidades de plantas (Jones *et al.* 2006, Andersen *et al.* 2010).

Apesar da forte influência das relações espaciais nos padrões e processos de distribuição de espécies de palmeiras, variáveis ambientais (de estrutura da floresta e características do solo) e tipos florestais (como florestas maduras, abertas com palmeiras, de borda e perturbada) foram fatores importantes nas associações de habitats para diferentes espécies de palmeiras na área de estudo (Figura 4). Por exemplo, *A. speciosa* teve maior associação com fragmentos de floresta perturbada, florestas de borda e aberta com palmeiras, como também com maiores valores de abertura do dossel, pH e quantidade de areia no solo e menores valores de áreas basais de árvores vivas e mortas (Figura 5). *Bactris maraja* e *A. gynacanthum* foram as espécies mais associadas com a floresta madura, onde a área basal de árvores vivas e matéria orgânica no solo foram maiores (Figura 5). Outras espécies de palmeiras foram associadas com florestas tropicais maduras e perturbadas (Svenning *et al.* 2004), destacando características de abertura do dossel e topografia como fatores que explicaram essas associações (Dalle *et al.* 2002).

Este estudo mostrou que a abertura do dossel foi maior nas florestas abertas com palmeiras, de borda e perturbada, onde a área basal de árvores vivas foi menor (Figura 5). Isso sugere que a maior disponibilidade de luz pode limitar populações de espécies de palmeiras de sub-bosque tolerantes a sombra (ex. *B. acanthocarpa* e *B. oligocarpa*) e beneficiar outras espécies de palmeiras (ex. *A. speciosa*). Em florestas tropicais, a

preferência de algumas espécies de palmeiras por florestas perturbadas pode ser consequência do aumento da disponibilidade de luz nestas florestas (Svenning 1998). Por outro lado, a variação espaço-temporal na escala fina da abertura do dossel pode limitar espécies de palmeiras de sub-bosque (Svenning 2002). Entretanto, em um estudo na floresta de terra firme na Amazônia em escala local, a abertura do dossel não foi relacionada com a riqueza de espécies de palmeiras, no entanto a abertura do dossel aumentou a abundância de palmeiras (Cintra *et al.* 2005). Mesmo assim, a disponibilidade de luz é considerada um importante fator na distribuição de espécies de palmeiras em escalas finas e pode influenciar o desempenho da maioria dos indivíduos de palmeiras, especialmente espécies de pequeno e médio porte de sub-bosque (Chazdon 1986, Svenning 2001a, Svenning 2002). Neste caso, a disponibilidade de luz pode ser ainda mais relevante para as comunidades de palmeiras na floresta de terra firme, dado que a maioria dos indivíduos e espécies de palmeiras ocorre no sub-bosque e são de médio a pequeno porte (Kahn & de Granville 1992).

Não apenas a maior abertura do dossel, mas também pH (que teve correlação negativa com Al e positiva com Ca, dado não apresentado) e quantidade de areia (que pode ser relacionada à quantidade de água disponível para as plantas) no solo foram importantes fatores que contribuíram para a abundância de *A. speciosa* nas florestas abertas com palmeiras, de borda e perturbada. Em contraste, características do solo como matéria orgânica, K e P foram relacionadas com a abundância de palmeiras, principalmente de espécies de sub-bosque, na floresta madura. Outros estudos em escala de paisagem mostraram que diferenças edáficas, como gradientes de solo, influenciaram a densidade e riqueza local de espécies de palmeiras (ex. Vormisto *et al.* 2000, 2004a). Estudos em florestas tropicais que examinaram a influência das propriedades químicas e físicas do solo em comunidades de palmeiras, geralmente

encontraram correlações entre distribuição de espécies de palmeiras e textura e/ou disponibilidade de cátions no solo (Clark *et al.* 1995, Costa *et al.* 2009, Poulsen *et al.* 2006, Vormisto *et al.* 2004a). No entanto, nenhum desses estudos reporta associações de habitats relacionados às características do solo estruturando comunidades de palmeiras em florestas maduras, abertas com palmeiras, de borda e perturbadas em floresta terra firme da Amazônia em escala fina, como observado neste estudo.

CONCLUSÕES

Este estudo trouxe elementos para o entendimento de padrões de distribuição e diversidade de espécies de palmeiras em relação às influências da heterogeneidade ambiental em um mosaico de áreas de florestas naturais e perturbadas. O efeito do espaço teve importante influência na comunidade de palmeiras na escala fina, o que pode ser relacionado a fatores históricos e bióticos (ex. dispersão de sementes). Além disso, concluiu-se que a heterogeneidade ambiental local em diferentes tipos florestais, como a estrutura da floresta (principalmente área basal de árvores vivas e abertura do dossel) e características do solo (destaque para pH, matéria orgânica, K, P e quantidade de areia) influenciaram a composição e abundância de espécies da comunidade de palmeiras.

Conforme esperado, espécies de palmeiras distribuíram-se diferentemente ao longo do mosaico de florestas naturais e perturbada em floresta de terra firme. *Attalea speciosa* foi abundante na floresta aberta com palmeiras, de borda e perturbada, e associada a maiores valores de abertura do dossel, pH e quantidade de areia no solo e menor área basal de árvores. Enquanto outras espécies de palmeiras, principalmente

espécies de sub-bosque, foram mais abundantes na floresta madura, onde a área basal de árvores vivas, matéria orgânica, K e P no solo foram maiores. Essa dominância de *A. speciosa* influenciou a abundância e diversidade de comunidades de palmeiras nesses tipos florestais, onde a floresta madura apresentou a maior riqueza e equitabilidade. Além disso, pequenas diferenças quanto às características do solo e estrutura da floresta entre as duas florestas naturais (madura e aberta com palmeiras) são associadas a um forte contraste na diversidade da comunidade de palmeiras. Deste modo, a heterogeneidade ambiental e as perturbações antrópicas influenciaram atributos das comunidades de palmeiras em escalas finas, como a abundância e a diversidade de espécies.

Não somente palmeiras são bons indicadores de perturbação da floresta, mas também são bons exemplos de como um grupo funcional responde às mudanças na heterogeneidade ambiental em paisagens naturais e antropizadas. Esse estudo sugere que abundância e diversidade de espécies em comunidades de palmeiras em um mosaico de florestas naturais e perturbadas foram em parte determinadas por associações de habitats de espécies, como tipo florestal e características ambientais, mas também por efeitos do espaço. Estas conclusões sobre fatores espaciais e ambientais em comunidades de palmeiras contribuem para o entendimento dos efeitos das perturbações antrópicas e ecossistemas florestais e fornece uma base para futuras práticas de conservação e novos conhecimentos ecológicos.

REFERÊNCIAS

- ANDERSEN, K. M., TURNER, B. L. & DALLING, J. W. 2010. Soil-based habitat partitioning in understory palms in lower montane tropical forests. *Journal of Biogeography* 37:278-292.

- ANDERSON, A. B. 1983. *The biology of Orbignya martiana (PALMAE), a tropical dry forest dominant in Brazil*. PhD. Dissertation. University of Florida. 186 pp.
- ANGELIS, C. F., FREITAS, C. C., VALERIANO, D. M. & DUTRA, L. V. 2002. Multitemporal analysis of land use/land cover JERS-1 backscatter in the Brazilian tropical rainforest. *International Journal of Remote Sensing* 23:1231-1240.
- ANTHELME, F., LINCANGO, J., GULLY, C., DUARTE, N. & MONTÚFAR, R. 2011. How anthropogenic disturbances affect the resilience of a keystone palm tree in the threatened Andean cloud forest? *Biological Conservation* 144:1059-1067.
- ARAGÃO, L. E. O. C. 2004. *Modelagem dos padrões temporal e espacial da produtividade primária bruta na região do Tapajós: Uma análise multi-escala*. Tese de doutorado. Instituto Nacional de Pesquisas Espaciais, São José dos Campos, SP. 283 pp.
- ARROYO-RODRIGUEZ, V., AGUIRRE, A., BENITEZ-MALVIDO, J., & MANDUJANO, S. 2007. Impact of rain forest fragmentation on the population size of a structurally important palm species: *Astrocaryum mexicanum* at Los Tuxtlas, Mexico. *Biological Conservation* 138:198–206.
- ASNER, G. P., BUSTAMANTE, M. C. M. & TOWNSEND, A. R. 2003. Scale dependence of biophysical structure in deforested areas bordering the Tapajós Nacional Forest, Central Amazon. *Remote Sensing of Environment* 87:507-520.
- ASNER, G. P., RUDEL, T. K., AIDE, T. M., DEFRIES, R. & EMERSON, R. 2009. A Contemporary Assessment of Change in Humid Tropical Forests. *Conservation Biology* 23:1386-1395.
- BAEZ, S. & BALSLEV, H. 2007. Edge effects on palm diversity in rain forest fragments in western Ecuador. *Biodiversity and Conservation* 16:2201-2211.
- BALÉE, W. 1988. Indigenous Adaptation to Amazonian Palm Forest. *Principes* 32:47-54.
- BAROT, S., MITJA, D., MIRANDA, I., MEIJA, G. D. & GRIMALDI, M. 2005. Reproductive plasticity in an Amazonian palm. *Evolutionary Ecology Research* 7:1-15.
- BENÍTEZ-MALVIDO, J. & MARTÍNEZ-RAMOS, M. 2003. Impact of Forest Fragmentation on Understory Plant Species Richness in Amazonia. *Conservation Biology* 17:389-400.
- CHAZDON, R. L. 1986. Light variation and carbon gain in rain forest understorey palms. *Journal of Ecology* 74:995–1012.
- CHAZDON, R. L. 2003. Tropical forest recovery: legacies of human impact and natural disturbances. *Perspectives In Plant Ecology, Evolution and Systematics* 6:51-71
- CHAZDON, R. L., PERES, C. A., DENT, D., SHEIL, D., LUGO, A. E., LAMB, D., STORK, N. E. & MILLER, S. E. 2009. The Potential for Species Conservation in Tropical Secondary Forests. *Conservation Biology* 23:1406-1417.

- CINTRA, R., XIMENES, A. C., GONDIM, F. R. & KROPF, M. S. 2005. Forest spatial heterogeneity and palm richness, abundance and community composition in Terra Firme forest, Central Amazon. *Revista Brasileira de Botânica*. 28:75-84.
- CLARK, D. A., CLARK, D. B., SANDOVAL, R. M. & CASTRO, M. V. 1995. Edaphic and human effects on landscape-scale distributions of tropical rain forest palms. *Ecology*. 76:2581-2594.
- COE, M. T., MARTHEWS, T. R., COSTA, M. H., GALBRAITH, D. R., GREENGLASS, N. L., IMBUZEIRO, H. M., LEVINE, N. M., MALHI, Y., MOORCROFT P. R. MUZA, M. N., POWELL, T. L. SALESKA, S. R., SOLORZANO, L. A. & WANG, J. 2013. Deforestation and climate feedbacks threaten the ecological integrity of south–southeastern Amazonia. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 368:1-9.
- COLWELL, R. K., MAO, X. C. & CHANG, J. 2004. Interpolating, extrapolating, and comparing incidence-based species accumulation curves. *Ecology* 85:2717-2727.
- COSTA, F. R. C., GUILLAUMET, J. L., LIMA, A. P. & PEREIRA, O. S. 2009. Gradients within gradients: The mesoscale distribution patterns of palms in a central Amazonian forest. *Journal of Vegetation Science*. 20:69-78.
- DALLE, S. P., LÓPEZ, H., DÍAZ, D., LEGENDRE, P. & POTVIN, C. 2002. Spatial distribution and habitats of useful plants: an initial assessment for conservation on an indigenous territory, Panama. *Biodiversity and Conservation* 11:637-667.
- DAVIDSON, E. A., DE ARAÚJO, A. C., ARTAXO, P., BALCH, J. K., BROWN, I. F., BUSTAMANTE, M. M. C., COE, M. T., DEFIRES, R. S., KELLER, M., LONGO, M., MUNGER, J. W., SCHROEDER, W., SOARES-FILHO, B. S., SOUZA JR, C. M. & WOFSY, S. C. 2012. The Amazon basin in transition. *Nature* 481:321-332.
- DEFRIES, R. S., FOLEY, J. A. & ASNER, G. P. 2004. Land-use choices: balancing human needs and ecosystem function. *Frontiers in Ecology and the Environment* 2:249-257.
- DRAY, S., LEGENDRE, P. & PERES-NETO, P. R. 2006. Spatial modelling: a comprehensive framework for principal coordinate analysis of neighbour matrices (PCNM). *Ecological Modelling* 196:483-493.
- EISERHARDT, W. L., SVENNING, J. C., KISSLING, W. D. & BALSLEV, H. 2011. Geographical ecology of the palms (Arecaceae): determinants of diversity and distributions across spatial scales. *Annals of Botany* 108:1391-1416.
- ESPÍRITO-SANTO, F. D. B., SHIMABUKURO, Y. E., ARAGÃO, L. E. O. C. & MACHADO, E. L. M. 2005. Análise da composição florística e fitossociológica da floresta nacional do Tapajós com o apoio geográfico de imagens de satélite. *Acta Amazonica* 35:155-173.

- FOLEY, J. A., ASNER, G. P., COSTA, M. H., COE, M. T., DEFRIES, R., GIBBS, H. K., HOWARD, E. A., OLSON, S., PATZ, J., RAMANKUTTY, N. & PETER SNYDER, S. 2007. Amazonia revealed: forest degradation and loss of ecosystem goods and services in the Amazon Basin. *Frontiers in Ecology and the Environment* 5:25-32.
- FRAZER, G. W., CANHAM, C. D. & LERTZMAN, K. P. 1999. *Gap Light Analyzer (GLA): Imaging software to extract canopy structure and gap light transmission indices from true-colour fisheye photographs. Users Manual and Program Documentation, Version 2.0*. Simon Fraser University, Burnaby, British Columbia, Canada, Institute of Ecosystem Studies, Millbrook, New York, USA. 36 pp.
- FROLKING, S., HAGEN, S., MILLIMAN, T., PALACE, M., SHIMBO, J. Z. & FAHNESTOCK, M. 2012. Detection of large-scale forest canopy change in pan-tropical humid forests 2000–2009 with the SeaWinds Ku-band scatterometer. *IEEE Transactions on Geoscience and Remote Sensing* 50 2603-17.
- GODINEZ-DOMINGUEZ, E. & FREIRE J. 2003. Information-theoretic approach for selection of spatial and temporal models of community organization. *Marine Ecology-Progress Series* 253:17-24.
- GOTELLI, N. J. & COLWELL, R. K. 2001. Quantifying biodiversity: procedures and pitfalls in the measurement and comparison of species richness. *Ecology Letters* 4:379-391.
- GOTELLI, N. J. & GRAVES, G. R. 1996. *Null Models in Ecology*. Smithsonian Institution Press, Washington, DC, U.S.A. 368 pp.
- HENDERSON, A. 1995. *The palms of the Amazon*. Oxford University Press, Oxford, UK. 362 pp.
- HURLBERT, S. H. 1971. The nonconcept of species diversity: a critique and alternative parameters. *Ecology* 52:577–586.
- IBAMA. 2004. *Floresta Nacional do Tapajós. Plano De Manejo. Volume I - Informações Gerais*. 580 pp.
- IBGE. 2012. *Manuais Técnicos em Geociências. Número 1. Manual Técnico da Vegetação Brasileira*. IBGE, Rio de Janeiro. 275 pp.
- INPE. 2013. *Taxas anuais de desflorestamento na Amazonia Legal*. São José dos Campos, São Paulo. Available from http://www.obt.inpe.br/prodes/prodes_1988_2012.htm (accessed April 2013).
- JONES, M. M., TUOMISTO, H., CLARK, D. B. & OLIVAS, P. 2006. Effects of mesoscale environmental heterogeneity and dispersal limitation on floristic variation in rain forest ferns. *Journal of Ecology* 94:181-195.
- KAHN, F. 1986. Life Forms of Amazonian Palms in Relation to Forest Structure and Dynamics. *Biotropica* 18:214-218.

- KAHN, F. & DE GRANVILLE, J. J. 1992. *Palms in Forest Ecosystems of Amazonia*. Springer-Verlag, Berlin. 214 pp.
- KELLER, M., PALACE, M & HURTT, G. 2001. Biomass estimation in the Tapajos National Forest, Brazil. Examination of sampling and allometric uncertainties. *Forest Ecology and Management*. 154:371-382.
- KELLER, M., ALENCAR, A., ASNER, G., BRASWELL, B., BUSTAMANTE, M., DAVIDSON, E., FELDPAUSCH, T., FERNANDES, E., GOULDEN, M., KABAT, P., KRUIJT, B., LUIZÃO, F., MILLER, S., MARKEWITZ, D., NOBRE, A. D., NOBRE, C. A., PRIANTE FILHO, N., ROCHA, H., DIAS, P. S., RANDOW, C. V. & VOURLITIS, G. L. 2004. Ecological Research in the Large-Scale Biosphere-Atmosphere Experiment in Amazonia: Early Results. *Ecological Applications* 14:S3-S16.
- KRISTIANSEN, T., SVENNING, J. C., GRANDEZ, C., SALO, J. & BALSLEV, H. 2009. Commonness of Amazonian palm (Arecaceae) species: cross-scale links and potential determinants. *Acta Oecologica-International Journal of Ecology* 35:554-562.
- LEGENDRE, P. & GALLAGHER, E. 2001. Ecologically meaningful transformations for ordination of species data. *Oecologia* 129:271-280.
- LEGENDRE, P. & LEGENDRE, L. 1998. *Numerical Ecology*. Elsevier Science, Amsterdam. 853 pp.
- MALHI, Y., ROBERTS, J. T., BETTS, R. A., KILLEEN, T. J., LI, W. & NOBRE, C. A. 2008. Climate change, deforestation, and the fate of the Amazon. *Science* 319, 169–172.
- MAY, P. H., ANDERSON, A. B. & BALICK, M. J. 1985. Subsistence Benefits from the Babassu Palm (*Orbignya martiana*). *Economic Botany* 39:113-129.
- MONTÚFAR, R., ANTHELME, F., PINTAUD, J. C. & BALSLEV, H. 2011. Disturbance and Resilience in Tropical American Palm Populations and Communities. *The Botanical Review* 77:426-461.
- NEPSTAD, D. C., VERISSIMO, A., ALENCAR, A., NOBRE, C., LIMA, E., LEFEBVRE, P., SCHLESINGER, P., POTTER, C., MOUTINHO, P., MENDOZA, E., COCHRANE, M. & BROOKS, V. 1999. Large-scale impoverishment of Amazonian forests by logging and fire. *Nature* 398:505–08.
- NEPSTAD, D. C., STICKLER, C. M., SOARES-FILHO, B., MERRY, F. 2008. Interactions among Amazon land use, forests and climate: prospects for a near-term forest tipping point. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 363:1737–1746.
- NEPSTAD, D., CARVALHO, G., BARROS, A. C., ALENCAR, A., CAPOBIANCO, J. P., BISHOP, J., MOUTINHO, P., LEFEBVRE, P., SILVA JR., U. L. & PRINS, E. 2001. Road paving, fire regime feedbacks, and the future of Amazon forests. *Forest ecology and management* 154:395-407.

- NORDEN, N., CHAZDON, R. L., CHAO, A., JIANG, Y. H. & VILCHEZ-ALVARADO, B. 2009. Resilience of tropical rain forests: tree community reassembly in secondary forests. *Ecology Letters* 12:385-394.
- NORMAND, S., VORMISTO, J., SVENNING, J. C., GRÁNDEZ, C. & BALSLEV, H. 2006. Geographical and environmental controls of palm beta diversity in paleo-riverine terrace forest in Amazonian Peru. *Plant Ecology* 186:161-176.
- OKSANEN, F. J., BLANCHET, G., KINDT, R., LEGENDRE, P., MINCHIN, P. R., O'HARA, R. B., SIMPSON, G. L., SOLYMOS, P., STEVENS, M. H. H. & WAGNER, H. 2013. *Vegan: Community Ecology Package*. R package version 2.0-7. <http://CRAN.R-project.org/package=vegan>.
- OLSZEWSKI, T. D. 2004. A unified mathematical framework for the measurement of richness and evenness within and among multiple communities. *Oikos* 104:377-387.
- PAROTTA, J. A., FRANCIS, J. K., ALMEIDA, R. R. 1995. *Trees of the Tapajós: a photographic field guide*. General technical report IITF-1. United States Department of Agriculture, Rio Piedras, Puerto Rico. 370 pp.
- PERES, C. A. 1994. Composition, density, and fruiting phenology of arborescent palms in an Amazonian *Terra Firme* forest. *Biotropica* 26:285-294.
- PERES-NETO, P. R., LEGENDRE, P., DRAY, S. & BORCARD, D. 2006. Variation partitioning of species data matrices: estimation and comparison of fractions. *Ecology* 87:2614-2625.
- PITMAN, N. C. A., TERBORGH, J. W., SILMAN, M. R., NUÑEZ, P., NEILL, D. A., CERÓN, C. E., PALACIOS, W. A. & AULESTIA, M. 2001. Dominance and distribution of tree species in upper Amazonian terra firme forests. *Ecology* 82:2101-2117.
- POULSEN, A. D., TUOMISTO, H. & BALSLEV, H. 2006. Edaphic and floristic variation within a 1-ha plot of lowland Amazonian rain forest. *Biotropica* 38:468-478.
- ROSA, I. M. D., SOUZA JR, C. & EWERS, R. M. 2012. Changes in Size of Deforested Patches in the Brazilian Amazon. *Conservation Biology* 26:932-937.
- SCARIOT, A. 1999. Forest fragmentation effects on palm diversity in central Amazonia. *Journal of Ecology* 87: 66-76.
- SCHULZE, C. H., WALTERT, M., KESSLER, P. J. A., PITOPANG, R., SHAHABUDDIN, VEDDELER, D., MUHLENBERG, M., ROBBERT GRADSTEIN, LEUSCHNER, C., STEFFAN-DEWENTER, I. & TSCHARNTKE, T. 2004. Biodiversity indicator groups of tropical land-use systems: comparing plants, birds, and insects. *Ecological Applications* 14:1321-1333.
- SILVER, W. L., NEFF, J., MCGRODDY, M., VELDKAMP, E., KELLER, M. & COSME, R. 2000. Effects of soil texture on belowground carbon and nutrient storage in a lowland Amazonian forest ecosystem. *Ecosystems* 3:193-209.

- SVENNING, J. C. 1998. The effect of land-use on the local distribution of palm species in an Andean rain forest fragment in northwestern Ecuador. *Biodiversity and Conservation* 7:1529-1537.
- SVENNING, J. C. 2001a. On the Role of Microenvironmental Heterogeneity in the Ecology and Diversification of Neotropical Rain-Forest Palms (Arecaceae). *The Botanical Review*. 67:1-53.
- SVENNING, J. C. 2001b. Environmental Heterogeneity, Recruitment Limitation and Mesoscale Distribution of Palms in a Tropical Montane Rain Forest (Maquipucuna, Ecuador). *Journal of Tropical Ecology* 17:97-113.
- SVENNING, J. C. 2002. Crown illumination limits the population growth rate of a Neotropical understorey palm (*Geonoma macrostachys*, Arecaceae). *Plant Ecology* 159:185-199.
- SVENNING, J. C., KINNER, D. A., STALLARD, R. F., ENGELBRECHT, B. M. J. & WRIGHT, S. J. 2004. Ecological determinism in plant community structure across a tropical forest landscape. *Ecology* 85:2526-2538.
- SVENNING, J. C., HARLEV, D., SORENSEN, M. & BALSLEV, H. 2009. Topographic and spatial controls of palm species distributions in a montane rain forest, southern Ecuador. *Biodiversity and Conservation* 18:219–228.
- THALES, M. C. 2001. *Imagem fração sombra na caracterização e mapeamento de babaçu (Attalea speciosa Mart ex Spreng.) em área de floresta*. Dissertação de Mestrado. Instituto Nacional de Pesquisas Espaciais, São José dos Campos, SP. 140 pp.
- VORMISTO, J. 2002. Palms as rainforest resources: How evenly are the distributed in Peruvian Amazonia? *Biodiversity and Conservation* 11:1025-1045.
- VORMISTO, J., PHILLIPS, O., RUOKOLAINEN, K., TUOMISTO, H. & VÁSQUEZ, R. 2000. A comparison of fine-scale distribution patterns of four plant groups in an Amazonian rainforest. *Ecography* 23:349-359.
- VORMISTO, J., TUOMISTO, H. & OKSANEN, J. 2004a. Palm distribution patterns in Amazonian rainforests: What is the role of topographic variation? *Journal of Vegetation Science* 15:485-494.
- VORMISTO, J., SVENNING, J. C., HALL, P. & BALSLEV, H. 2004b. Diversity and dominance in palm (Arecaceae) communities in *terra firme* forests in the western Amazon basin. *Journal of Ecology* 92:577-588.

CAPÍTULO 2

Estrutura e padrões espaciais de populações de palmeiras em florestas naturais e perturbadas na região do Tapajós, Amazônia

Perturbações antrópicas, como o desmatamento, a destruição e a fragmentação de habitats, afetam o desempenho e a abundância de espécies de plantas em florestas tropicais, influenciando a biodiversidade, as funções e os serviços ecossistêmicos (por exemplo, conservação de solo, estoque de biomassa, regulação climática, ciclos biogeoquímicos, controle de populações de vetores de doenças) (Foley *et al.* 2007). Apesar do aumento de perturbações antrópicas e da regeneração de florestas tropicais (Chazdon 2012), pouco se sabe sobre os possíveis efeitos, positivos ou negativos, destas florestas perturbadas na conservação e restauração de populações de plantas tropicais (Norden *et al.* 2009). Sabe-se que populações de plantas respondem de formas diferenciadas à heterogeneidade ambiental causada por perturbações antrópicas.

Algumas espécies de palmeiras em florestas tropicais têm se mostrado indicadoras de perturbações antrópicas (ex. fragmentação florestal, corte seletivo de madeira, efeito de borda, mudanças do uso da terra) (Anthelme *et al.* 2011, Baez & Balslev 2007, Clark *et al.* 1995, Scariot 1999, Svenning 1998). Ao mesmo tempo, perturbações antrópicas podem modificar a produção e qualidade de frutos das palmeiras (Schroth 2004), como também reduzir o tamanho das sementes pela ausência de dispersores de grande porte e, conseqüentemente, trazer implicações no recrutamento e dinâmica das populações de palmeiras em florestas tropicais (Galetti *et al.* 2013).

Estudos sobre o efeito da fragmentação florestal em palmeiras têm encontrado resultados variados entre espécies e estádios de vida de palmeiras, principalmente em relação às plântulas, mais suscetíveis à fragmentação florestal (Benítez-Malvido &

Martínez-Ramos 2003, Scariot 1999, Souza & Martins 2002). A diminuição da produção e dispersão de sementes, o aumento da predação de sementes e plântulas e o declínio no número e na qualidade de habitats adequados podem reduzir o recrutamento de plântulas nos fragmentos (Scariot 1999). Além disso, há uma tendência de mortalidade das palmeiras e conseqüentemente redução da densidade de palmeiras adultas nas bordas dos fragmentos (Baez & Balslev 2007). Desse modo, populações de palmeiras (ex. *Astrocaryum mexicanum*) podem ser reduzidas pela perda de habitats, fragmentação e efeitos de borda (Arroyo-Rodríguez *et al.* 2007). Por outro lado, altas densidades de palmeiras nos fragmentos florestais podem ser resultado destas perturbações e de dispersão de sementes em áreas favorecidas. Por exemplo, algumas espécies do gênero *Attalea*, com baixa frequência de fogo, podem aumentar a fecundidade, se desenvolver em clareiras, e aproveitar a disponibilidade de nutrientes depois da queimada (Almeida & Galetti 2007, Souza & Martins 2004). Outras espécies de palmeiras se beneficiam do efeito de borda em fragmentos, como a população de *Oenocarpus bacaba* com o aumento da densidade de indivíduos jovens nestes habitats perturbados (Brum *et al.* 2008). Dessa maneira, a fragmentação florestal e o efeito de borda também alteram a estrutura e dinâmica de populações de palmeiras, devido às alterações na estrutura da floresta e na distribuição de dispersores e polinizadores (Montúfar *et al.* 2011).

Sabe-se que espécies de palmeiras também respondem de forma particular às características de microhabitats. A heterogeneidade do dossel, por exemplo, influencia a variação da disponibilidade de luz na floresta, que por sua vez afeta a distribuição e dinâmica de populações de palmeiras nas florestas tropicais (Chazdon 1986, Eiserhardt *et al.* 2011, Kahn 1986, Kahn & de Granville 1992, Svenning 1999b, 2000, 2001b).

Análises dos padrões espaciais de populações de espécies de palmeiras em escalas finas ($<10^3$ m) podem contribuir com informações sobre as relações e processos entre a dinâmica das populações de plantas, heterogeneidade ambiental, e interações bióticas, como a competição e dispersão (Barot *et al.* 1999). Um conjunto de fatores ambientais (ex. intensidade de luz, disponibilidade de água), reprodutivos (ex. polinização, dispersão de sementes), de interações bióticas (ex. competição) e estocásticos (variações aleatórias) pode influenciar as formas de distribuição das espécies de plantas e seus indivíduos. Informações sobre o grau em que as plantas são agregadas ou dispersas contribuem para o entendimento de como a espécie utiliza os recursos, como ela é usada como um recurso e a sua biologia reprodutiva (Condit *et al.* 2000). Ao mesmo tempo, padrões espaciais de populações de palmeiras podem refletir o histórico de perturbações antrópicas (Souza & Martins 2002).

Existem vários métodos de investigação dos padrões espaciais de distribuição de populações de plantas (Hay *et al.* 2000, Perry *et al.* 2006). O desafio destes métodos está em relacioná-los com processos ecológicos (Perry *et al.* 2006) e interações com diferentes mecanismos (He *et al.* 1997). Esses métodos são escolhidos de acordo com as escalas espaciais, populações, espécies e processos que se pretende investigar. Como a estrutura espacial é dependente da escala de observação, a escolha da escala depende do processo ecológico que pretende ser estudado (Perry *et al.* 2006). Dados em escalas mais finas podem fornecer medidas de interpretação da estrutura espacial local das populações de palmeiras, dos efeitos da heterogeneidade ambiental e dos processos ecológicos relacionados.

No presente estudo, três espécies de palmeiras arborescentes e hábito solitário [*Attalea speciosa* (babaçu), *Attalea maripa* (inajá), e *Oenocarpus distichus* (bacaba)] foram selecionadas para investigar como as estruturas e os padrões espaciais de populações de

palmeiras, considerando os seus diferentes estádios de vida (plântulas, indivíduos jovens e adultos), respondem à heterogeneidade ambiental ao longo de um mosaico de florestas naturais e perturbadas, em uma floresta de terra firme na região norte da FLONA do Tapajós, Amazônia. Essas espécies foram escolhidas por sua abundância, ampla distribuição na região amazônica e seu potencial econômico. O mosaico estudado apresenta os seguintes tipos florestais: floresta madura, floresta aberta com palmeiras, floresta de borda (com a rodovia BR-163) e fragmentos de floresta perturbada localizados em propriedade particular, fora do perímetro da FLONA (descrição dos tipos florestais apresentada na Tabela 1, Capítulo 1).

As perguntas e hipóteses de pesquisa do presente capítulo são:

(1) Como populações de três diferentes espécies de palmeiras arborescentes (*A. speciosa*, *A. maripa* e *O. distichus*) estruturam-se [abundância dos estádios de vida (plântulas, jovens e adultos)] nos diferentes tipos florestais (naturais e perturbadas)?

- As abundâncias dos estádios de vida (plântula, jovem e adulto) das populações das três espécies de palmeiras arborescentes diferem entre os tipos de floresta, sendo os estádios de vida iniciais (plântulas e jovens) das duas espécies de palmeiras do gênero *Attalea* (abundantes em áreas de perturbação antrópica na Amazônia) mais abundantes nas florestas de borda e perturbada. Já a abundância dos estádios de vida da espécie *O. distichus* (de ocorrência mais restrita na região amazônica) é maior na floresta madura e menor nestes dois tipos florestais perturbados.

(2) Quais características de estrutura da floresta (% de abertura do dossel, densidade de árvores, área basal de árvores vivas e mortas, abundância de liana)

influenciam a abundância de plântulas, jovens e adultos das três espécies selecionadas?

- Características da estrutura da vegetação, que favorecem a maior entrada de luz na floresta (maior abertura do dossel, menor área basal de árvores vivas, maior área basal de árvores mortas), são relacionadas com a abundância de indivíduos, principalmente de estádios iniciais (plântulas e jovens), destas populações de palmeiras.

(3) Como se apresentam os padrões espaciais (distribuição e associação espacial) das populações de palmeiras nos diferentes tipos de floresta neste mosaico?

- Como as estratégias de história de vida (ex. tamanho do fruto, dispersão e predação de sementes) são diferentes entre as três espécies de palmeiras arborescentes, a distribuição espacial difere entre espécies, estádios de vida e escalas espaciais nos diferentes tipos florestais.

- Os estádios de vida iniciais (plântulas e jovens) das populações de palmeiras apresentam distribuição espacial agrupada, enquanto que adultos apresentam distribuição aleatória. No entanto, agrupamentos de plântulas e indivíduos jovens de *A. speciosa* são mais intensos do que das outras duas espécies de palmeiras, o que pode ser relacionado com as limitações de dispersão e predação dos grandes e pesados frutos desta espécie.

- Os estádios de vida das três espécies de palmeiras estão espacialmente associados, onde plântulas e indivíduos jovens estão associados à presença de adultos.

(4) Plântulas das três espécies de palmeiras arborescentes competem entre si neste mosaico de florestas naturais e perturbada?

- Plântulas das três espécies de palmeiras arborescentes apresentam associação espacial de repulsão devido à competição por recursos e espaço.

Desse modo, pretende-se investigar se a estrutura e os padrões espaciais destas populações de palmeiras diferem e são impactadas neste mosaico de heterogeneidade ambiental, de florestas naturais e perturbadas, em áreas protegidas e particulares. Além de contribuir para o conhecimento da história natural destas espécies, o entendimento da estrutura e dos padrões espaciais das populações de palmeiras e suas respostas frente às florestas perturbadas podem auxiliar na compreensão de fatores, mecanismos e processos que controlam as populações de palmeiras na região amazônica.

MÉTODOS

Área de estudo

Este estudo foi conduzido em uma floresta de terra firme (não inundada), na região norte da Floresta Nacional do Tapajós (FLONA do Tapajós), na parte leste da Floresta Amazônica, no Estado do Pará (54°58' W – 54°54' W, 2°50' - 2°52'S) (Figura 1). A FLONA Tapajós é uma área protegida de 545.000 ha formada por uma variedade de tipos florestais, desde florestas de terra firme a florestas de baixios (IBAMA 2004).

Espírito-Santo *et al.* (2005), a partir de uma análise da composição florística e fitossociológica da FLONA do Tapajós, identificaram três padrões fitogeográficos predominantes: (1) porção norte, com dominância do *A. speciosa*; (2) porção central, caracterizada por uma floresta densa, com similaridade de espécies entre o alto e baixo platô; e (3) porção sul, região com alta diversidade florística e frequência de palmeiras como *Astrocaryum gynacanthum*, *Astrocaryum vulgare*, *A. maripa*, entre outras, exceto a *A. speciosa*. Dois

tipos de floresta ombrófila, localizados na porção norte da FLONA, foram selecionados para este estudo: a floresta ombrófila densa com árvores emergentes e floresta aberta com palmeiras (IBAMA 2004) (descrição apresentada na Tabela 1, Capítulo 1). Esses dois tipos florestais estão localizados em áreas sedimentares em platô laterítico, com altitudes que variam de 160 a 220 m. Os solos neste platô são predominantemente Latossolos e Argissolos (Silver *et al.* 2000). A FLONA está localizada na bacia hidrográfica do Tapajós, na região do baixo Tapajós. A temperatura média anual é de 25° C, a umidade relativa é de 85%, e a média de precipitação anual é de 1920 mm (Parrota *et al.* 1995). A região apresenta duas estações bem definidas, com a estação chuvosa entre dezembro e junho e a estação seca de julho a novembro (Angelis *et al.* 2002).

As espécies de palmeiras estudadas

As três espécies de palmeiras apresentam estipe solitário e ocorrem no sub-dossel e dossel em uma variedade de habitats na Amazônia, possuindo alta plasticidade, tanto em florestas de baixios quanto em terra firme (Henderson 1995). Por produzir grandes inflorescências e, conseqüentemente, muitos frutos ao longo do ano, palmeiras arborescentes como as do gênero *Attalea* e *Oenocarpus* são consideradas um recurso-chave para muitas espécies, particularmente animais frugívoros (Henderson 1995). Após a fusão dos quatro gêneros *Attalea*, *Maximiliana*, *Orbignya* e *Scheelea*, *Attalea speciosa* Mart. ex Spreng. tornou-se a nomenclatura atual de *Orbignya phalerata* Mart., assim como *Maximiliana maripa* para *Attalea maripa* (Aubl.) Mart. (Henderson 1995). Na literatura, vários trabalhos foram encontrados com maior número de informações econômicas e biológicas sobre a espécie *A. speciosa* em relação às duas outras espécies, conforme descrito abaixo.

Attalea speciosa Mart. ex Spreng (babaçu)

A espécie *A. speciosa* (Figura 7) é uma espécie comum e abundante em áreas com perturbação antrópica na Amazônia (Henderson 1995), podendo formar florestas monodominantes (Barot *et al.* 2005, Thales 2001), principalmente na porção sul da bacia Amazônica (May *et al.* 1985). Também ocorre em florestas primárias e em diversas condições edáficas e climáticas (Anderson 1983, Barot *et al.* 2005). Estima-se que florestas oligárquicas de babaçu ocorrem em 20 milhões de hectares no Brasil (May *et al.* 1985, Peters *et al.* 1989). Entre os recursos provindos de *A. speciosa* utilizados pelas comunidades humanas amazônicas destaca-se a produção de óleo a partir das sementes (Peters *et al.* 1989) para uso doméstico, comercial e industrial (May *et al.* 1985). Seus frutos também são utilizados para carvão e suas folhas para artesanato, cestarias e construção de casas e telhados (May *et al.* 1985).



Figura 7: Indivíduos adultos de *A. speciosa* em uma propriedade particular, vizinha a FLONA do Tapajós, município de Belterra (PA). Foto: Julia Z. Shimbo em 2011.

Essa espécie atinge altura máxima de aproximadamente 35 m. Os indivíduos são hermafroditas, apresentando flores fêmeas e machos, mas com inflorescências separadas (Barot *et al.* 2005). O pico do período de florescimento e emissão de novas folhas ocorre na estação chuvosa e de frutificação na estação seca (Anderson 1983, Anderson *et al.* 1988). A polinização é cruzada e predominantemente pelo vento e por besouros (*Mystrops* sp.), apesar da presença de uma variedade de outros insetos visitantes (Anderson 1983, Anderson *et al.* 1988). Seus frutos apresentam de 3 a 6 sementes, medem de 6,6 a 12,5 cm de comprimento e 3,7 a 9,9 cm de diâmetro (Henderson *et al.* 1995), podendo pesar até 400 g (Lorenzi *et al.* 2010). Desse modo, seus frutos são dispersos principalmente por gravidade, além de roedores em pequenas distâncias, macacos e humanos que podem dispersar a longas distâncias (Anderson 1983). Além disso, a arara azul pode abrir o fruto para se alimentar das sementes (Munn *et al.* 1989-90 *apud* Henderson *et al.* 1995). Também é provável que seus frutos tenham sido dispersos por grandes mamíferos já extintos da mega fauna pleistocênica (ex. preguiças gigantes) que podem ter contribuído para a evolução do espesso endocarpo, o que torna difícil a dispersão de sementes por mamíferos atuais (Anderson 1983). A predação dos frutos é realizada por larvas de bruquídeos, que acessam a semente pelos poros de germinação (Anderson 1983).

A germinação das sementes de *A. speciosa* ocorre após três meses e pode ser mais lenta em ambiente sombreado (Anderson 1983). Indivíduos sem estipe podem permanecer em altas densidades no sub-bosque na floresta por mais de 50 anos, enquanto que indivíduos de *A. speciosa* podem persistir na floresta por 184 anos (Anderson 1983). A taxa de sobrevivência de indivíduos desta espécie após o corte e queima é alta, devido a proteção do meristema apical (localizado abaixo do solo) durante os estádios iniciais de indivíduos acaules (Anderson 1983, May *et al.* 1985, Barot *et al.* 2005). Essas características contribuem para que a espécie *A. speciosa* possa dominar em paisagens amazônicas

antropizadas como resultado da sua adaptação e persistência a um amplo gradiente de perturbações e condições ecológicas (Anderson 1983).

***Attalea maripa* (Aubl.) Mart. (inajá)**

A espécie *A. maripa* (inajá) (Figura 8) também tem ampla ocorrência na região amazônica, podendo ser abundante em florestas perturbadas (Henderson 1995). Após o corte e queima da floresta, bancos de sementes dormentes de *Attalea* podem germinar, colonizando esses habitats perturbados (Henderson 2002). As folhas desta espécie podem ser utilizadas para construções de casas (Henderson 1995, Henderson *et al.* 1995). O palmito e os frutos podem ser utilizados como alimento (Henderson 1995, Lorenzi *et al.* 2010), além do óleo extraído das sementes (Lorenzi *et al.* 2010) e o sal extraído da queima dos frutos (Henderson 1995).



Figura 8: Indivíduo adulto de *A. maripa* em uma clareira na FLONA do Tapajós, município de Belterra (PA). Foto: Julia Z. Shimbo em 2011.

Esta espécie pode atingir uma altura máxima de aproximadamente 35 m (Kahn & de Granville 1992). Seus frutos podem medir de 4 a 6 cm de comprimento e 2 a 3 cm de

diâmetro, contendo 2 a 3 sementes (Henderson 1995, Henderson *et al.* 1995). Com mesocarpo suculento e aromático (Lorenzi *et al.* 2010), seus frutos representam uma importante fonte de recurso tanto para a comunidade de vertebrados dispersores quanto de invertebrados predadores (Fragoso 1997). Roedores, queixadas, catetos, veados e primatas se alimentam da polpa do fruto de *A. maripa* e dispersam suas sementes a curtas distâncias (5 metros da planta-mãe). Já as antas (*Tapirus terrestris*) são consideradas dispersores de longas distâncias (2 km), comendo o fruto inteiro (Fragoso 1997). Assim como a espécie *A. speciosa*, a *A. maripa* também pode ser fonte de alimento para a arara azul (López-Lanús *et al.* 2009). Além disso, seus frutos são altamente predados por besouros (*Pachymeris cardo*) quando próximos à planta-mãe (Fragoso 1997).

***Oenocarpus distichus* Mart. (bacaba)**

Oenocarpus distichus (bacaba, bacaba-de-leve) (Figura 9) é uma espécie com ocorrência mais restrita na região amazônica em relação às outras duas espécies de palmeiras, com maior presença ao sul e leste da Amazônia (Henderson *et al.* 1995, Lorenzi *et al.* 2010). No entanto, essa espécie de palmeira pode ocorrer em uma variedade de habitats, como florestas de baixios e de terra firme (Henderson 1995).



Figura 9: Fotos de indivíduos adultos de *O. distichus* (bacaba-de-leque) na região norte da FLONA do Tapajós, município de Belterra (PA). Fotos: Julia Z. Shimbo em 2010.

Os frutos da *O. distichus* são comestíveis, podendo ser preparados em forma de vinho (*Oenocarpus* significa “fruto de vinho”), além da produção de óleo (Henderson 1995, Lorenzi *et al.* 2010), também comestível e que assemelha-se ao óleo de oliva (Balick 1979, Lorenzi *et al.* 2010). As folhas podem ser utilizadas para artesanato e cobertura de casas (Lorenzi *et al.* 2010). Seus frutos medem de 1,8 a 2,0 cm de comprimento e 1,5 a 1,7 cm de diâmetro (Henderson 1995). Não foram encontrados trabalhos relacionados à dispersão dos frutos desta espécie. No entanto, para outras espécies do gênero *Oenocarpus*, como por exemplo, a *Oenocarpus batana* Mart., sabe-se que os potenciais dispersores dos frutos são mamíferos e aves (como antas, veados, macacos, jacus, araçaris, tucanos, araras) (Gomes-Silva *et al.* 2004).

Desenho amostral

Os dados foram coletados entre julho a setembro de 2010 e 2011, durante a estação seca. Duas transeções foram estabelecidas para abranger áreas de florestas naturais, floresta de borda no limite da FLONA do Tapajós com a rodovia BR-163 e fragmentos de florestas perturbadas fora na FLONA do Tapajós. Nestas duas transeções, 24 parcelas de 20 x 250 m foram distribuídas nos diferentes tipos florestais, totalizando em 12 hectares amostrados. Destas 24 parcelas, nove parcelas foram estabelecidas na floresta madura, quatro parcelas na floresta aberta com palmeiras, no interior da FLONA do Tapajós, quatro parcelas na floresta de borda próxima a BR-163, e sete parcelas em fragmentos de floresta perturbada fora do perímetro da FLONA do Tapajós e do outro lado da rodovia BR-163, em uma fazenda particular vizinha. Adotou-se 80 m como distância mínima entre as parcelas. A cada 50 m de cada parcela foram coletados pontos de controle com GPS para georreferenciamento das parcelas.

As análises estatísticas de padrões espaciais (Two-Term Local Quadrat Variance - TTLQV, e Função K de Ripley) das populações das três espécies de palmeiras foram realizadas nestas parcelas de 20 x 250 m. No entanto, para aumentar a amostragem e proporcionar uma comparação em escala mais fina compatível com a estrutura da floresta, para as demais análises (comparações da densidade de cada estágio de vida das espécies nos diferentes tipos florestais e relações entre abundância dos estágios de vida e variáveis da estrutura da floresta) essas parcelas foram divididas em sub-parcelas de 20 x 40 m com distância mínima de 10 m (assim como no desenho amostral do capítulo 1). Desse modo, 45 sub-parcelas foram amostradas na floresta madura, 20 sub-parcelas na floresta aberta com palmeiras, 20 sub-parcelas na floresta de borda e 35 sub-parcelas nos fragmentos de floresta perturbada fora da área da FLONA do Tapajós (totalizando em 9,6 ha amostrados).

Coleta de dados

As parcelas foram divididas em grades de 10 por 10 m, onde todos os indivíduos das três espécies (com altura ≥ 50 cm) foram localizados (x,y) em relação à grade. Também foram medidos, quando presente, o DAP (diâmetro na altura do peito) e a altura (quando necessário, estimada com o uso de *Laser Range Finder, Impulse-200LR, LaserTechnology Inc., Englewood, Colorado*) dos indivíduos. Classes de altura foram estabelecidas para os indivíduos das três espécies. Os estádios de vida foram estabelecidos de acordo com observações em campo, com as classes de altura e consulta à literatura sobre a potencial altura reprodutiva de cada espécie (Henderson 1995, Henderson *et al.* 1995). As plântulas foram identificadas como indivíduos com folhas ainda sem divisão ou com início de divisão, os jovens como indivíduos maiores com as folhas já divididas e ainda imaturos para reproduzir e, por fim, os adultos como indivíduos maiores e com potencial para reproduzir (Kristiansen *et al.* 2009). Desse modo, para a *A. speciosa*, plântulas foram consideradas indivíduos com alturas entre 0,5 a < 1 m, jovens entre ≥ 1 a $\leq 7,5$ m (Figura 10) e adultos maiores que 7,5 m (Figura 7). Para a *A. maripa*, indivíduos com alturas entre 0,5 a ≤ 1 m foram considerados plântulas, jovens com altura entre > 1 m a $\leq 3,5$ m (Figura 11) e adultos indivíduos maiores que 3,5 m (Figura 8). Para a *O. distichus*, as plântulas foram consideradas indivíduos com altura entre 0,5 a < 1 m, jovens entre ≥ 1 a ≤ 5 (Figura 12) e adultos maiores que 5 m (Figura 9). Os padrões de distribuição das classes de desenvolvimento (plântulas, jovens, adultos) foram analisados separadamente. A estrutura de populações das três espécies de palmeiras foi analisada a partir da densidade dos indivíduos por classes de altura e de cada estádio de vida nos diferentes tipos florestais.



Figura 10: Plântulas e indivíduo jovem de *A. speciosa* no sub-bosque da floresta de terra firme na FLONA do Tapajós, município de Belterra (PA). Fotos: Julia Z. Shimbo em 2011 e 2010.



Figura 11: Indivíduo jovem de *A. maripa*, com altura maior que 1 metro, com folhas praticamente divididas, no sub-bosque da floresta de terra firme na FLONA do Tapajós, município de Belterra (PA). Foto: Julia Z. Shimbo em 2011.



Figura 12: Plântula e indivíduo jovem de *O. distichus* no sub-bosque da floresta de terra firme na FLONA do Tapajós, município de Belterra (PA). Fotos: Julia Z. Shimbo em 2011 e 2010.

Ao mesmo tempo, nestas parcelas, todas as árvores, tanto mortas quanto vivas, e lianas com o DAP maior ou igual a 10 cm foram localizadas (x,y) e seus DAPs foram medidos, para posterior cálculo da área basal.

A abertura do dossel foi estimada, em geral, no início da manhã e/ou no final de tarde, com fotografias hemisféricas do dossel tiradas a 1,3 m do solo, a cada 10 m de cada parcela, alinhadas ao norte magnético, com uma câmara digital (Coolpix 950, Nikon, Japan) acoplada a uma lente “olho de peixe” (FC-E8, Nikon, Japan). Essas fotografias foram analisadas com o programa Gap Light Analyzer (Frazer *et al.* 1999, versão 2.0) para calcular a porcentagem de abertura do dossel.

Análises estatísticas

Para analisar as diferenças entre as abundâncias por estágio de vida das três espécies de palmeiras em relação aos tipos florestais e verificar possíveis relações destas abundâncias

com variáveis da estrutura da floresta (% de abertura do dossel, área basal de árvores vivas, abundância de árvores vivas, área basal de árvores mortas e abundância de lianas), foram adicionadas co-variáveis para remover o efeito da autocorrelação espacial dos dados, devido à distribuição das sub-parcelas.

Primeiro, para produzir essas co-variáveis foram criados mapas de autovetores de Moran (MEM, *Moran's eigenvector maps*) para representar a estrutura espacial. Para isso, a área do experimento foi dividida em quatro regiões (grupo NE, SE, NW e SW) e a distância máxima entre todas as sub-parcelas dentro de cada região foi calculada (608 m). Esta distância foi utilizada como limite para criar a matriz de vizinhança. Desta forma, para buscar padrões em escalas mais finas, foi assumido que há algum grau de dependência entre sub-parcelas de cada região, mas as regiões são independentes. A matriz de vizinhança foi ponderada com diversas opções de funções de peso de modo que haja uma diminuição progressiva da conexão entre sub-parcelas conforme a distância aumenta. Para este decaimento, foram usadas dez opções de funções com concavidade para cima, nove funções com concavidade para baixo e uma linear conforme sugerido por outros autores (Dray *et al.* 2006).

Um MEM foi gerado com cada matriz ponderada de vizinhança (Dray *et al.* 2006). Conforme sugerido por Griffith & Peres-Neto (2006), para cada matriz ponderada foi verificado qual o subconjunto de autovetores do MEM obtiveram a maior redução da autocorrelação espacial dos resíduos das análises em questão (abundâncias por estágio de vida em relação aos tipos florestais e às variáveis da estrutura da floresta). Desse modo, foi obtido o melhor conjunto de autovetores para cada matriz de vizinhança ponderada e verificado qual destas matrizes obteve menor AIC (Critério de Informação de Akaike).

As análises das diferenças entre as abundâncias por estágio de vida das três espécies de palmeiras em relação aos tipos florestais e das relações entre abundâncias de indivíduos

dos estádios de vida das populações de palmeiras com variáveis da estrutura da floresta foram obtidas por meio de Modelos Lineares Generalizados (GLM, *Generalized Linear Model*).

Para os GLMs das abundâncias por estágio de vida das espécies de palmeiras em relação aos tipos florestais, primeiramente, foi verificado se havia sobredispersão no modelo. Caso positivo (o que ocorreu na maioria das vezes) convertia-se para família Quasi-Poisson (nestes casos o poder de detecção do teste diminui). Posteriormente, a significância das diferenças entre todos os tipos florestais por meio de testes de Wald para os coeficientes foi verificada. Devido à presença de múltiplas comparações para mesma hipótese geral, foi realizada a correção dos valores de P pelo procedimento de Holm (aperfeiçoamento na correção de Bonferroni).

Para os GLMs das relações entre abundâncias de indivíduos dos estádios de vida das populações de palmeiras com variáveis da estrutura da floresta, também foi verificado a presença de sobredispersão no modelo. Caso positivo, novamente convertia-se para família Quasi-Poisson. Posteriormente, verificou-se visualmente a presença de padrões nos gráficos de resíduos. Após a seleção de modelos, testou-se o efeito no modelo a retirada de uma das variáveis de cada vez por meio de: (i) diferenças de desviâncias usando distribuição de Qui^2 (quando Poisson), (ii) diferenças de desviâncias escalonadas usando distribuição de F (quando Quasi-Poisson). Caso alguma variável não fosse significativa (sua retirada não fazia efeito significativo no grau de explicação do modelo), esta era retirada definitivamente. Repetiu-se o teste de retirada de variáveis até que só restassem variáveis significativas. Verificou-se visualmente se haviam padrões nos gráficos de resíduos no modelo final. Essas análises foram realizadas pelo programa R versão 3.0.1, pacote Spdep versão 0.5-56.

Análise dos padrões espaciais

Vários são os métodos de análise utilizados para identificar e caracterizar o padrão de distribuição espacial (ex. aleatório, regular, agregado, escala do padrão) de plantas (Hay *et al.* 2000, Perry *et al.* 2006). Em geral, esses métodos de análise de distribuição espacial baseiam-se em análise do número de indivíduos em parcelas de tamanho fixo (influência do tamanho de parcela, devido à escala espacial da distribuição) ou em distâncias entre indivíduos em uma população.

A partir da localização e mapeamento dos indivíduos de palmeiras dentro das parcelas, foram realizadas análises estatísticas para caracterizar os padrões de distribuição e associação espacial dos estádios de vida das populações das três espécies estudadas. Neste trabalho, utilizou-se o método de variância móvel entre blocos de parcelas (ITLQV, *Two-Term Local Quadrat Variance*) e a Função K de Ripley (Ripley 1977). Ambos os métodos são considerados eficientes em detectar a escala e intensidade de padrões espaciais (Hay *et al.* 2000, Perry *et al.* 2006).

Maiores detalhes destas análises são descritos a seguir. As análises da variância móvel entre blocos de parcelas (ITLQV) e da função K de Ripley foram feitas pelo programa gratuito PASSaGE versão 2 (Pattern Analysis, Spatial Statistics and Geographic Exegesis) (Rosenberg & Anderson 2011).

Função K de Ripley

Para caracterizar os padrões de distribuição e associação espacial dos estádios de vida das espécies de palmeiras, foi utilizada a função K de Ripley (Ripley 1977), que corresponde a variância da distância entre pontos e tem a vantagem descrever a estrutura do padrão em várias escalas na mesma função. Esse método tem sido bastante utilizado na ecologia de plantas (Forget *et al.* 1999, Perry *et al.* 2006).

Testes de segunda ordem, como a Função K de Ripley, fornecem informações para caracterizar os padrões espaciais a diferentes distâncias, tanto em análise univariada quanto bivariada (Perry *et al.* 2006). Apesar do seu efeito cumulativo em algumas escalas, a Função K de Ripley é comumente utilizada. Uma vantagem da Função K de Ripley é a informação visual da natureza do padrão e em explorar tendências dos dados espaciais (Perry *et al.* 2006).

A função K de Ripley é uma análise estatística (de segunda ordem, de co-ocorrência de pares de pontos) baseada na distância e contagem dos indivíduos de uma população. Para isso, foram utilizadas as localizações (coordenadas UTM - x, y) de todos os indivíduos de palmeiras dentro de cada parcela. O K de Ripley varia conforme a escala espacial analisada e por esse motivo é expressa como $K(d)$. No estudo, foi utilizada a escala de distância de 1 a 25 m (10% da maior dimensão da parcela, neste caso de 20 x 250 m, recomendado pelo programa PASSaGE). A função K de Ripley consegue graficamente expressar relações de padrões espaciais (i.e. agregado, aleatório ou regular) e de associação entre grupos populacionais (i.e. associado, independente ou repulsão) em função de diferentes escalas de distância (Barot *et al.* 1999). Vale ressaltar que as análises de padrões espaciais e de associação entre grupos populacionais, ambas realizadas utilizando-se da função K de Ripley, são análises totalmente independentes (Diggle 1983).

A função K de Ripley conta quantos indivíduos de uma população existem a uma distância “d” de cada indivíduo. Para entender o resultado obtido na análise da população de interesse, compara-se com a hipótese nula (distribuição espacial aleatória e associação independente entre grupos populacionais). A hipótese nula é gerada com uma população aleatória e independente fictícia que contém o mesmo número de indivíduos da amostra real. O teste de significância é feito utilizando-se o processo Monte Carlo. O usuário pode definir o número de simulações e o intervalo de confiança para executar o teste da hipótese

nula. Neste trabalho, foram estabelecidas 1000 simulações com um nível de significância de 99%. Ao invés de desenhar um gráfico contendo os valores de $K(d)$ propriamente dito, pode-se fazer uma normalização dos dados de modo a gerar os estimadores $L(d)$ que realça mais claramente a diferença entre o dado da amostra real e o envelope de confiança da população fictícia aleatória e independente. Valores de $L(d)$ mais altos que o envelope de confiança da hipótese nula significam agregação/associação enquanto que valores mais baixos indicam regularidade/repulsão.

O efeito de borda da parcela foi corrigido pelo reescalonamento das contagens de indivíduos proporcionalmente em relação à área do círculo de busca de raio “d” que ficou de fora dos limites da parcela (rescale by edge overlap). Esse método foi adotado conforme recomendado pelo programa PASSaGE.

Vale ressaltar que a função K de Ripley é independente da densidade da população. Assim mesmo, neste estudo optou-se em não aplicar o K de Ripley nas parcelas com menos de 5 indivíduos para análise de distribuição espacial e com menos de 3 indivíduos para análise de associação entre grupos populacionais. Esses números mínimos foram escolhidos mediante a prévia avaliação empírica, onde foi observado que valores abaixo desses números determinados geravam gráficos com resolução muito grosseira e sempre com a curva que representa a amostra real plotada sobre uma das curvas do envelope de confiança da hipótese nula. A baixa abundância de indivíduos de palmeiras (como por exemplo, ausência de indivíduos adultos de *A. speciosa* na floresta madura) em alguns dos tipos de floresta impossibilitou parte das análises.

Variância móvel entre blocos de parcelas (TTLQV)

Dentre os vários métodos de análise de distribuição espacial que se baseiam na variação da abundância de indivíduos em parcelas, foi escolhido o método da variância

móvel entre blocos de parcelas (TTLQV), principalmente por dois motivos: (i) é um método unidimensional o que favorece a aplicação em parcelas retangulares onde uma dimensão é muito maior do que a outra (ex. 20 x 250 m) e (ii) é um método que permite analisar em escalas de até 50 % do comprimento do transecto (Hay *et al.* 2000), o que no presente trabalho significou analisar distribuições espaciais de indivíduos em escalas de distâncias de até 125 m. Esse fato faz do TTLQV uma análise com capacidade de alcançar escalas de distâncias maiores e assim, complementar a análise da Função K de Ripley que limitou-se a escalas inferiores a 25 m.

Para execução do TTLQV, as parcelas de 250 x 20 m foram divididas em 100 sub-parcelas de 2,5 x 20 m. Primeiramente, este método analisa a variância na abundância de indivíduos entre essas sub-parcelas. Posteriormente analisa-se a variância na abundância de indivíduos em blocos de 5 x 20 m (2 sub-parcelas), depois juntando-se cada três sub-parcelas em blocos de 7,5 x 20 m, e assim sucessivamente até que se chegue ao tamanho máximo de 125 x 20 m, que é metade do tamanho da parcela inteira, ou simplesmente a fusão de cinquenta sub-parcelas de 2,5 x 20 m. Essas cinquenta análises, iniciando-se com 1 (2,5 x 20 m) até 50 (125 x 20 m), é justamente o número representado no eixo x dos gráficos TTLQV apresentados nos resultados. Para ter um parâmetro estatístico de comparação dos resultados obtidos, foram realizados testes de aleatoriedade (Monte Carlo), onde foram geradas curvas com distribuição aleatória. Essas curvas foram geradas a partir de 1000 simulações de permutações aleatórias dos blocos com confiança estatística de 99 %.

Existem três tipos de interpretações possíveis para os gráficos gerados a partir do TTLQV sobre a distribuição espacial: (i) distribuição agrupada ocorre quando a curva forma um ou mais picos que possuem variância superior à da distribuição aleatória simulada; (ii) distribuição aleatória, quando a curva oscila, mas não consegue ter uma

variância maior que a da distribuição aleatória simulada; (iii) distribuição regular, quando a curva apresenta variância muito baixa tendendo a encostar e paralelizar com o eixo x.

Apesar de muitos autores utilizarem blocos com até 50 % do tamanho da parcela (ex. Hay *et al.* 2000), Ludwig & Reynolds (1988 *apud* Hay *et al.* 2000) sugerem análises até somente 10 % do tamanho da parcela. Outros autores como Campbell *et al.* (1998) alertam também que para valores de $\alpha = 0,05$ deve-se desprezar a interpretação da curva nos três primeiros blocos do gráfico ou nos blocos finais que se aproximam de 50 % do tamanho da parcela. Todavia, segundo Hay *et al.* (2000) e as interpretações dos resultados obtidos do TTLQV com as observações de campo e mapas de distribuição dos indivíduos das palmeiras, é possível fazer interpretações mesmo em distâncias de até 50 % da parcela. Parcelas com menos de cinco indivíduos também foram desprezadas nesta análise, pois geraram gráficos grosseiros e sem significado coerente com observações de campo e mapas de distribuição.

O tamanho dos picos nos gráficos gerados pelo método TTLQV é proporcional à intensidade do agrupamento (Campbell *et al.* 1998, Ludwig & Goodall 1978, Usher 1975) bem como a distância das curvas de $L(d)$ geradas pela análise da Função K de Ripley em relação ao intervalo das simulações aleatórias. Com isto foi possível identificar e comparar as escalas espaciais e intensidades de agregação da distribuição dos indivíduos.

Estrutura e padrões espaciais de populações das espécies selecionadas em mosaico de florestas naturais e perturbadas

Attalea speciosa

Foram amostrados 10314 indivíduos de *A. speciosa*, com altura máxima estimada de 35 m e DAP entre 22,1 a 56,4 cm (192 indivíduos com DAP, média = 34,8 e desvio padrão = 5,8). Na floresta madura, não foram encontrados indivíduos adultos e os poucos indivíduos (média de 17,8 ind/ha de plântulas e 12,8 ind/ha de jovens, Tabela 4) presentes foram, geralmente, plântulas. (Figuras 13, 14, 15 Tabela 4). Já nas florestas aberta com palmeiras, de borda e perturbada, as densidades de plântulas, indivíduos jovens e adultos de *A. speciosa* foram maiores (média de 655,5 ind/ha de plântulas, 603,6 ind/ha de indivíduos jovens e 109,4 de adultos nos três tipos de floresta) (Figuras 13, 14 e 15) e diferentes da floresta madura (Tabela 4). Não foi encontrada diferença nas densidades de indivíduos jovens e adultos de *A. speciosa* nas florestas aberta com palmeiras, de borda e perturbada (Tabela 4), mas a densidade de plântulas na floresta aberta com palmeiras foi significativamente maior em relação à floresta perturbada (Tabela 4). Além disso, pode-se observar uma redução na abundância de plântulas na floresta de borda (Figuras 13, 14 e 16), principalmente nas sub-parcelas próximas a rodovia BR-163 (Figura 13), quando em relação às florestas aberta com palmeiras e perturbada.

Tabela 4: Densidade média (indivíduos/ha) e desvio padrão de indivíduos em diferentes estádios de vida de populações de *A. speciosa* em diferentes tipos florestais em floresta de terra firme na região norte da FLONA do Tapajós, Belterra (PA).

| Estádio de vida | Floresta madura | Floresta aberta c/ palmeiras | Floresta de borda | Floresta perturbada |
|-----------------|-----------------|---------------------------------|-------------------|---------------------|
| plântulas | 17,8 a | 941,9 c | 425,6 cb | 598,9 b |
| | (53,3) | (491,6) | (354,7) | (443,9) |
| jovens | 12,8 a | 618,8 b | 532,5 b | 659,6 b |
| | (40,3) | (301,1) | (155,5) | (312,7) |
| adultos | - | 95,0 a | 108,1 a | 125,0 a |
| | | (56,0) | (50,9) | (61,7) |

Obs. Letras minúsculas diferentes na mesma linha referem-se a valores de densidade significativamente diferentes entre tipos de floresta ($P < 0,05$).

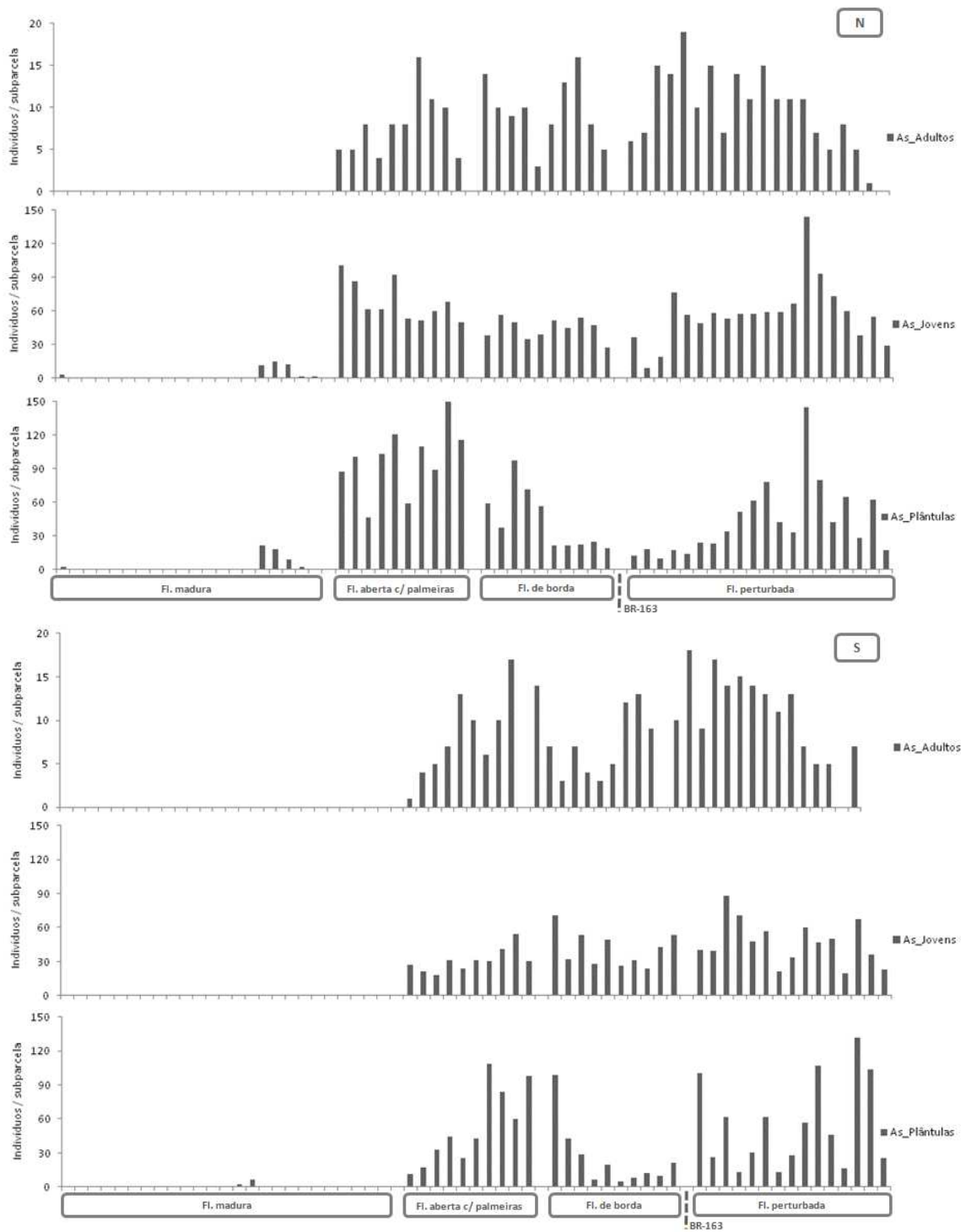


Figura 13: Abundância de plântulas, indivíduos jovens e adultos de *A. speciosa* nas subparcelas ao longo das duas tranções (N e S) em um mosaico de florestas naturais a perturbadas em floresta de terra firme na região norte da FLONA do Tapajós, município de Belterra (PA).

Attalea speciosa

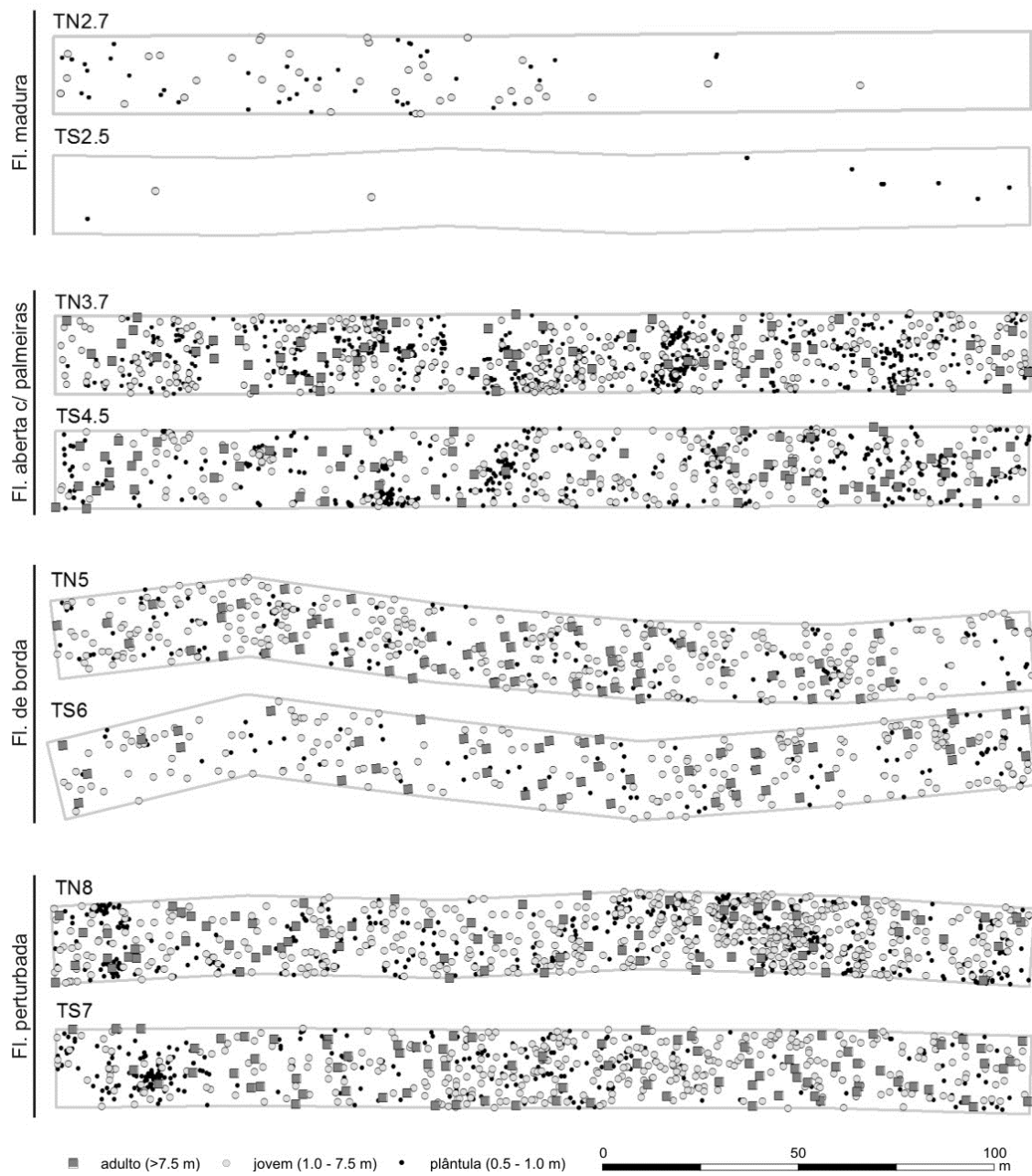


Figura 14: Distribuição espacial dos indivíduos de *A. speciosa* mapeados ao longo de duas parcelas para cada tipo florestal em floresta de terra firme na região norte da FLONA do Tapajós (Belterra, PA).

Attalea speciosa

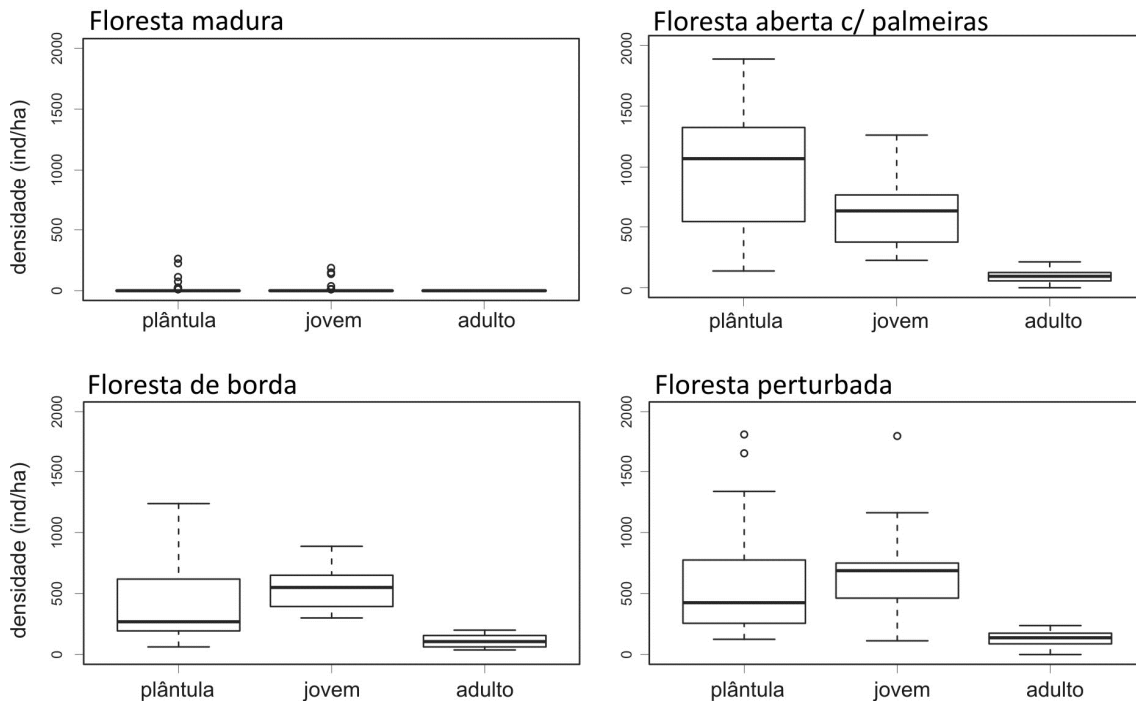


Figura 15: Densidade de indivíduos nos estádios de vida de *A. speciosa* nos diferentes tipos florestais em floresta de terra firme na região norte da FLONA do Tapajós (Belterra, PA) (a linha central em negrito representa a mediana, a caixa o maior e menor quartil, as linhas os extremos valores máximos e mínimos, os círculos representam os *outliers*).

Nas florestas aberta com palmeiras, de borda e perturbada, as distribuições de classes de altura dos indivíduos de *A. speciosa* apresentaram um padrão J-invertido, com maior densidade de plântulas, seguida de jovens e adultos (Figura 16). Os padrões de densidade por estádios de vida e classes de altura foram semelhantes entre a floresta de borda e os fragmentos de floresta perturbada (Figura 15 e 16). Na floresta madura, além da presença de poucos indivíduos, a distribuição das classes de altura desta espécie não apresentou indivíduos maiores que 7 m de altura (Figura 16).

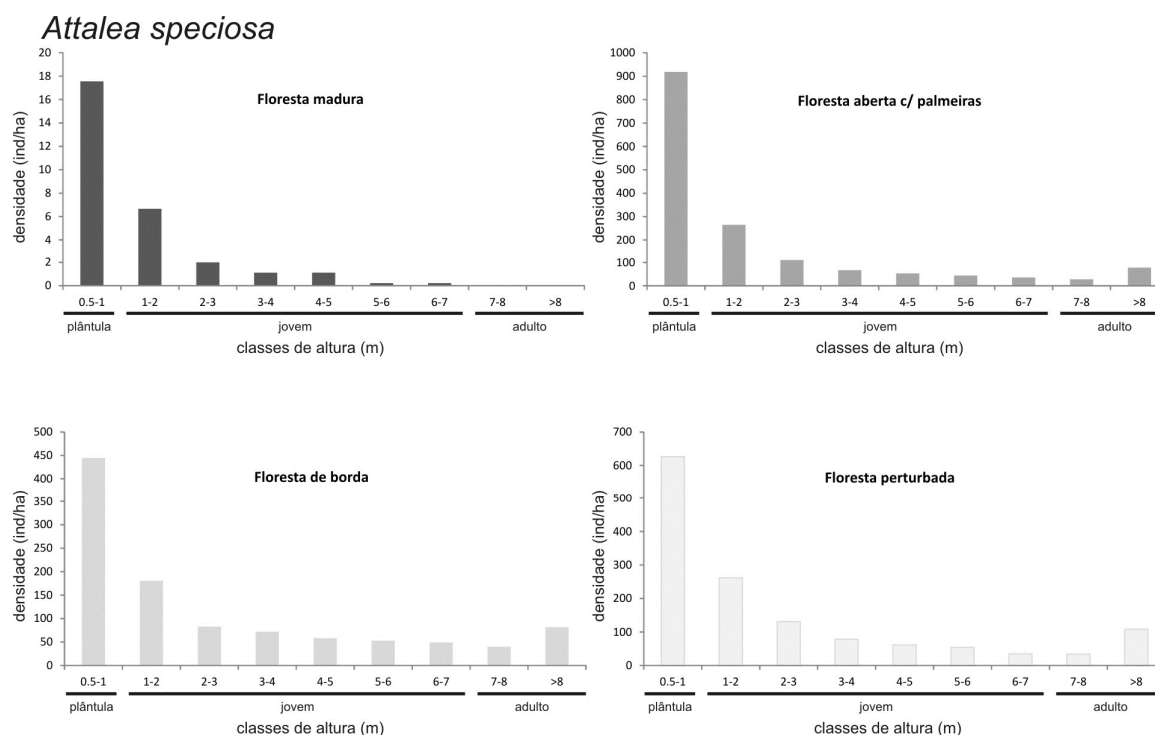


Figura 16: Densidade (indivíduos/ha) da espécie *A. speciosa* por classe de altura (m) nos diferentes tipos florestais em floresta de terra firme na região norte da FLONA do Tapajós, Belterra (PA).

Nas florestas aberta com palmeiras, de borda e perturbada, a abundância de indivíduos adultos de *A. speciosa* foi relacionada com a menor área basal de árvores vivas. Já a abundância de plântulas desta espécie foi relacionada com a maior abundância de lianas (Tabela 5). A abundância de indivíduos jovens de *A. speciosa* não teve relação com as características da estrutura da floresta analisadas neste estudo (Tabela 5).

Tabela 5: Relação abundância de indivíduos nos três estádios de vida de *A. speciosa* com variáveis de estrutura da floresta nas florestas aberta com palmeiras, de borda e perturbada em floresta de terra firme na região norte da FLONA do Tapajós, Belterra (PA) (Os dados da floresta madura não foram incluídos).

| | Diferença de desviância escalonada | P | Coefficiente | Erro padrão |
|------------------------------|------------------------------------|------------------|--------------|-------------|
| Adultos | | | | |
| % de abertura do dossel | 0,023 | 0,879 | | |
| Área basal de árvores vivas | 22,108 | <0,001 | -0,305 | 0,062 |
| Abundância de árvores vivas | 1,821 | 0,182 | | |
| Área basal de árvores mortas | 0,700 | 0,406 | | |
| Abundância de lianas | 0,220 | 0,640 | | |
| Jovens | | | | |
| % de abertura do dossel | 0,269 | 0,606 | | |
| Área basal de árvores vivas | 2,759 | 0,101 | | |
| Abundância de árvores vivas | 0,246 | 0,621 | | |
| Área basal de árvores mortas | 3,471 | 0,067 | | |
| Abundância de lianas | 0,006 | 0,936 | | |
| Plântulas | | | | |
| % de abertura do dossel | 0,561 | 0,457 | | |
| Área basal de árvores vivas | 3,700 | 0,059 | | |
| Abundância de árvores vivas | 0,704 | 0,404 | | |
| Área basal de árvores mortas | 0,041 | 0,840 | | |
| Abundância de lianas | 5,220 | 0,025 | 0,164 | 0,071 |

Obs. Os coeficientes das variáveis espaciais não foram apresentados. Foi utilizada a família Quasi-poisson com log link. Valores significativos ($P < 0,05$) em negrito.

Plântulas de *A. speciosa* distribuíram-se no espaço predominantemente em padrões agrupados e os agrupamentos ocorreram em diferentes escalas (Tabela 6, Figuras 14, 17 e 18). As plântulas apresentaram padrão bastante agrupado para as escalas finas de distância até 25 m (Figura 18), principalmente nas florestas aberta com palmeiras e perturbada (Figuras 14, 17 e 18). Em escalas maiores (até 125 m), os agrupamentos de plântulas mais intensos (*i.e.* picos de maior amplitude em relação à distribuição aleatória simulada) ocorreram na floresta perturbada em escalas de distância de 80 a 100 m (Figura 17).

Tabela 6: Síntese dos resultados das análises TTLQV e da Função K(d) de Ripley da distribuição espacial e associações dos estádios dos estádios de vida de *A. speciosa* nos diferentes tipos florestais em floresta de terra firme na região norte da FLONA do Tapajós (Belterra, PA) (a, distribuição agrupada; r, distribuição regular; R, repulsão; n, sem padrão, distribuição aleatória; -, ausência de dados, não foi aplicado). Números em parênteses representam o número de parcelas com o padrão espacial.

| Análise | Estádio ou associação | Fl. madura | Fl. aberta c/ palmeiras | Fl. de borda | Fl. perturbada |
|--|------------------------------|--------------|-------------------------|--------------|---------------------|
| TTLQV (escala de distância em até 125 m) | Plântulas | a (1), n (1) | a (4) | a (2), r (2) | a (6), r (1) |
| | Jovens | a (1) | a (3), n(1) | a (3), n (1) | a (5), n (1), r (1) |
| | Adultos | - | n (2), r (1), a (1) | n (3), r (1) | a (3), r (2), n (2) |
| Ripley (escala de distância em até 25 m) | Distribuição espacial | | | | |
| | Plântulas | a (2) | a (4) | a (4) | a (7) |
| | Jovens | a (1) | a (4) | a (4) | a (7) |
| | Adultos | - | n (2), r (1), a (1) | a (3), n (1) | n (5), r (2) |
| | Associação espacial | | | | |
| | Plântulas x Adultos | - | R (3), n (1) | R (2), n (2) | R (6), n (1) |
| | Jovens x Plântulas | R (1) | R (4) | n (3), R (1) | R (7) |
| Adultos x Jovens | - | R (3), n (1) | R (2), n (2) | R (5), n (2) | |

Obs. $P < 0,01$ e 1000 simulações de Monte Carlo.

Curvas do método TTLQV sugerem padrão de distribuição regular de plântulas em escalas maiores nas parcelas TN5, TS6 e TN6 (Figura 17), adjacentes à rodovia BR-163, em áreas mais degradadas, nas florestas de borda e perturbada. Além disso, nas parcelas na floresta de borda e TN6 (localizada entre a rodovia e o linhão de energia) indivíduos jovens foram mais agrupados do que plântulas (Figuras 19 e 20).

Plântulas de *Attalea speciosa*

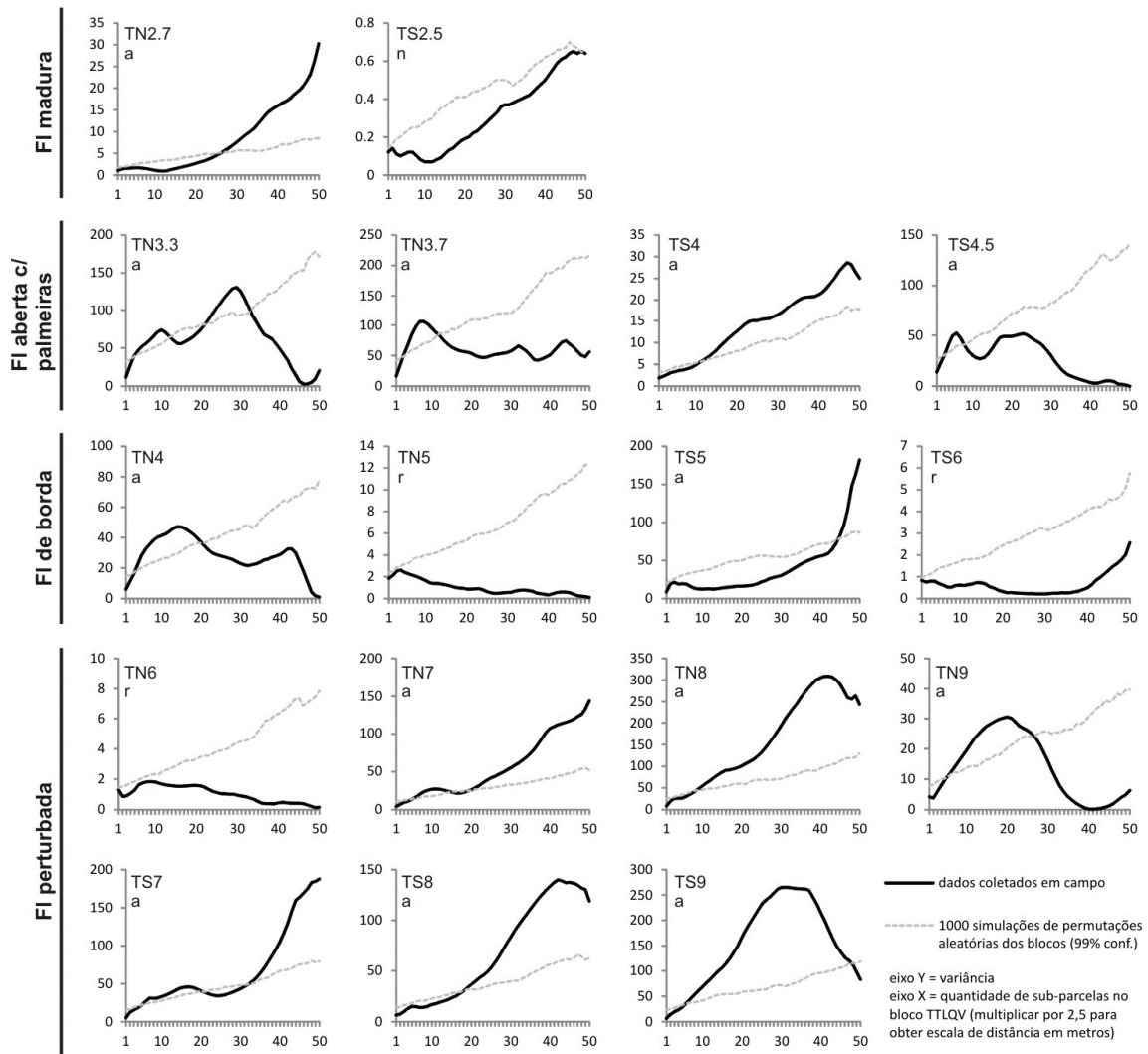


Figura 17: Padrões de distribuição espacial de plântulas de *A. speciosa* nos quatro tipos florestais em floresta de terra firme na região norte da FLONA do Tapajós (Belterra, PA), usando o método de variância móvel entre blocos de parcelas (TTLQV).

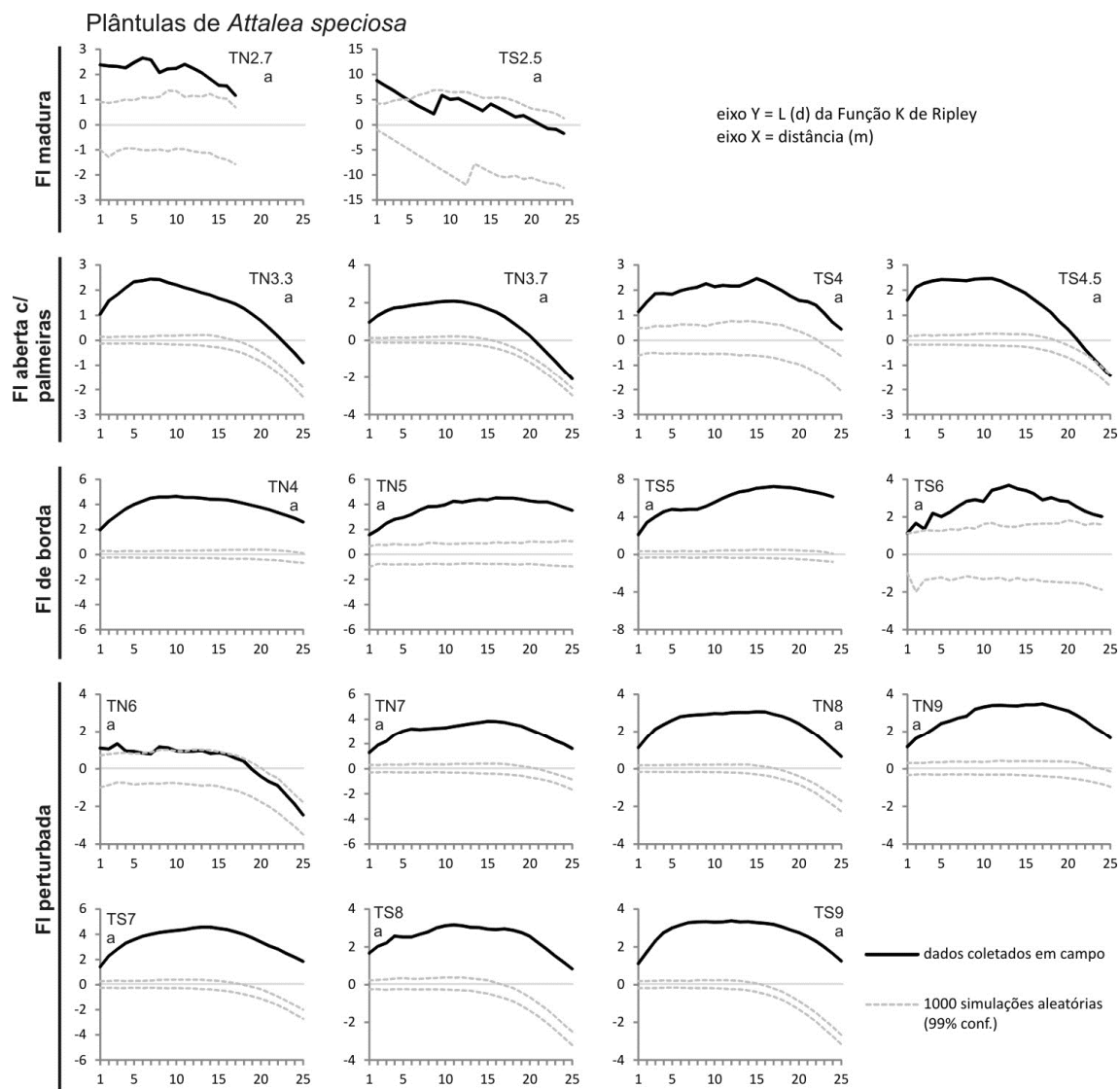


Figura 18: Gráficos L(d) da Função K de Ripley de distribuição espacial agrupada de plântulas de *A. speciosa* em quatro diferentes tipos de floresta em floresta de terra firme na região norte da FLONA do Tapajós (Belterra, PA).

Do mesmo modo que as plântulas, os indivíduos jovens de *A. speciosa* também apresentaram o predomínio de distribuição agrupada em todos os tipos de floresta e em diferentes escalas (Tabela 6, Figuras 14, 19 e 20). Os agrupamentos mais intensos de indivíduos jovens ocorreram na floresta perturbada em escalas maiores de distância entre 80 a 110 m (Figura 19), enquanto na floresta madura, os indivíduos jovens apresentaram distribuição agrupada em escalas mais finas de distância, iguais ou menores que 5 m (Figura 20). Na floresta aberta com palmeiras e na porção sul da floresta perturbada, em escala

mais fina (até 25 m), indivíduos jovens apresentaram padrões agrupados menos intensos (próximos ao limite do intervalo de confiança) (Figura 20).

Indivíduos jovens de *Attalea speciosa*

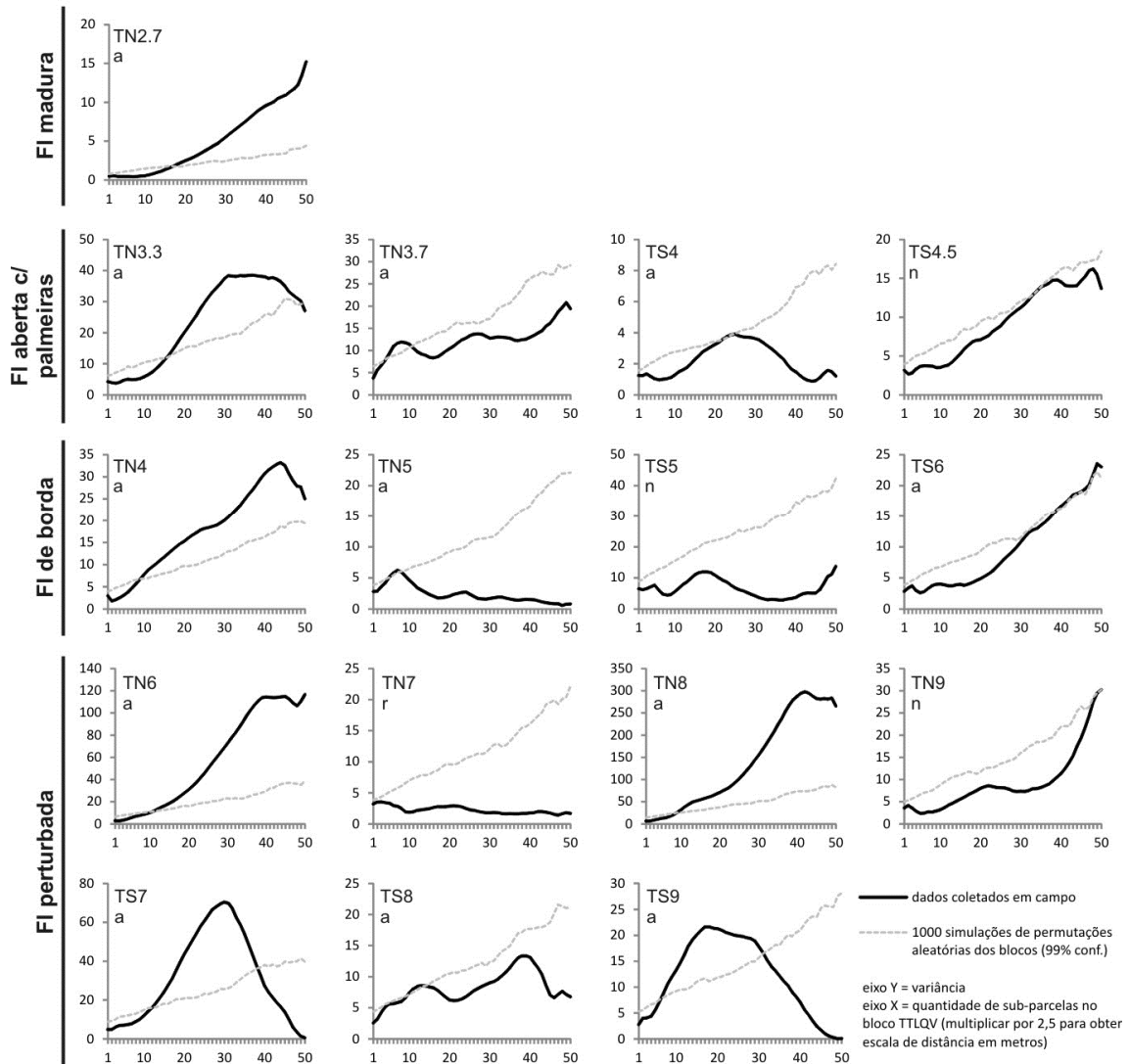


Figura 19: Padrões de distribuição espacial de indivíduos jovens de *A. speciosa* nos quatro tipos florestais em floresta de terra firme na região norte da FLONA do Tapajós (Belterra, PA), usando o método de variância móvel entre blocos de parcelas (TTLQV).

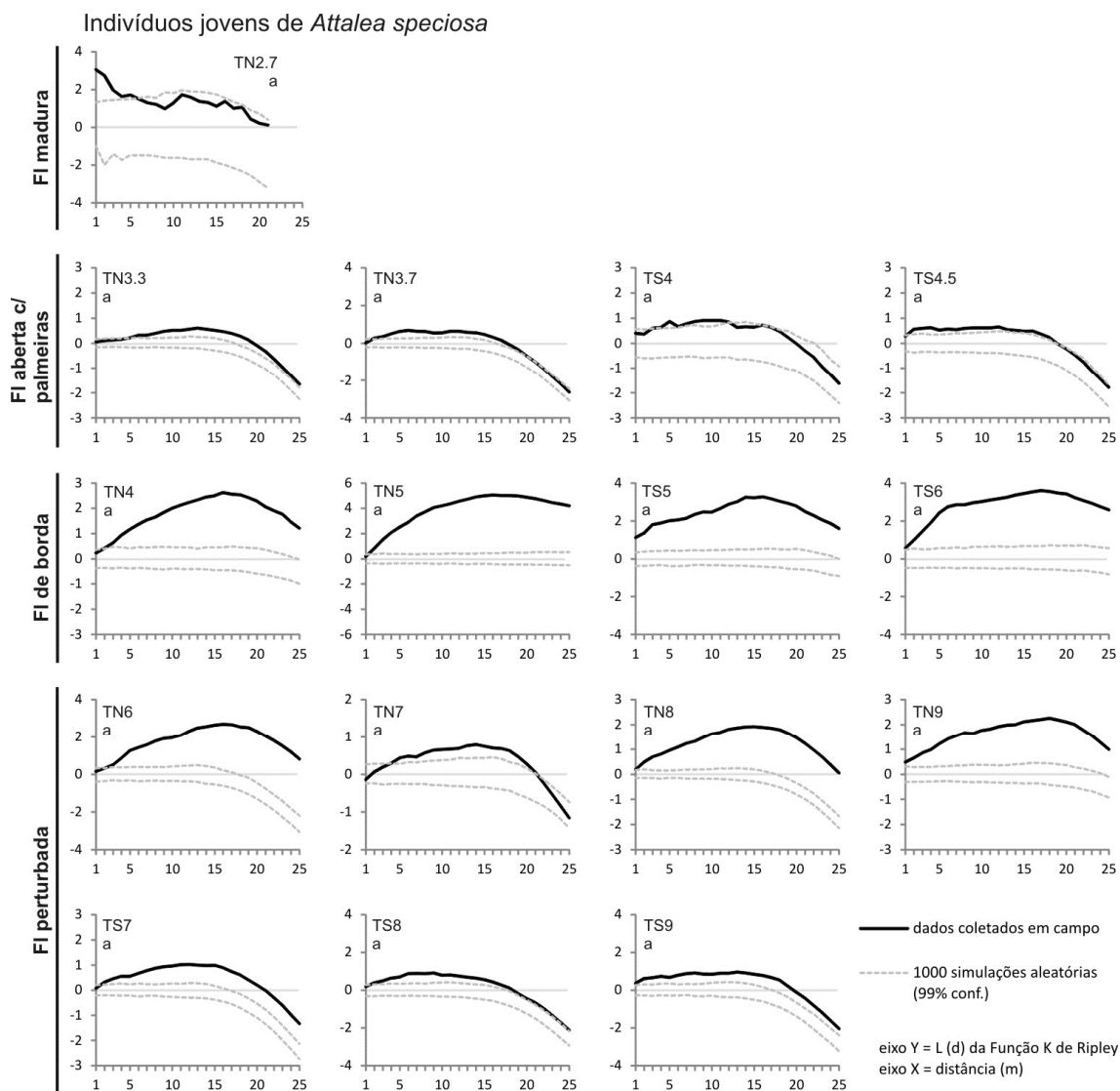


Figura 20: Gráficos $L(d)$ da Função K de Ripley de distribuição espacial agrupada de indivíduos jovens de *A. speciosa* em quatro diferentes tipos de floresta em floresta de terra firme na região da FLONA do Tapajós (Belterra, PA).

Os indivíduos adultos de *A. speciosa* apresentaram distribuição espacial diferente de plântulas e jovens, tendo, em geral, uma distribuição espacial aleatória (Tabela 6, Figuras 21 e 22). Os agrupamentos de indivíduos adultos, quando presentes nas florestas aberta com palmeiras e perturbada, foram menos intensos do que os agrupamentos de plântulas e de indivíduos jovens (Figuras 17, 19 e 21). Na floresta de borda, dominou a distribuição agrupada de adultos em escalas finas de distância entre 8 m e 25 m (Tabela 6, Figura 22). Padrões de distribuição espacial regular de adultos desta espécie foram identificados em

algumas parcelas. Este padrão, quando identificado pela análise Função K de Ripley, ocorreu nas escalas de distância de 3 a 5 m (Figura 22).

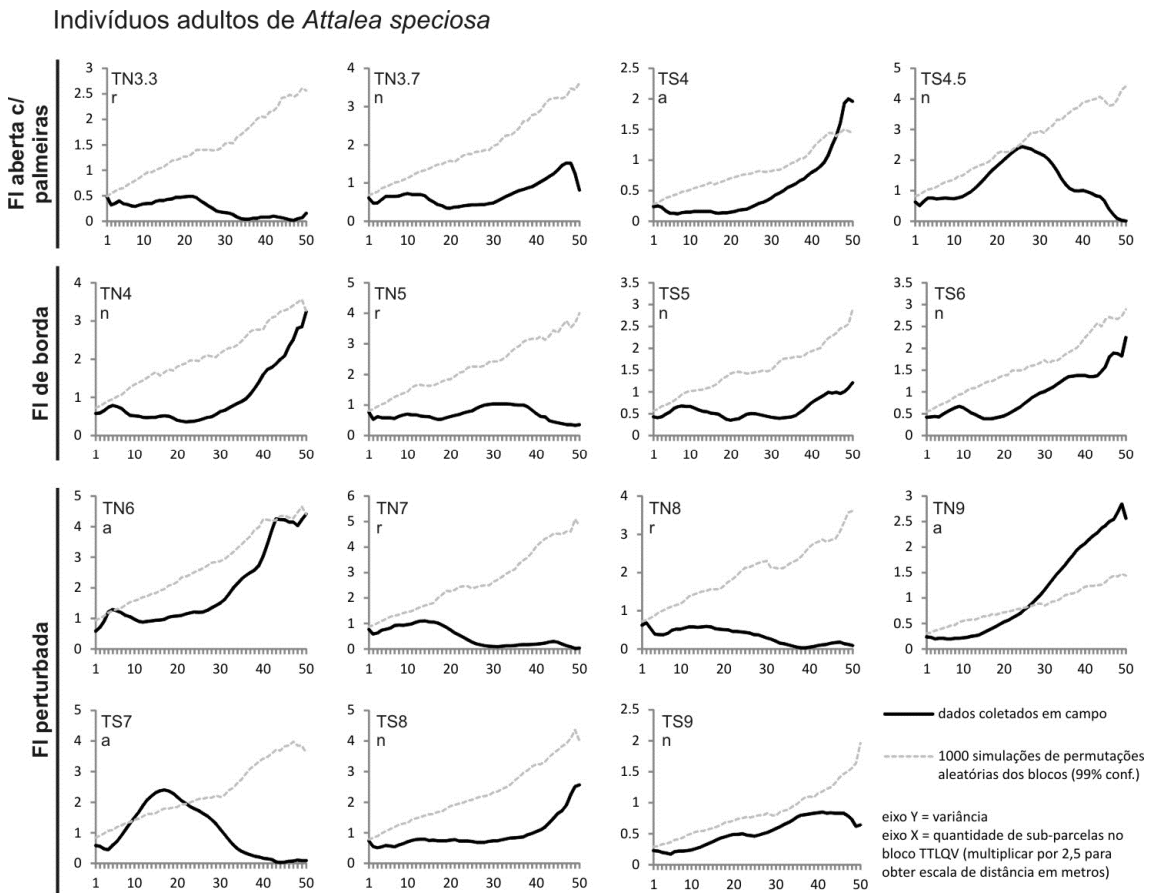


Figura 21: Padrões de distribuição espacial de indivíduos adultos de *A. speciosa* nos quatro tipos florestais em floresta de terra firme na região norte da FLONA do Tapajós (Belterra, PA), usando o método de variância móvel entre blocos de parcelas (TTLQV).

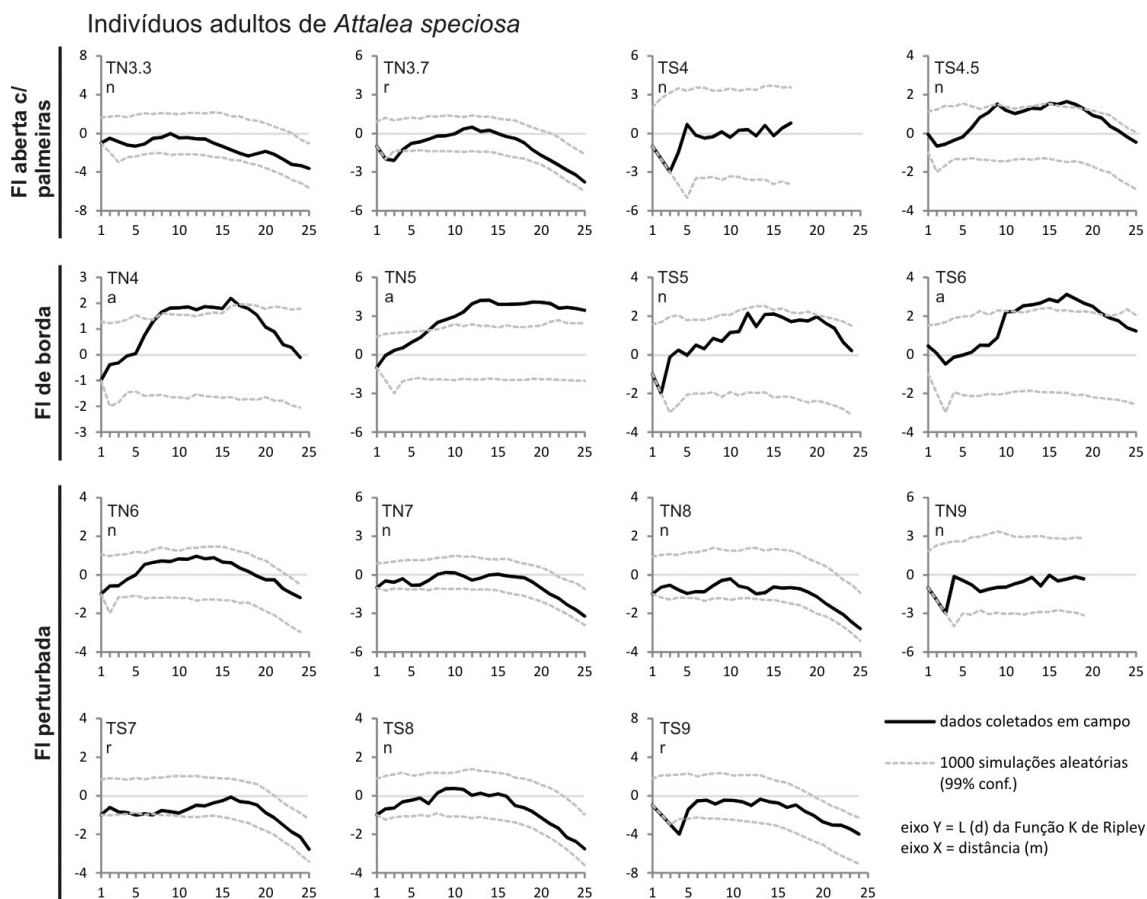


Figura 22: Gráficos L(d) da Função K de Ripley da distribuição espacial de indivíduos adultos de *A. speciosa* em três diferentes tipos florestais em floresta de terra firme na região norte da FLONA do Tapajós (Belterra, PA).

Associações espaciais de repulsão entre todos os estádios de vida (por exemplo, plântulas x adultos, plântulas x jovens, jovens x adultos) de *A. speciosa* predominaram nas florestas madura, aberta com palmeiras e perturbada (Tabela 6, Figuras 23, 24 e 25). A floresta de borda contrastou com os demais tipos florestais, pois predominou a associação independente entre plântulas e indivíduos jovens (Tabela 6, Figura 23).

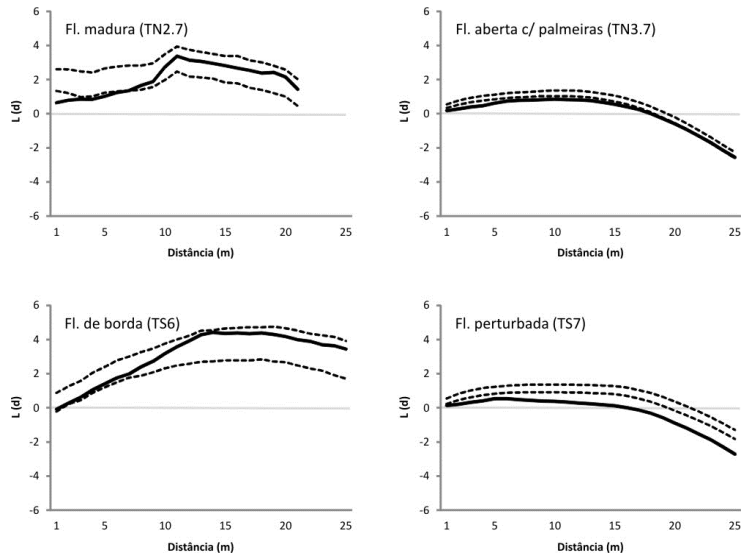


Figura 23: Gráficos $L(d)$ da Função K de Ripley de exemplos representativos de associação espacial entre plântulas e indivíduos jovens de *A. speciosa* em quatro diferentes tipos de floresta em floresta de terra firme na região norte da FLONA do Tapajós (Belterra, PA).

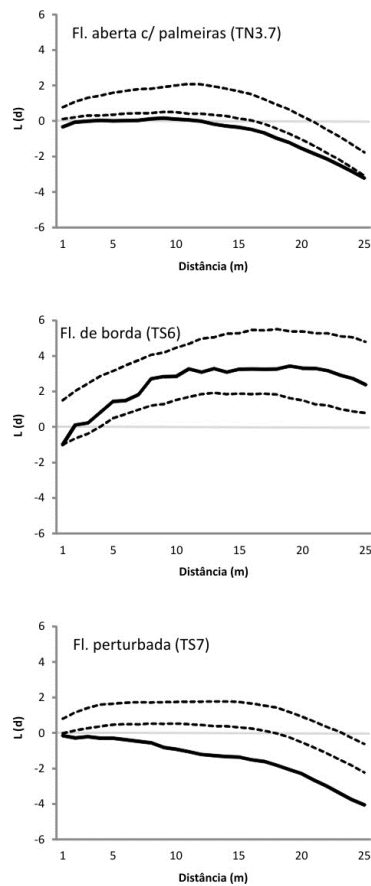


Figura 24: Gráficos $L(d)$ da Função K de Ripley de exemplos representativos de associação espacial entre plântulas e indivíduos adultos de *A. speciosa* em três diferentes tipos de floresta em floresta de terra firme na região norte da FLONA do Tapajós (Belterra, PA).

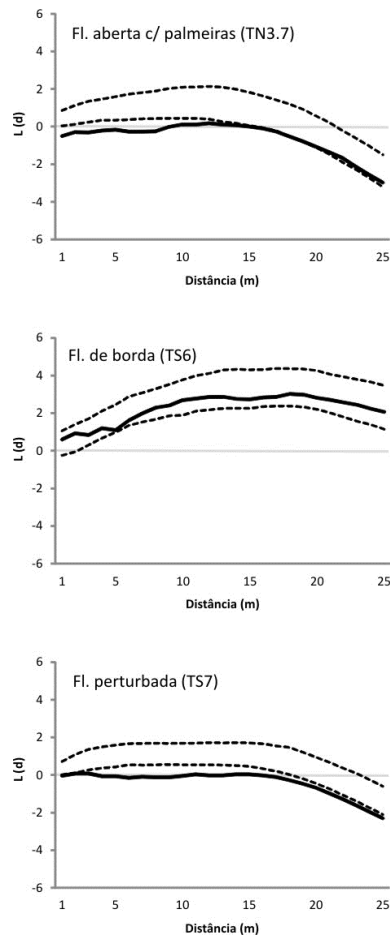


Figura 25: Gráficos $L(d)$ da Função K de Ripley de exemplos representativos de associação espacial entre indivíduos jovens e adultos de *A. speciosa* em três diferentes tipos de floresta em floresta de terra firme na região norte da FLONA do Tapajós (Belterra, PA).

Attalea maripa

Foram amostrados 793 indivíduos da espécie *A. maripa*, com altura máxima estimada de 34,5 m. O DAP variou de 26,6 a 29,2 cm (3 indivíduos, média = 27,9 e desvio padrão = 1,3). A maior densidade (média de 38,4 ind./ha) desta espécie ocorreu na floresta madura, enquanto que raros (média de 2,9 ind./ha) indivíduos foram identificados na floresta de borda (Tabela 7, Figuras 26, 27, 28). Não houve diferença significativa da densidade de plântulas nas florestas madura, de borda e perturbada, assim como em relação às florestas aberta com palmeiras, de borda e perturbada (Tabela 4). No entanto, a densidade de plântulas na floresta madura foi maior do que na floresta aberta com

palmeiras (Tabela 7, Figura 28). Já a densidade de indivíduos jovens na floresta madura foi diferente dos demais tipos de floresta (Tabela 7). Não houve diferença da densidade de indivíduos adultos entre os tipos florestais.

Na floresta madura, a distribuição das classes de altura dos indivíduos de *A. maripa* apresentou um padrão de J-invertido (Figura 29). Enquanto que indivíduos jovens desta espécie na classe de altura de 1 a 2 m foram mais abundantes do que plântulas nas florestas aberta com palmeiras e perturbada (Figuras 28 e 29). Os padrões de densidade por estádios de vida e classes de altura foram semelhantes entre esses dois últimos tipos florestais citados (Figuras 28 e 29).

Tabela 7: Densidade média (indivíduos/ha) e desvio padrão de indivíduos em diferentes estádios de vida de populações de *A. maripa* em diferentes tipos florestais em floresta de terra firme na região norte da FLONA do Tapajós, Belterra (PA).

| Estádio de vida | Floresta madura | Floresta aberta c/ palmeiras | Floresta de borda | Floresta perturbada |
|-----------------|------------------|------------------------------|-------------------|---------------------|
| plântulas | 54,7 a (82,2) | 6,3 b (13,8) | 3,8 ab (7,1) | 22,5 ab (47,4) |
| jovens | 54,2 a (74,7) | 20,6 b (39,8) | 3,8 b (8,2) | 37,5 b (73,8) |
| adultos | 6,4 a (9,1) | 1,3 a (3,8) | 1,3 a (3,8) | 2,5 a (5,1) |

Obs. Letras minúsculas diferentes na mesma linha referem-se a valores de densidade significativamente diferentes entre tipos de floresta ($P < 0,05$).

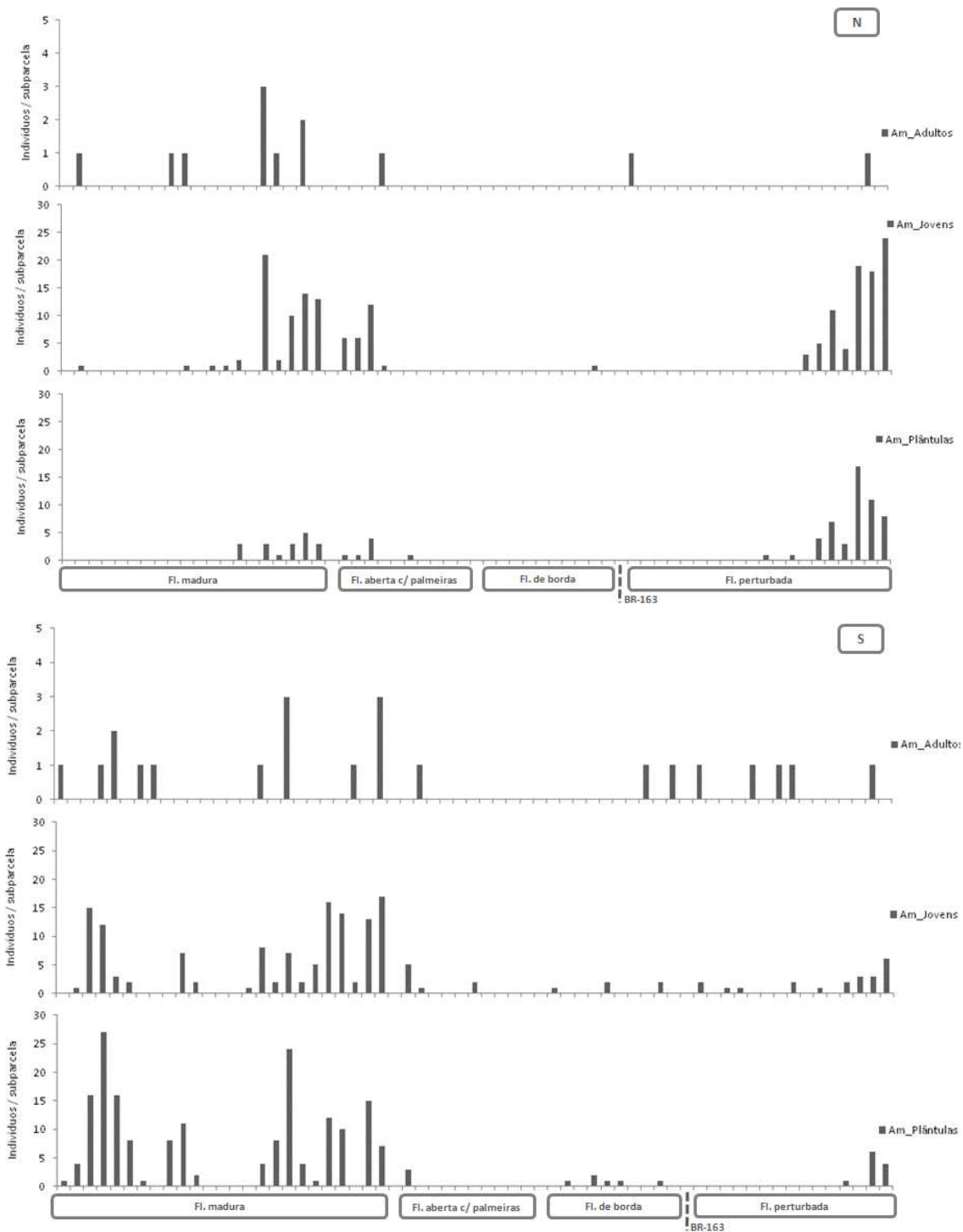


Figura 26: Abundância de plântulas, indivíduos jovens e adultos de *A. maripa* nas subparcelas ao longo das duas tranções (N e S) em um gradiente de florestas naturais a perturbadas na região norte da FLONA do Tapajós.

Attalea maripa

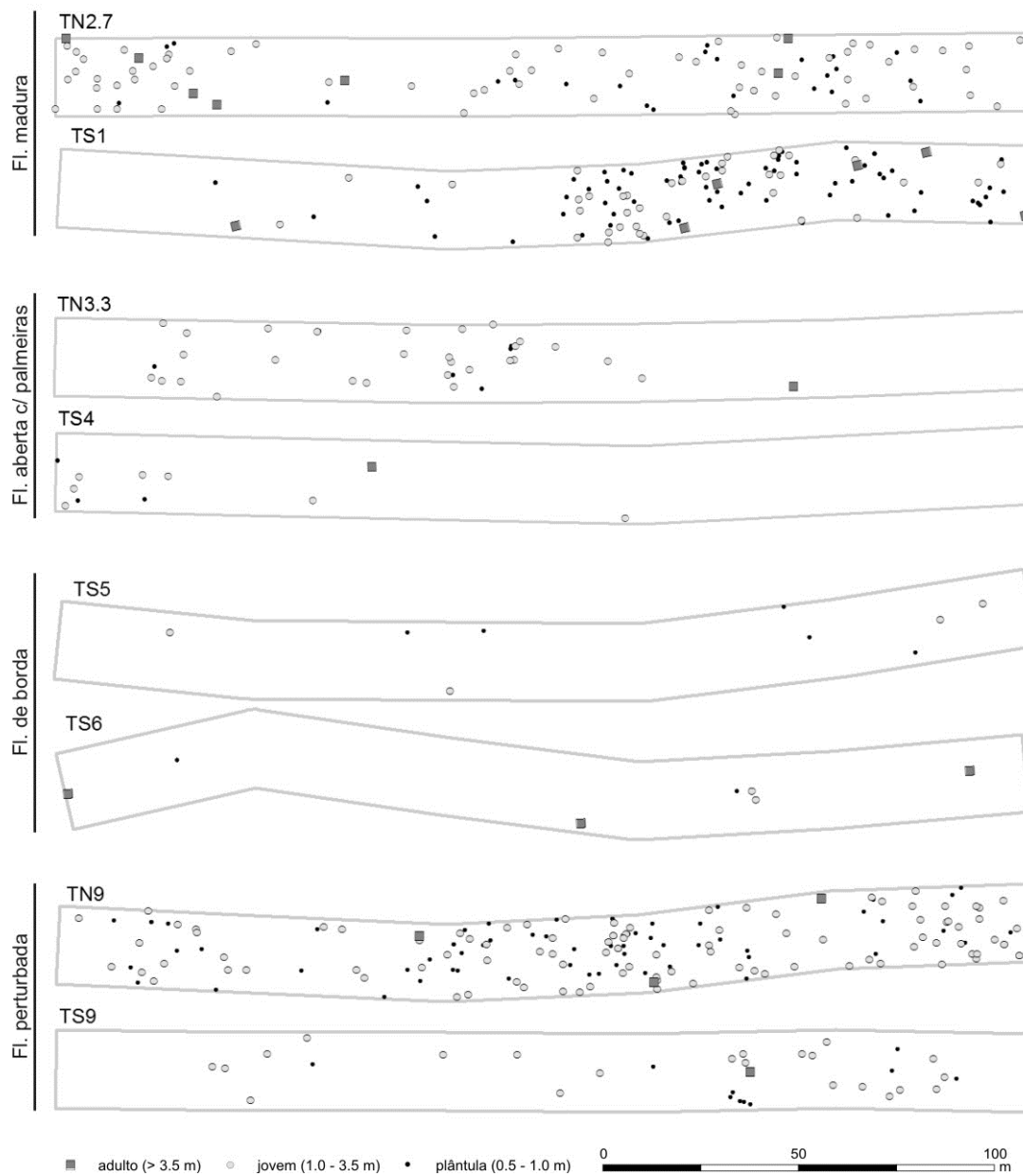


Figura 27: Distribuição espacial dos indivíduos de *A. maripa* mapeados ao longo de duas parcelas para cada tipo florestal em uma floresta de terra firme na região da FLONA do Tapajós.

Attalea maripa

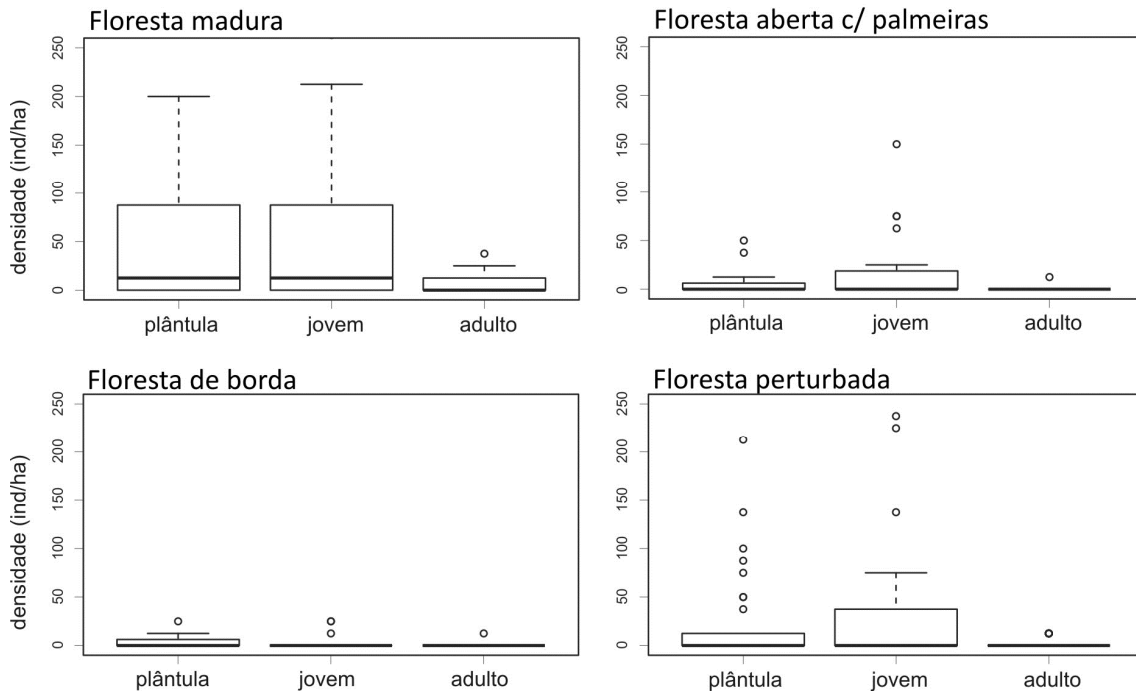


Figura 28: Densidade de indivíduos nos estádios de vida de *A. maripa* nos diferentes tipos florestais em floresta de terra firme na região norte da FLONA do Tapajós (Belterra, PA) (a linha central em negrito representa a mediana, a caixa o maior e menor quartil, as linhas os extremos valores máximos e mínimos, os círculos representam os *outliers*).

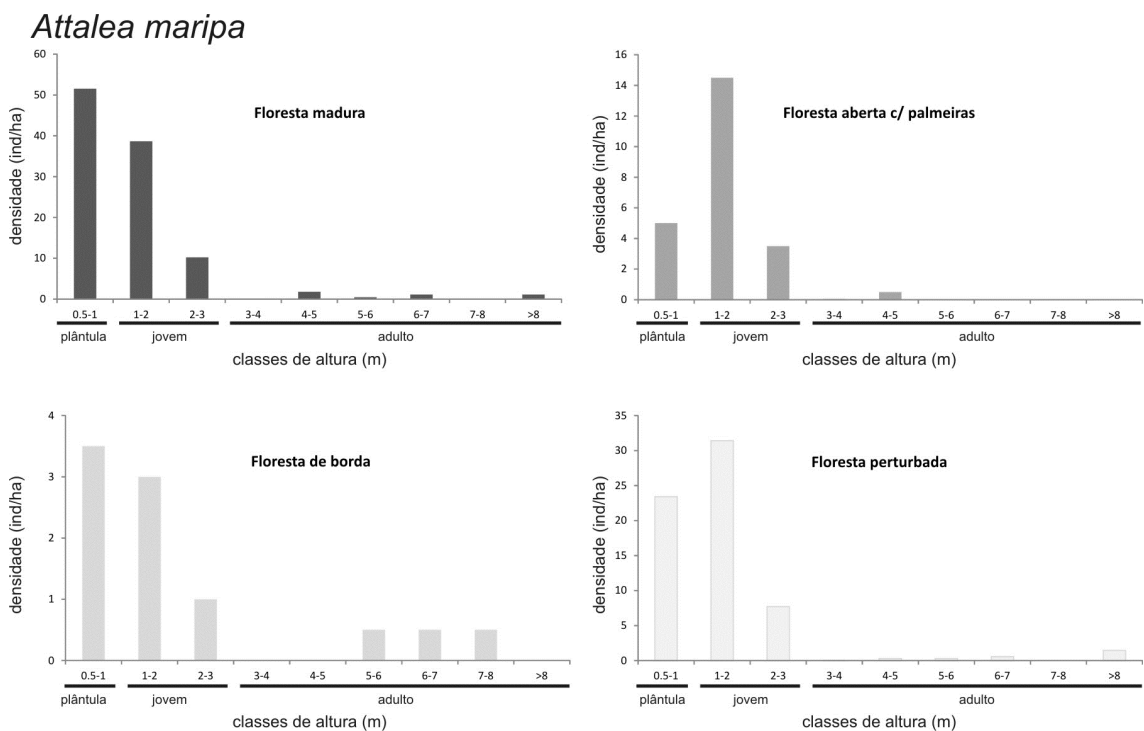


Figura 29: Densidade (indivíduos/ha) da espécie *A. maripa* por classe de altura (m) nos diferentes tipos florestais em floresta de terra firme na região norte da FLONA do Tapajós, Belterra (PA).

Para a espécie *A. maripa*, a abundância de plântulas foi relacionada com a menor abertura do dossel e área basal de árvores vivas (Tabela 8). Já indivíduos jovens foram mais presentes em locais com maior abundância de árvores vivas (Tabela 8). A abundância de indivíduos adultos de *A. maripa* não foi influenciada pelas características da estrutura da floresta analisadas neste estudo (Tabela 8).

Tabela 8: Relação abundância de indivíduos nos três estádios de vida de *A. maripa* com variáveis de estrutura da floresta nos quatro tipos florestais em uma floresta de terra firme na região norte da FLONA do Tapajós, Belterra (PA).

| | Diferença de desviância escalonada | P | Coefficiente | Erro padrão |
|------------------------------|------------------------------------|--------------|--------------|-------------|
| Adultos | | | | |
| % de abertura do dossel | 0,915 | 0,339 | | |
| Área basal de árvores vivas | 0,058 | 0,810 | | |
| Abundância de árvores vivas | 0,479 | 0,489 | | |
| Área basal de árvores mortas | 0,040 | 0,841 | | |
| Abundância de lianas | 2,976 | 0,085 | | |
| Jovens | | | | |
| % de abertura do dossel | 0,192 | 0,662 | | |
| Área basal de árvores vivas | 1,083 | 0,300 | | |
| Abundância de árvores vivas | 10,150 | 0,002 | 0,04415 | 0,01623 |
| Área basal de árvores mortas | 0,528 | 0,469 | | |
| Abundância de lianas | 0,528 | 0,469 | | |
| Plântulas | | | | |
| % de abertura do dossel | 5,043 | 0,027 | -0,4283 | 0,2427 |
| Área basal de árvores vivas | 5,291 | 0,023 | -0,2307 | 0,1255 |
| Abundância de árvores vivas | 1,308 | 0,255 | | |
| Área basal de árvores mortas | 0,002 | 0,966 | | |
| Abundância de lianas | 0,000 | 0,999 | | |

Obs. Para o estágio de vida adulto utilizou-se a família Poisson. Para plântulas e jovens utilizou-se a família Quasi-poisson. Para todos os estádios de vida utilizou-se Log link. Valores de P em negrito são significativos.

Plântulas de *A. maripa* ocorreram predominantemente em padrão agrupado (Tabela 9, Figuras 30, 31 e 32). Os agrupamentos mais intensos ocorreram nas florestas madura e perturbada, e a escala de distância destacada foi a de aproximadamente 70 m (Figuras 30 e 31).

Tabela 9: Síntese dos resultados das análises TTLQV e Função K(d) de Ripley de distribuição espacial e associações dos estádios dos estádios de vida de *A. maripa* nos diferentes tipos florestais em floresta de terra firme na região norte da FLONA do Tapajós (Belterra, PA) (a, distribuição agrupada; r, distribuição regular; R, repulsão; n, sem padrão, distribuição aleatória; -, ausência de dados, não foi aplicado). Números em parênteses representam o número de parcelas com o padrão espacial.

| Análise | Estádio ou associação | Fl. madura | Fl. aberta c/ palmeiras | Fl. de borda | Fl. perturbada |
|--|-----------------------|--------------|----------------------------|-----------------|----------------|
| TTLQV (escala de distância em até 125 m) | Plântulas | a (3), n (2) | n (1) | n (1) | a (2), n (1) |
| | Jovens | n (4), a (2) | n (1), a (1) | - | a (3), n (1) |
| | Adultos | n (4) | - | - | - |
| Distribuição espacial | | | | | |
| Ripley (escala de distância em até 25 m) | Plântulas | a (4), n (1) | a (1) | a (1) | a (2), n (1) |
| | Jovens | a (4), n (2) | n (2) | n (1) | n (4), a (1) |
| | Adultos | n (3), a (1) | - | - | - |
| Associação espacial | | | | | |
| | Plântulas x Adultos | n (4), R (1) | - | - | n (1) |
| | Jovens x Plântulas | n (6), R (1) | n (2) | n (1) | n (3) |
| | Adultos x Jovens | n (4), R (1) | - | - | n (2) |

Obs. $P < 0,01$ e 1000 simulações de Monte Carlo.

Plântulas de *Attalea maripa*

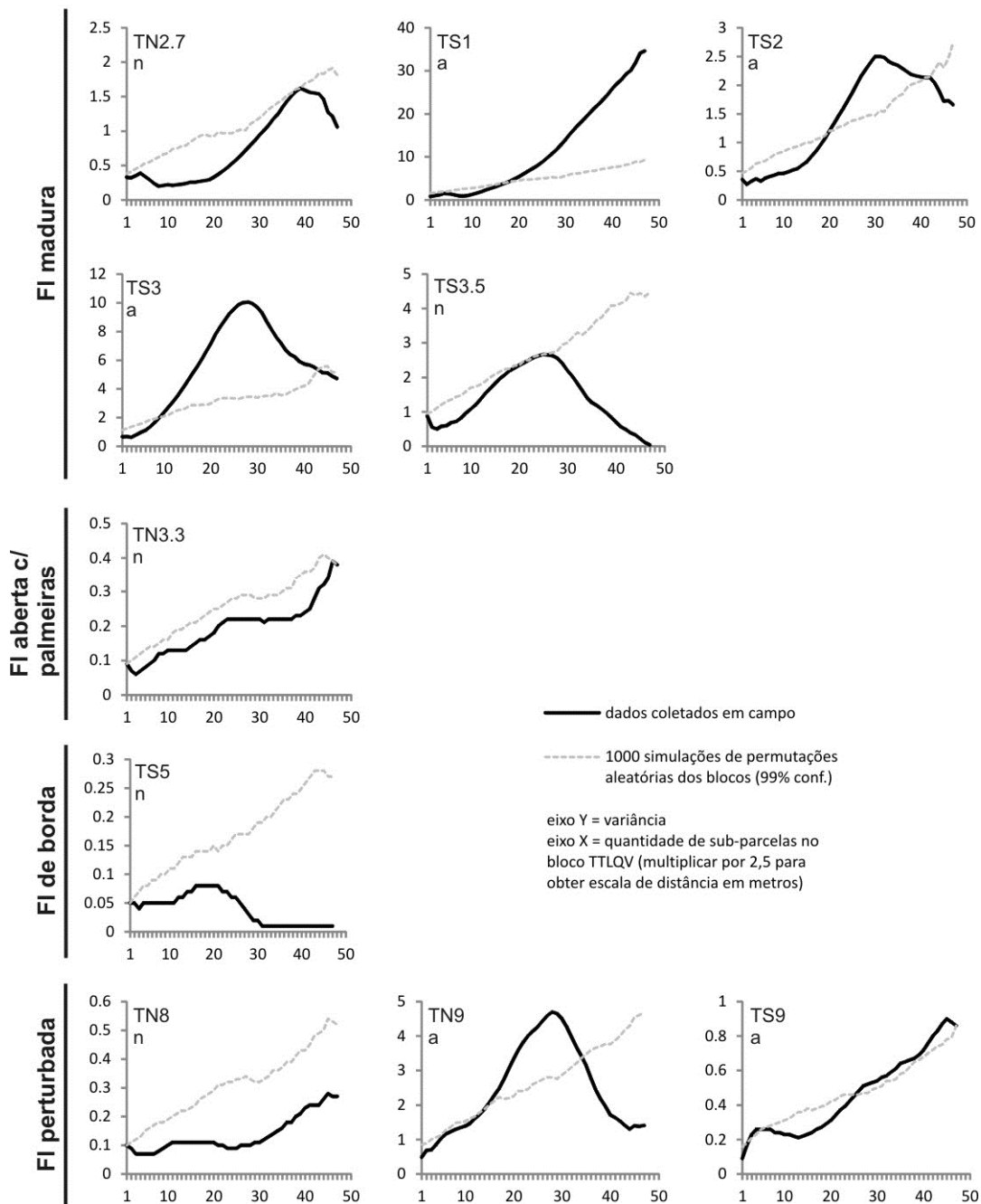


Figura 30: Gráficos de padrões de distribuição espacial de plântulas de *A. maripa* nos quatro tipos florestais em floresta de terra firme na região norte da FLONA do Tapajós (Belterra, PA), usando o método de variância móvel entre blocos de parcelas (TTLQV).

Plântulas de *Attalea maripa*

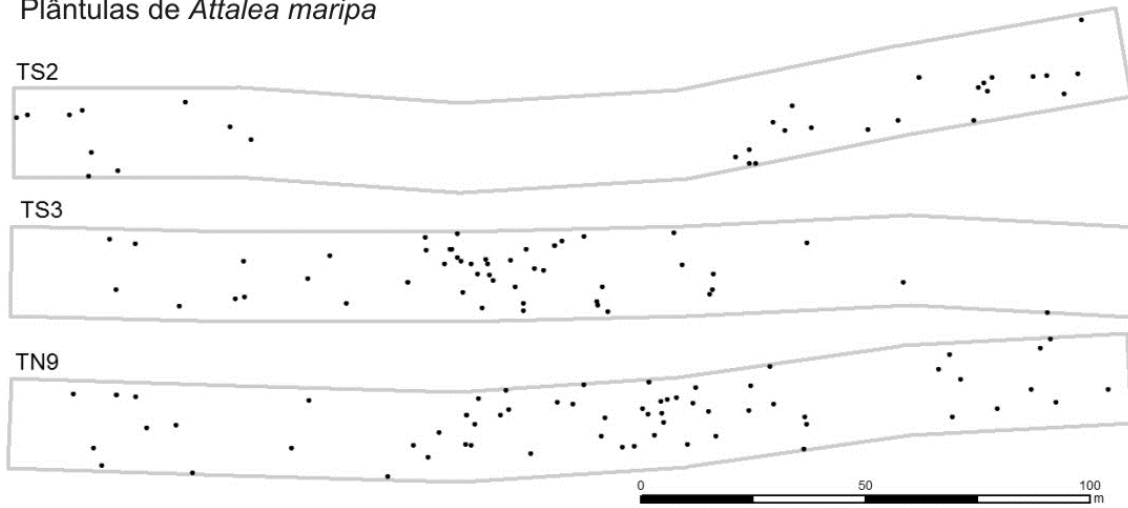


Figura 31: Distribuição espacial de plântulas de *A. maripa* mapeados ao longo de três parcelas, exibindo agrupamentos em escala de distância de aproximadamente 70 m, em floresta de terra firme na norte região da FLONA do Tapajós (Belterra, PA).

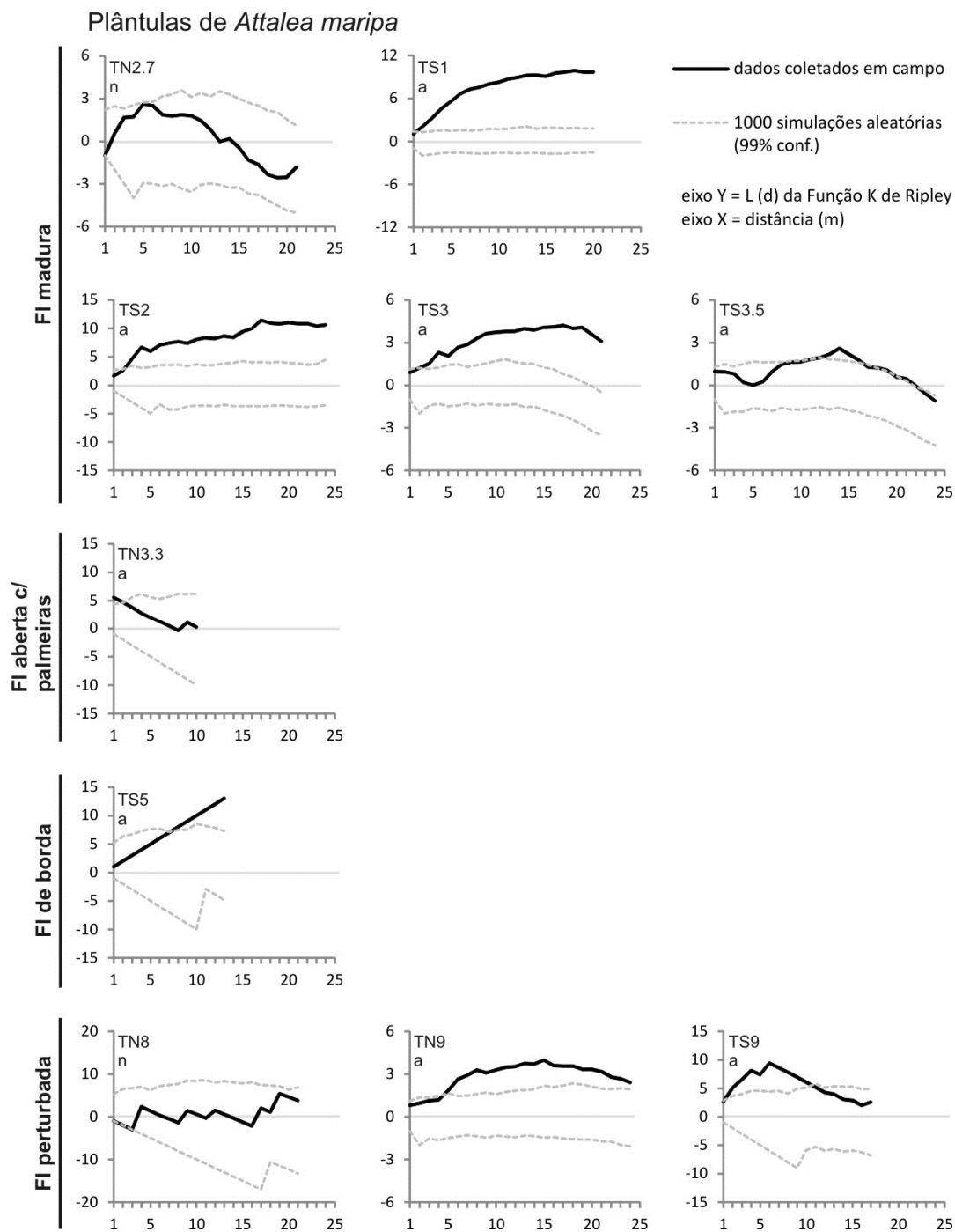


Figura 32: Gráficos L(d) da Função K de Ripley da distribuição espacial de plântulas de *A. maripa* em quatro diferentes tipos de floresta em floresta de terra firme na norte região norte da FLONA do Tapajós (Belterra, PA).

Indivíduos jovens de *A. maripa* ocorreram tanto em distribuição agrupada como distribuição aleatória (Tabela 9, Figuras 33 e 34). Em escalas mais finas (inferiores a 25 m),

esses indivíduos apresentaram predominantemente distribuição agrupada na floresta madura e aleatória nos demais tipos de floresta (Tabela 9, Figura 34).

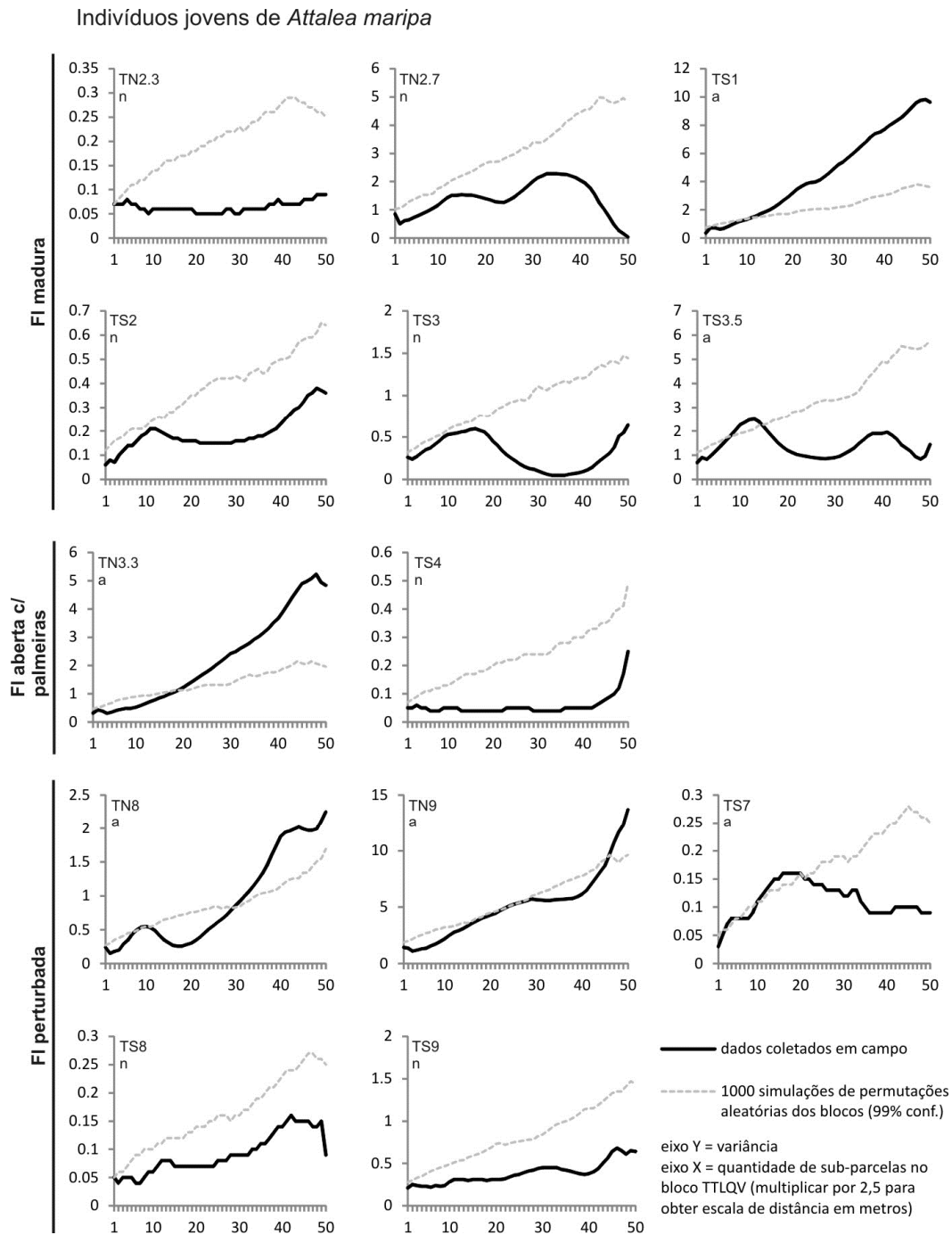


Figura 33: Padrões de distribuição espacial de indivíduos jovens de *A. maripa* nos três tipos florestais em uma floresta de terra firme na região norte da FLONA do Tapajós, usando o método de variância móvel entre blocos de parcelas (TTLQV).

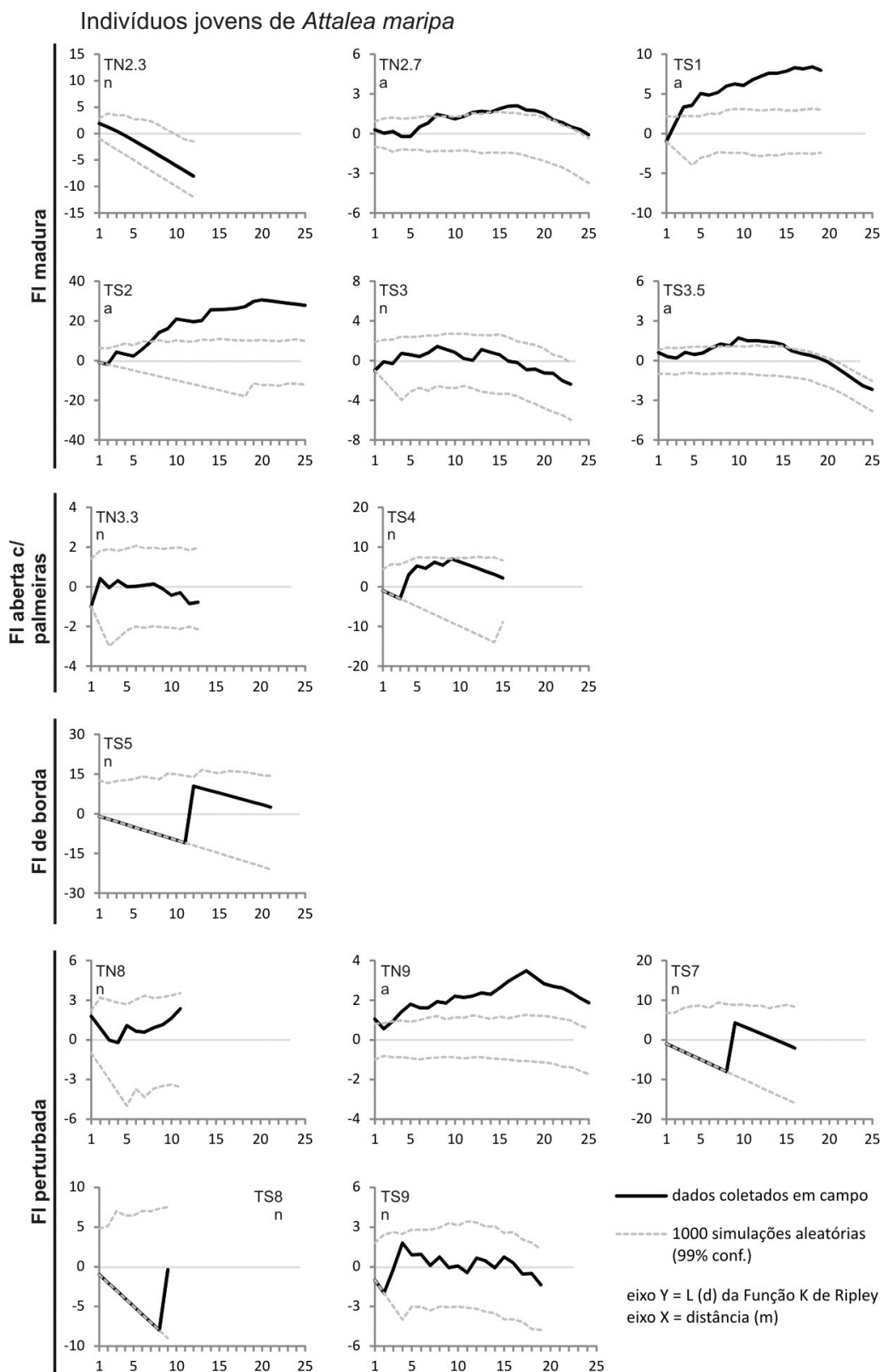


Figura 34: Gráficos $L(d)$ da Função K de Ripley da distribuição espacial de indivíduos jovens de *A. maripa* em quatro diferentes tipos de floresta em floresta de terra firme na região norte da FLONA do Tapajós (Belterra, PA).

Indivíduos adultos de *A. maripa* apresentaram distribuição aleatória na floresta madura (Tabela 9, Figuras 35 e 36). Os demais tipos florestais não apresentaram abundância de indivíduos suficiente e, portanto, não foram analisados.

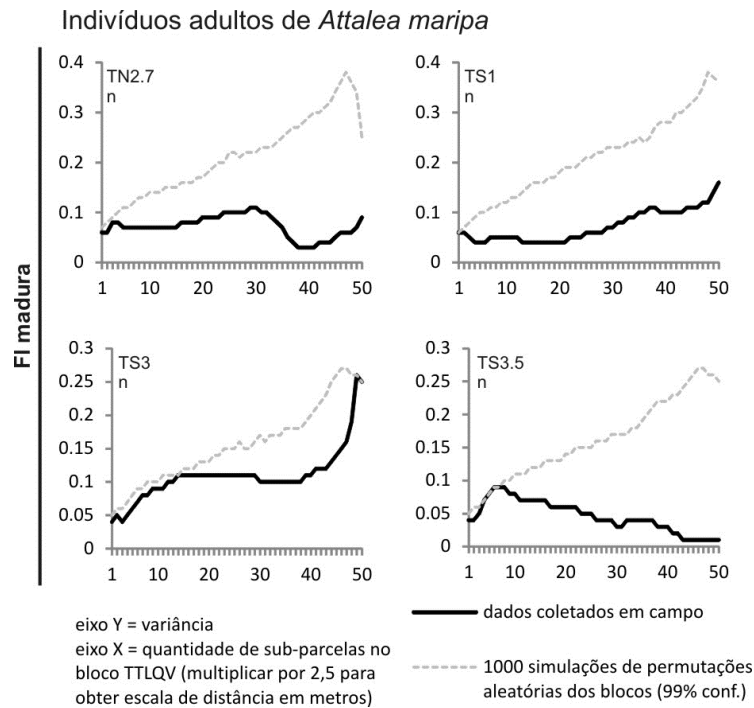


Figura 35: Padrões de distribuição espacial aleatória de indivíduos adultos de *A. maripa* em floresta madura de terra firme na FLONA do Tapajós (Belterra, PA), usando o método de variância móvel entre blocos de parcelas (TTLQV).

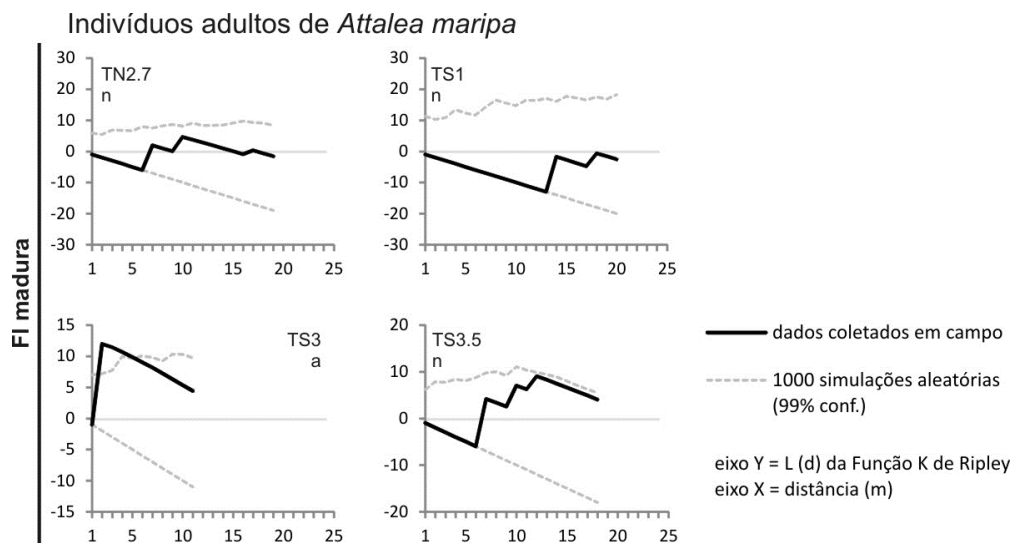


Figura 36: Gráfico $L(d)$ da Função K de Ripley de distribuição espacial de indivíduos adultos de *A. maripa* na floresta madura de terra firme na região norte da FLONA do Tapajós (Belterra, PA).

A associação espacial entre os estádios de vida de *A. maripa* foi predominantemente independente em todos os tipos de floresta (Tabela 9, Figuras 37, 38 e 39). As parcelas nas florestas aberta com palmeiras e de borda não apresentaram indivíduos adultos suficientes para a análise das associações entre esse estágio de vida.

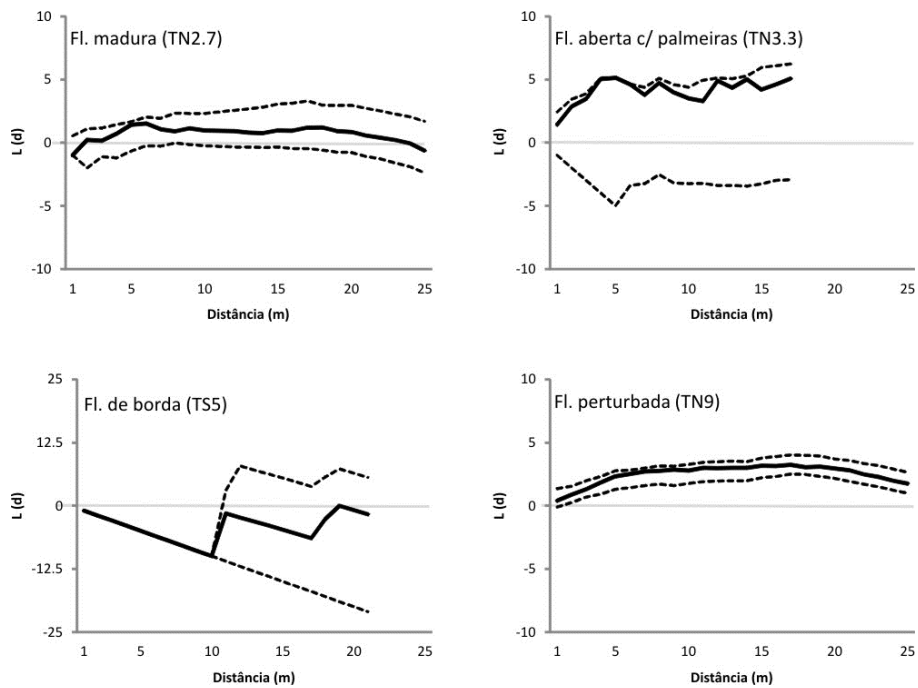


Figura 37: Gráficos $L(d)$ da Função K de Ripley de exemplos representativos de associação espacial entre plântulas e indivíduos jovens de *A. maripa* em quatro diferentes tipos de floresta em floresta de terra firme na região norte da FLONA do Tapajós (Belterra, PA).

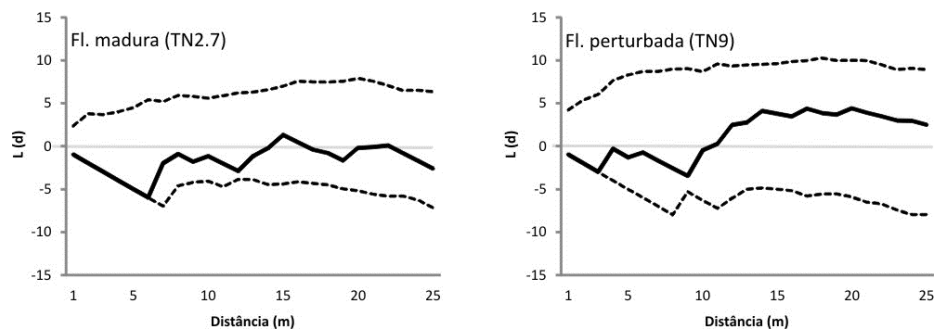


Figura 38: Gráficos $L(d)$ da Função K de Ripley de exemplos representativos de associação espacial entre plântulas e indivíduos adultos de *A. maripa* nas florestas madura e perturbada em floresta de terra firme na região norte da FLONA do Tapajós (Belterra, PA).

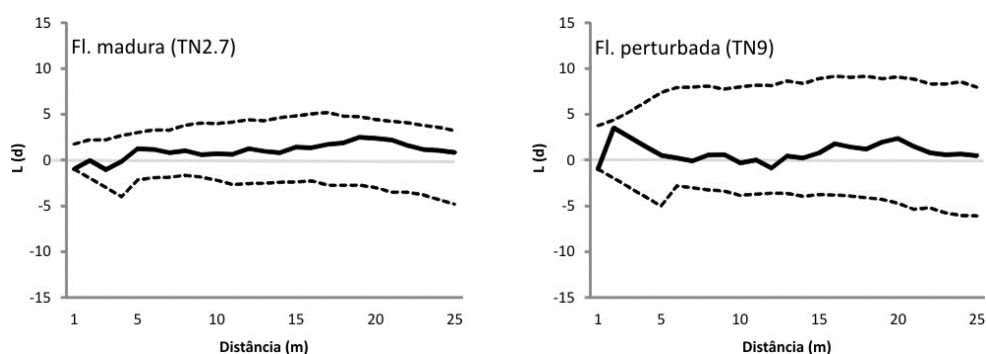


Figura 39: Gráficos L(d) da Função K de Ripley de exemplos representativos de associação espacial entre indivíduos jovens e adultos de *A. maripa* nas florestas madura e perturbada em floresta de terra firme na região norte da FLONA do Tapajós (Belterra, PA).

Oenocarpus distichus

Para a espécie *O. distichus*, foram amostrados 770 indivíduos, com altura máxima estimada de 29 m e DAP entre 8,7 a 26,1 cm (20 indivíduos com DAP, média = 18,8 e desvio padrão = 4,3).

Diferentemente das populações das espécies do gênero *Attalea*, as densidades de indivíduos nos três estádios de vida de *O. distichus* foram similares (Figuras 40, 41 e 42) e não houve diferença entre os diferentes tipos florestais (Tabela 10). A distribuição por classes de altura da densidade de indivíduos de *O. distichus* apresentou padrão J-invertido nos quatro tipos florestais (Figura 43). Além disso, as abundâncias de indivíduos nos três estádios de vida de *O. distichus* não foram influenciadas por nenhuma das variáveis de estrutura de florestas analisadas (Tabela 11).

TABELA 10: Densidade média (indivíduos/ha) e desvio padrão de indivíduos em diferentes estádios de vida de populações de *O. distichus* em diferentes tipos de floresta em floresta de terra firme na região norte da FLONA do Tapajós, Belterra (PA).

| Estádio de vida | Floresta madura | Floresta aberta c/ palmeiras | Floresta de borda | Floresta perturbada |
|-----------------|-----------------|---------------------------------|-------------------|---------------------|
| plântulas | 33,6 a | 47,5 a | 32,5 a | 61,4 a |
| | (40,8) | (47,7) | (34,0) | (99,0) |
| jovens | 19,7 a | 15,0 a | 21,3 a | 23,2 a |
| | (23,0) | (18,4) | (22,6) | (33,1) |
| adultos | 3,1 a | 1,3 a | 3,8 a | 2,5 a |
| | (5,5) | (3,8) | (5,9) | (5,9) |

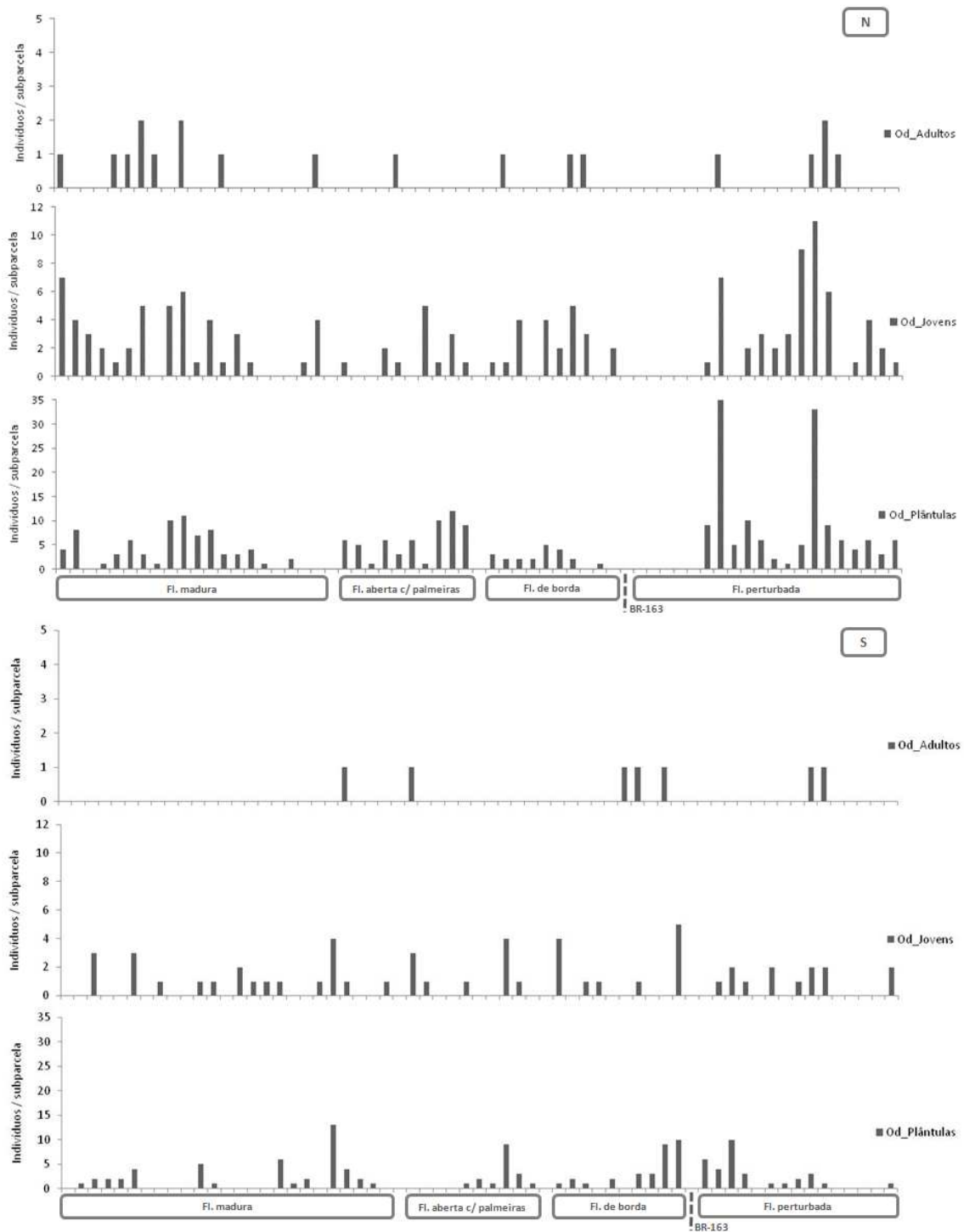


Figura 40: Abundância de plântulas, indivíduos jovens e adultos de *O. distichus* nas subparcelas ao longo duas transeções (N e S) em um gradiente de florestas naturais a perturbadas na região norte da FLONA do Tapajós (Belterra, PA).

Oenocarpus distichus

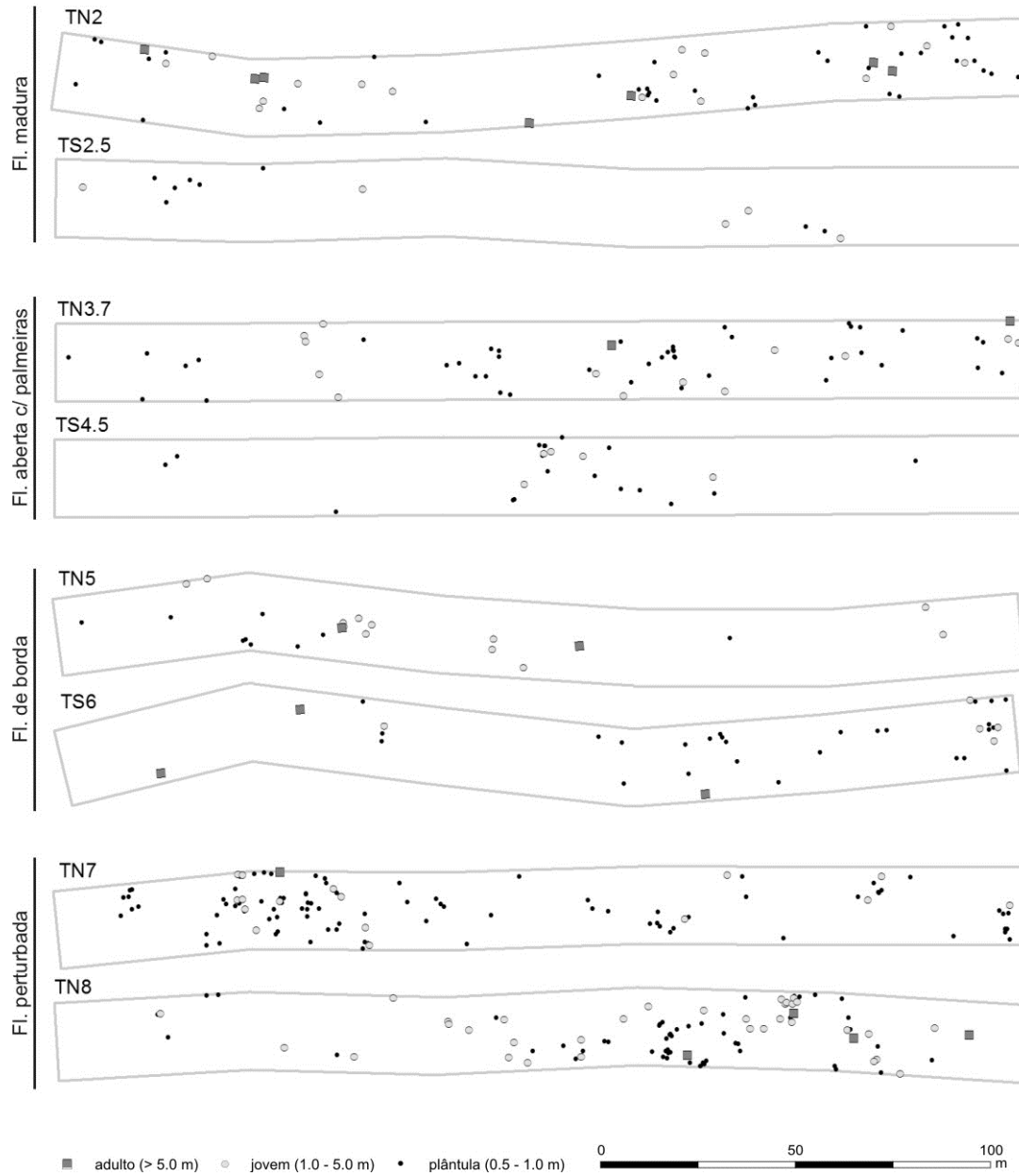


Figura 41: Distribuição espacial dos indivíduos de *O. distichus* mapeados ao longo de duas parcelas para cada tipo florestal em floresta de terra firme na região da FLONA do Tapajós (Belterra, PA).

Oenocarpus distichus

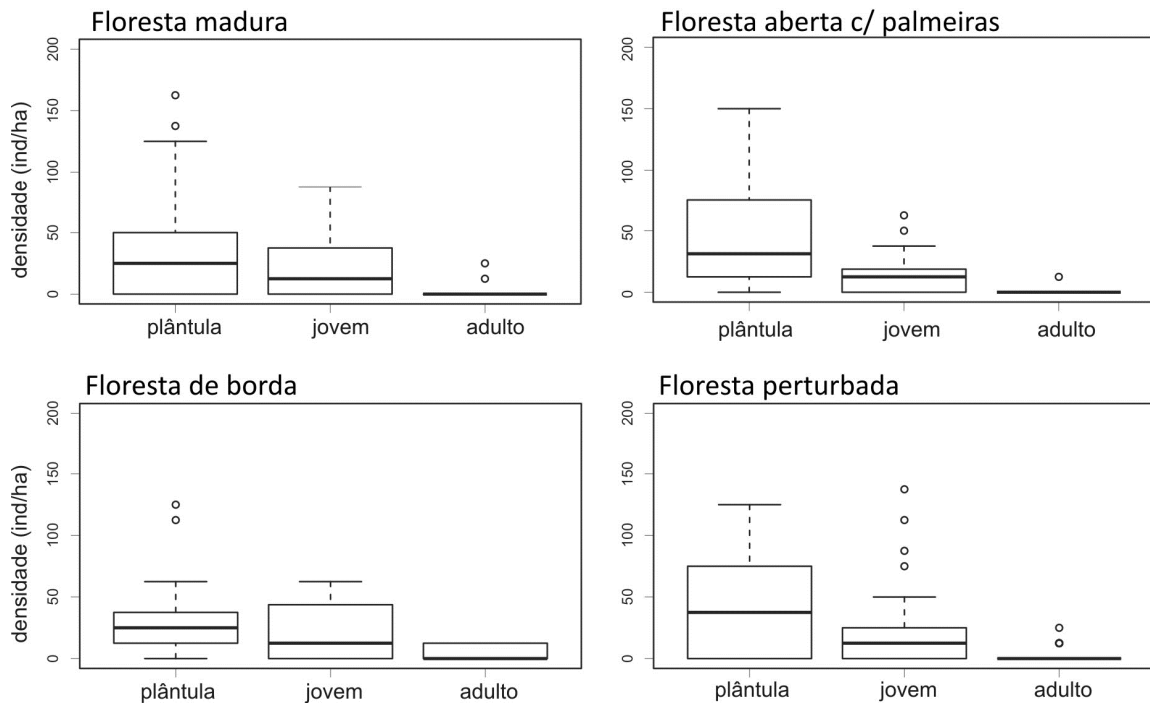


Figura 42: Densidade de indivíduos nos estádios de vida de *O. distichus* nos diferentes tipos de floresta em floresta de terra firme na região norte da FLONA do Tapajós (Belterra, PA) (a linha central em negrito representa a mediana, a caixa o maior e menor quartil, as linhas aos extremos valores máximos e mínimos, os círculos representam os *outliers*).

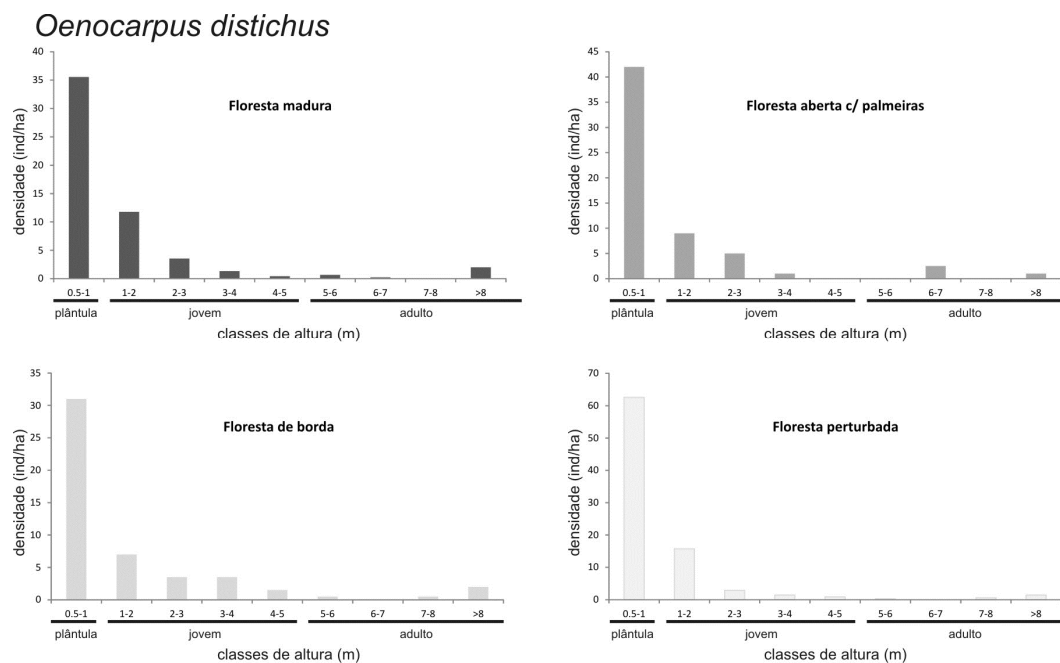


Figura 43: Densidade (indivíduos/ha) da espécie *O. distichus* por classe de altura (m) nos diferentes tipos de floresta em floresta de terra firme na região norte da FLONA do Tapajós (Belterra, PA).

Tabela 11: Relação abundância de indivíduos nos três estádios de vida de *O. distichus* com variáveis de estrutura da floresta em floresta de terra firme na região norte da FLONA do Tapajós, Belterra (PA).

| | Estatística | P |
|------------------------------|--------------------|----------|
| Adultos | | |
| % de abertura do dossel | 0,128 | 0,721 |
| Área basal de árvores vivas | 1,683 | 0,195 |
| Abundância de árvores vivas | 1,603 | 0,205 |
| Área basal de árvores mortas | 0,762 | 0,383 |
| Abundância de lianas | 0,179 | 0,673 |
| Jovens | | |
| % de abertura do dossel | 0,178 | 0,674 |
| Área basal de árvores vivas | 2,024 | 0,158 |
| Abundância de árvores vivas | 0,103 | 0,749 |
| Área basal de árvores mortas | 1,670 | 0,199 |
| Abundância de lianas | 0,021 | 0,886 |
| Plântulas | | |
| % de abertura do dossel | 0,071 | 0,790 |
| Área basal de árvores vivas | 0,001 | 0,973 |
| Abundância de árvores vivas | 0,004 | 0,950 |
| Área basal de árvores mortas | 3,718 | 0,056 |
| Abundância de lianas | 1,516 | 0,221 |

Obs. Para o estágio de vida adulto utilizou-se a família Poisson. Para plântulas e jovens utilizou-se a família Quasi-poisson. Para todos os estádios de vida utilizou-se Log link. Valores de P em negrito são significativos.

Plântulas de *O. distichus* ocorreram predominantemente em padrão agrupado e em diferentes escalas de agrupamento (Tabela 12, Figuras 44, 45 e 46). Os agrupamentos mais intensos ocorreram em escalas de distância entre 90 e 100 m, mas também foram identificados agrupamentos nas escalas menores de distância entre 50 e 60 m e entre 15 e 20 m (Figuras 44, 45 e 46). Entretanto, a floresta de borda foi uma exceção, onde em escalas maiores predominou a distribuição regular de plântulas e em escalas mais finas tanto distribuições aleatórias quanto agrupadas (Tabela 12, Figuras 44 e 45).

Tabela 12: Síntese dos resultados das análises TTLQV e da Função K(d) de Ripley da distribuição espacial e associações dos estádios dos estádios de vida de *O. distichus* nos diferentes tipos florestais em floresta de terra firme na região norte da FLONA do Tapajós (Belterra, PA) (a, distribuição agrupada; r, distribuição regular; R, repulsão; n, sem padrão, distribuição aleatória; -, ausência de dados, não foi aplicado). Números em parênteses representam o número de parcelas com o padrão espacial.

| Análise | Estádio ou associação | Fl. madura | Fl. aberta c/ palmeiras | Fl. de borda | Fl. perturbada |
|--|------------------------------|--------------|----------------------------|------------------------|---------------------|
| TTLQV (escala de distância em até 125 m) | Plântulas | a (4), n (4) | a (2), n (1) | r (2), a (1), n (1) | a (3), n (1), r (1) |
| | Jovens | n (6), a (1) | n (3), a (1) | n (3), a (1) | n (3), a (1) |
| | Adultos | n (1) | - | - | - |
| Ripley (escala de distância em até 25 m) | Distribuição espacial | | | | |
| | Plântulas | a (5), n (3) | a (2), n (1) | a (2), n (2) | a (3), n (2) |
| | Jovens | n (5), a (2) | n (3), a (1) | a (2), n (2) | a (2), n (2) |
| | Adultos | n (1) | - | - | - |
| | Associação espacial | | | | |
| | Plântulas x Adultos | n (2) | - | n (1) | n (1) |
| | Jovens x Plântulas | n (9) | n (3), R (1) | n (3), R (1) | n (4), R (1) |
| Adultos x Jovens | n (2) | - | n (1) | n (1) | |

Plântulas de *Oenocarpus distichus*

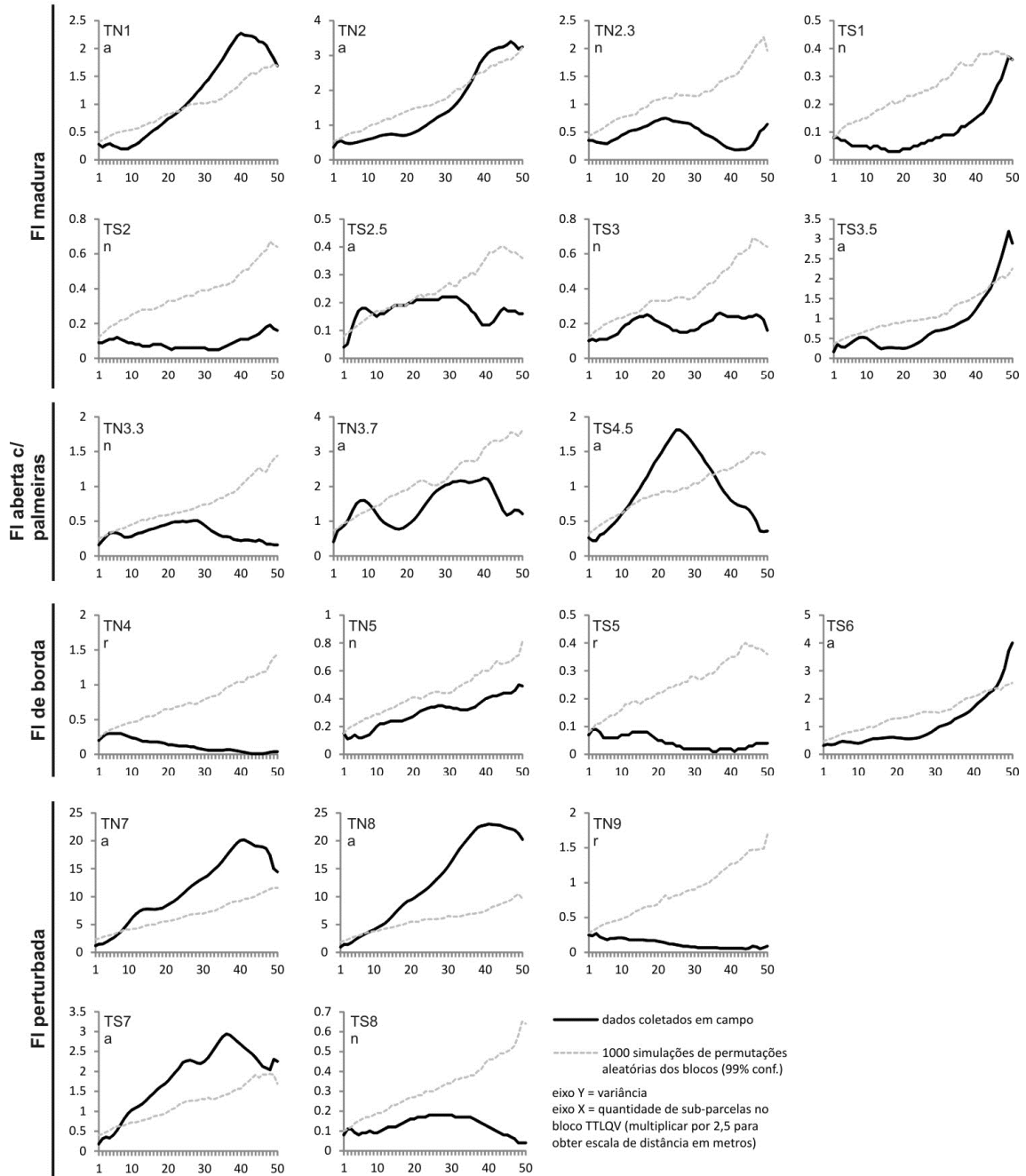


Figura 44: Padrões de distribuição espacial de plântulas de *O. distichus* em quatro tipos florestais em terra firme na região norte da FLONA do Tapajós, usando o método de variância móvel entre blocos de parcelas (TTLQV).

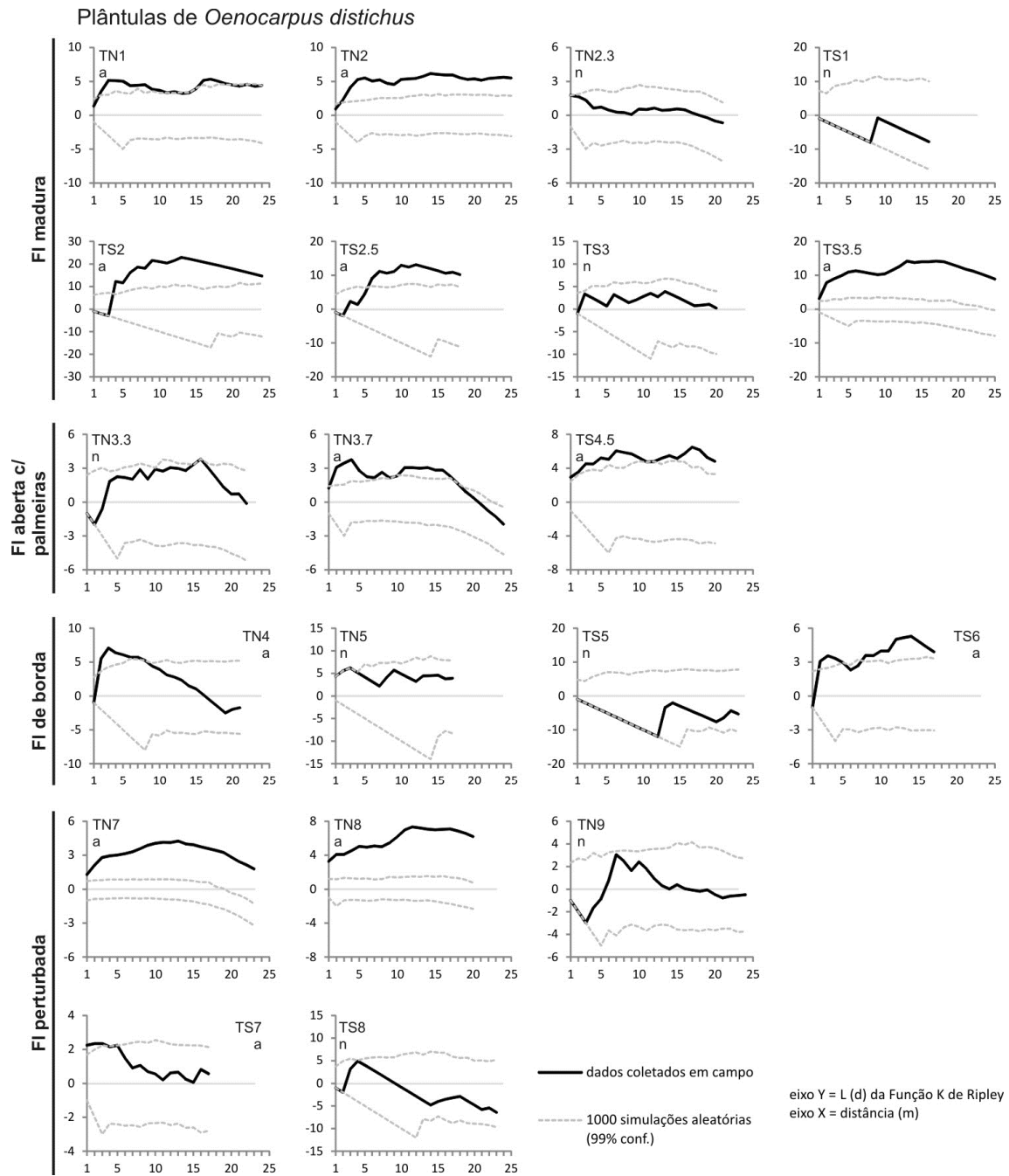


Figura 45: Gráficos L(d) da Função K de Ripley da distribuição espacial de plântulas de *O. distichus* em quatro diferentes tipos de floresta em floresta de terra firme na região norte da FLONA do Tapajós (Belterra, PA).

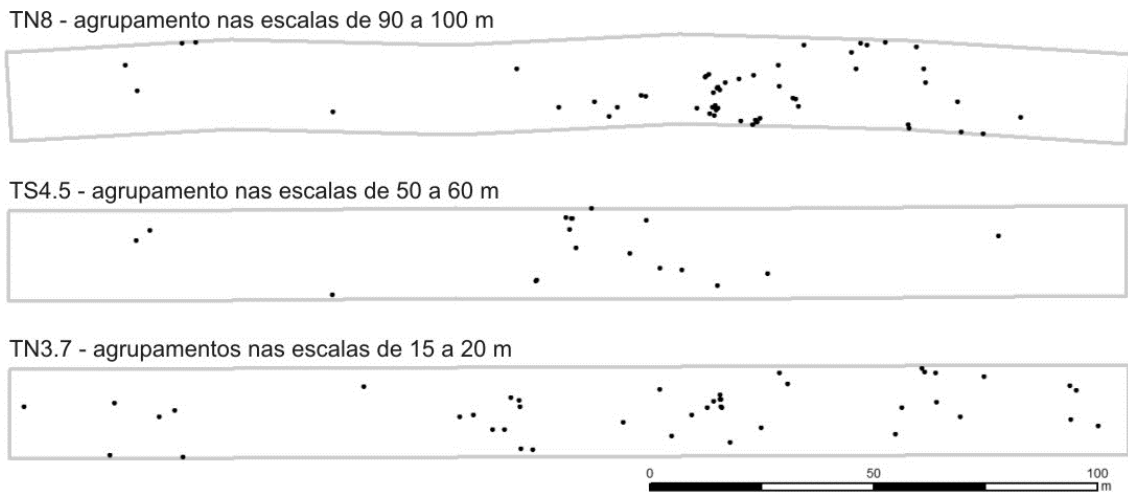


Figura 46: Distribuição espacial de plântulas de *O. distichus* mapeados ao longo de três parcelas, exibindo agrupamentos em diferentes escalas de distância, em floresta de terra firme na região da FLONA do Tapajós (Belterra, PA).

Diferentemente das plântulas, os indivíduos jovens de *O. distichus* ocorreram predominantemente em distribuição aleatória nos quatro tipos florestais (Tabela 12, Figuras 47 e 48). Indivíduos adultos desta espécie também apresentaram distribuição aleatória na floresta madura (Tabela 12, Figuras 49 e 50). Os demais tipos florestais não apresentaram abundância de indivíduos suficiente e, portanto, não foram analisados.

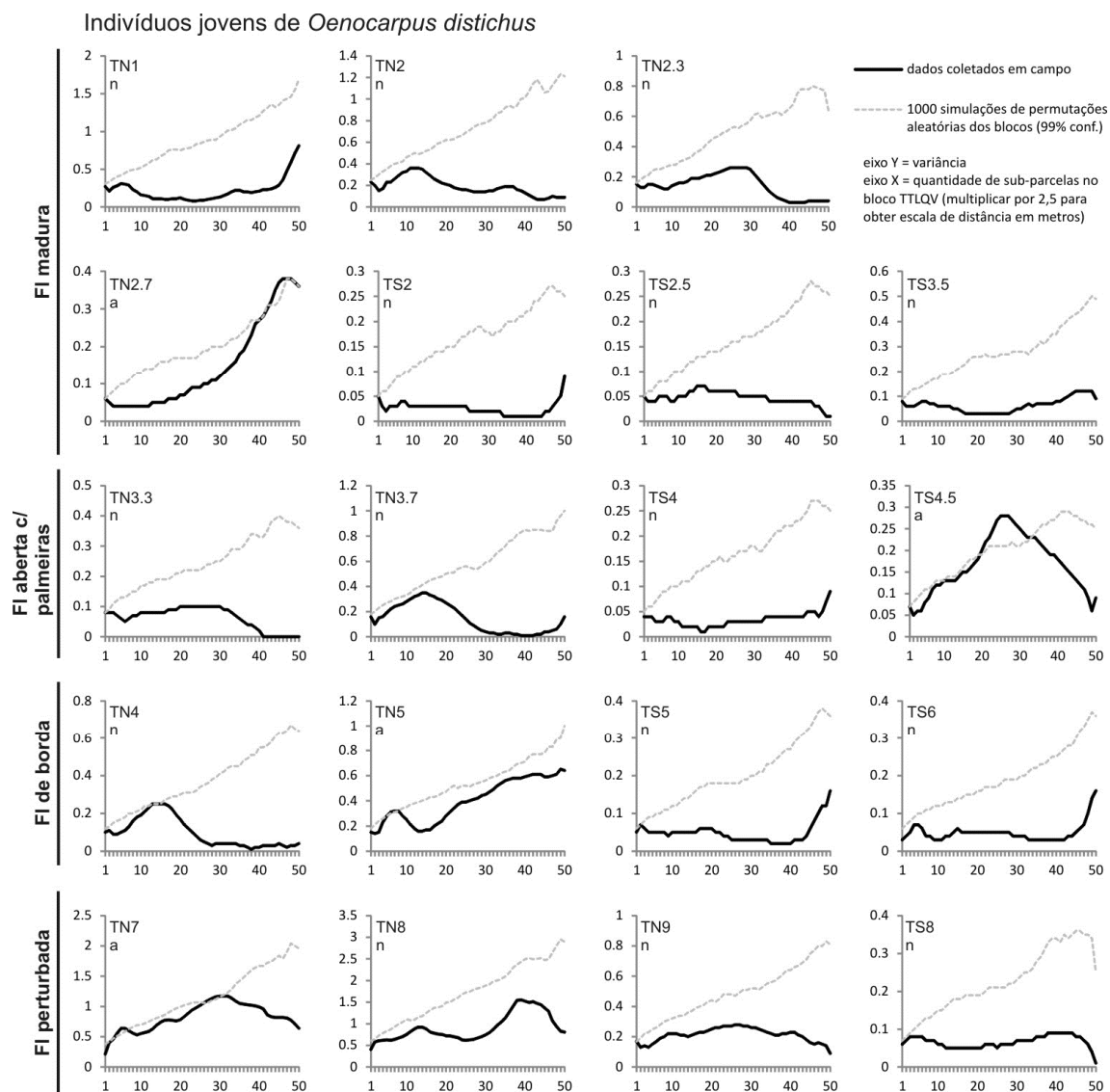


Figura 47: Padrões de distribuição espacial de indivíduos jovens de *O. distichus* em quatro tipos florestais em terra firme na região norte da FLONA do Tapajós (Belterra, PA), usando o método de variância móvel entre blocos de parcelas (TTLQV).

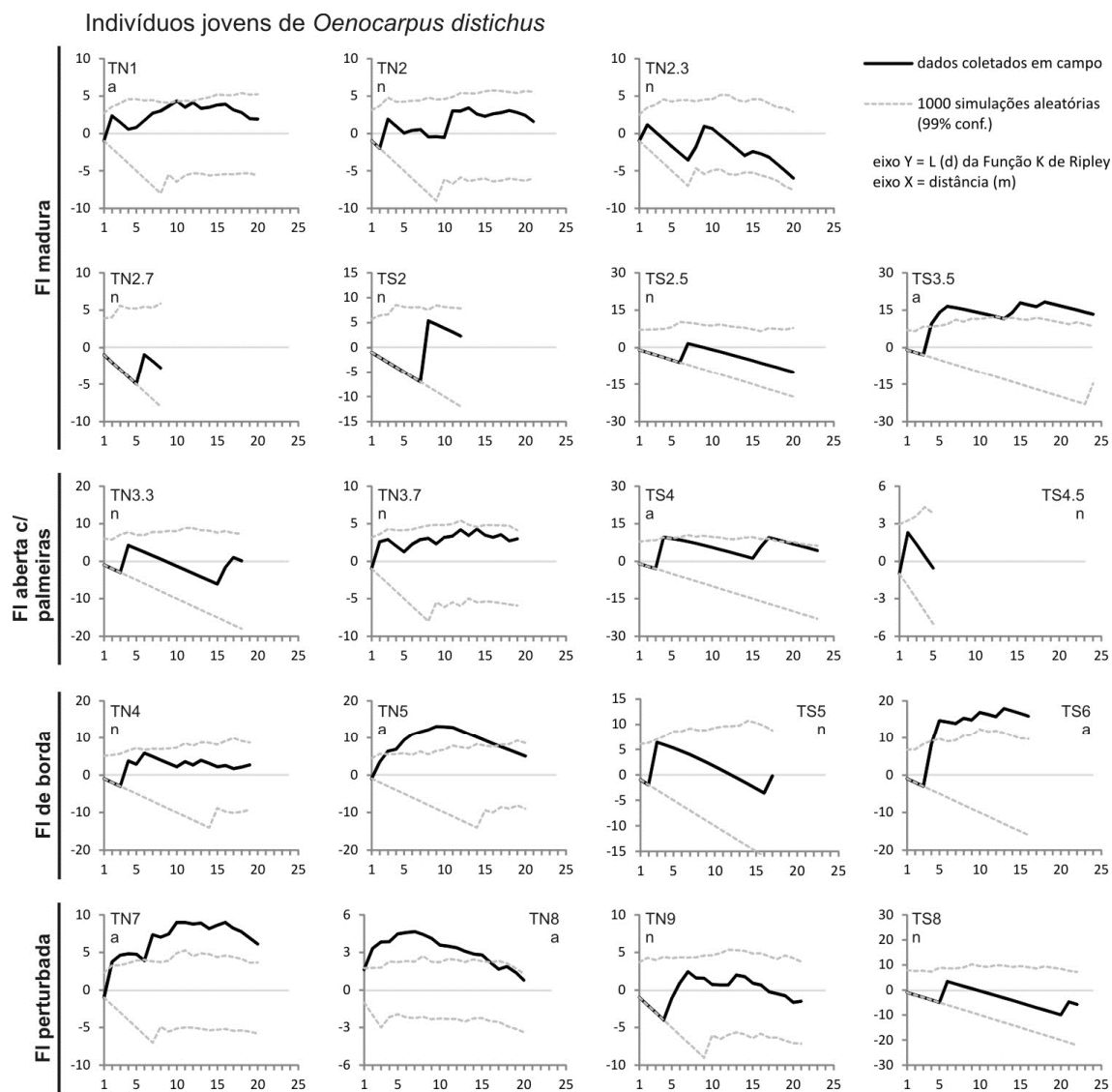


Figura 48: Gráficos L(d) da Função K de Ripley da distribuição espacial de indivíduos jovens de *O. distichus* em quatro diferentes tipos de floresta em floresta de terra firme na região norte da FLONA do Tapajós (Belterra, PA).

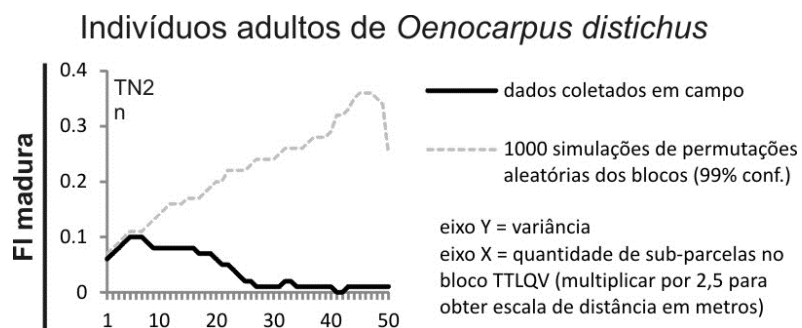


Figura 49: Padrão de distribuição espacial aleatório de indivíduos adultos de *O. distichus* em floresta madura de terra firme na FLONA do Tapajós (Belterra, PA), usando o método de variância móvel entre blocos de parcelas (TTLQV).

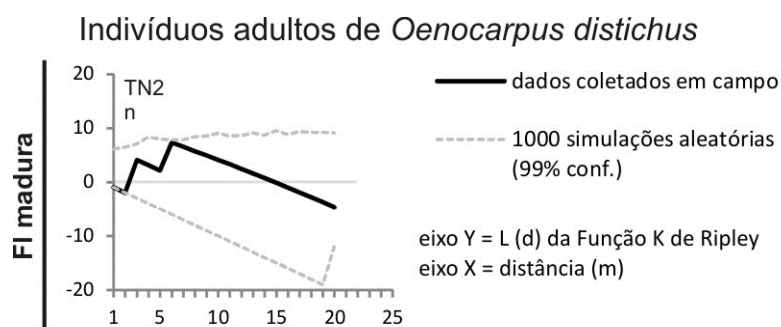


Figura 50: Gráfico L(d) da Função K de Ripley de distribuição espacial aleatória de indivíduos adultos de *O. distichus* na parcela TN2 na floresta madura de terra firme na FLONA do Tapajós (Belterra, PA).

A associação espacial entre os estádios de vida de *O. distichus* foi majoritariamente independente em todos os tipos de floresta (Tabela 12, Figuras 51, 52 e 53). As parcelas na floresta aberta com palmeiras não apresentaram indivíduos adultos suficientes para a análise das associações entre esse estágio de vida.

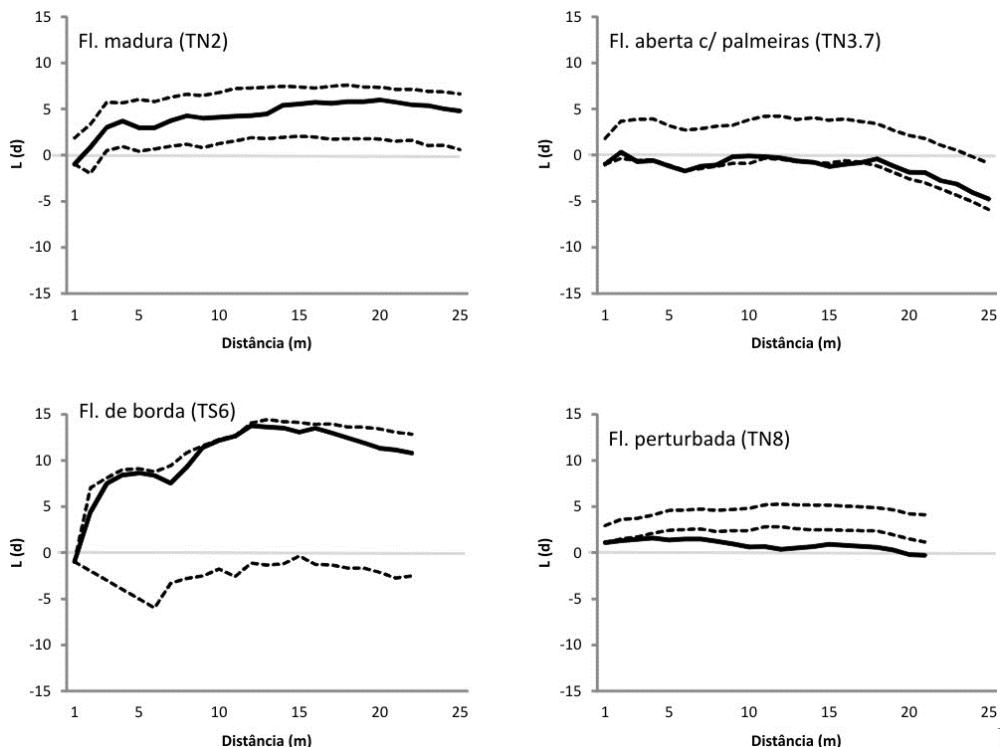


Figura 51: Gráficos L(d) da Função K de Ripley de exemplos representativos da associação espacial entre plântulas e indivíduos jovens de *O. distichus* nos quatro tipos de floresta em uma floresta de terra firme na região norte da FLONA do Tapajós.

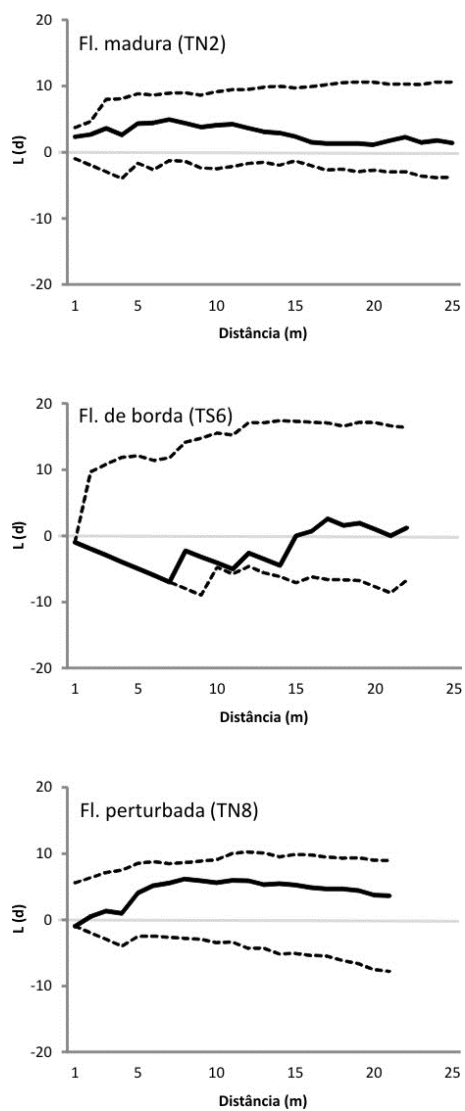


Figura 52: Gráficos $L(d)$ da Função K de Ripley de exemplos representativos da associação espacial entre plântulas e indivíduos adultos de *O. distichus* em três tipos de floresta em uma floresta de terra firme na região norte da FLONA do Tapajós.

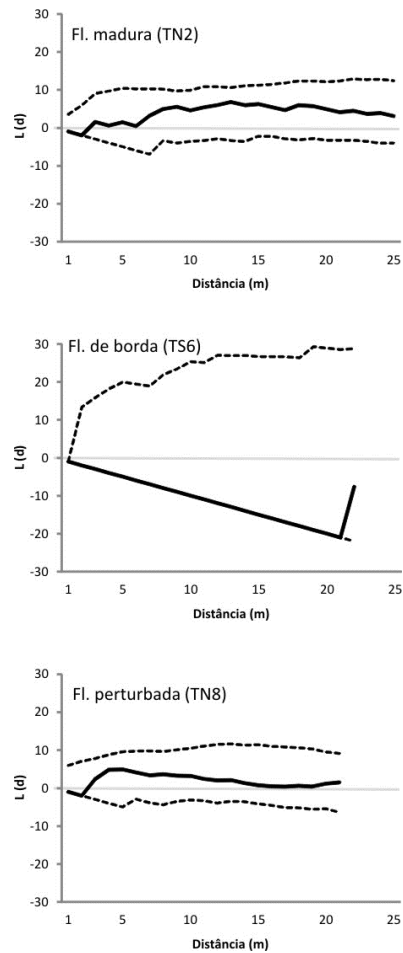


Figura 53: Gráficos L(d) da Função K de Ripley de exemplos representativos da associação espacial entre indivíduos jovens e adultos de *O. distichus* em três tipos de floresta em uma floresta de terra firme na região norte da FLONA do Tapajós.

Associação espacial entre plântulas das três espécies de palmeiras

Comparou-se a associação espacial entre plântulas de *A. speciosa*, *A. maripa* e *O. distichus* utilizando-se a Função K de Ripley. Predominaram associações espaciais de repulsão entre plântulas de *A. speciosa* com as de *A. maripa* e de *O. distichus* nas florestas aberta com palmeiras, de borda e perturbada (com exceção do predomínio de associação independente de *A. speciosa* e *O. distichus* na floresta de borda) (Tabela 13). Na floresta madura, predominaram associações independentes entre as plântulas das três espécies (Tabela 13). Associações entre plântulas de *A. maripa* e *O. distichus* foram predominantemente independentes para todos os tipos florestais (com exceção da floresta perturbada com

equivalência entre associação de repulsão e independente) (Tabela 13). A parcela TN9 na floresta perturbada foi o melhor representante em termos de abundância de plântulas das três espécies. Para esta parcela, os gráficos L(d) da Função K de Ripley demonstraram a associação de repulsão da *A. speciosa* com as outras duas espécies e associação independente entre *A. maripa* e *O. distichus* (Figura 54).

Tabela 13: Síntese dos resultados da análise da Função K(d) de Ripley das associações espaciais entre plântulas das três espécies de palmeiras (*A. speciosa*, *A. maripa* e *O. distichus*) nos diferentes tipos florestais.

| Associação espacial | Fl. madura | Fl. aberta c/ palmeiras | Fl. de borda | Fl. perturbada | Total |
|--|--------------|----------------------------|--------------|-------------------|---------------------|
| <i>A. speciosa</i> x <i>A. maripa</i> | n (2), R (1) | R (1) | R (1) | R (2), n (1) | R (5), n (3) |
| <i>O. distichus</i> x <i>A. maripa</i> | n (4), R (3) | n (1) | n (1) | n (1), R (1) | n (7), R (4) |
| <i>A. speciosa</i> x <i>O. distichus</i> | n (2), R (1) | R (2), I (1) | n (2), R (1) | R (5), n (1) | R (9), n (6) |

Obs. $P < 0,01$ e 1000 simulações de Monte Carlo. (R, repulsão; n, sem padrão, independência). Números em parênteses representam o número de parcelas.

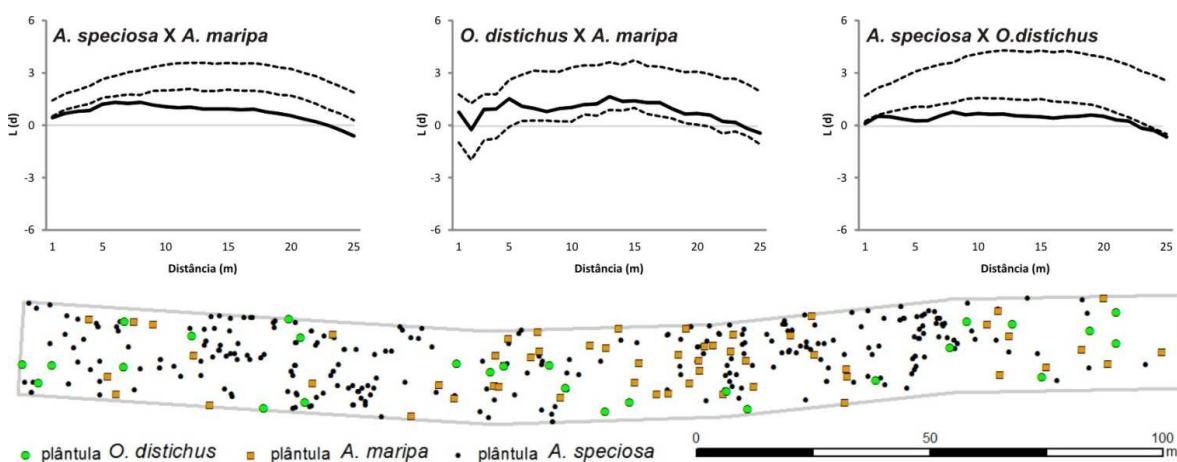


Figura 54: Gráficos L(d) da Função K de Ripley de exemplos representativos da associação espacial entre plântulas de *A. speciosa*, *A. maripa* e *O. distichus* na parcela TN9 na floresta perturbada localizada fora da FLONA Tapajós, em propriedade particular, no município de Belterra (PA).

Síntese dos resultados da estrutura e dos padrões espaciais das três espécies de palmeiras nos quatro tipos florestais e suas possíveis relações com estrutura da floresta

A Figura 55 sintetiza os resultados sobre a estrutura e os padrões espaciais para os diferentes estádios de vida das populações das espécies palmeiras *A. speciosa*, *A. maripa* e *O. distichus* ao longo do mosaico de florestas madura, aberta com palmeiras, de borda e perturbada, além das possíveis relações com características da estrutura da floresta e abundância dos estádios de vida destas espécies.

Em geral, as espécies *A. speciosa* e *A. maripa* na floresta madura apresentaram estrutura e padrões espaciais diferentes, principalmente nos estádios de vida iniciais (plântulas e jovens) em relação aos outros tipos florestais (Figura 55). Na floresta de borda a distribuição e associação espacial dos estádios de vida de *A. speciosa* foram diferentes quando comparado as florestas aberta com palmeiras e perturbada (Figura 55). A espécie *O. distichus* apresentou um comportamento diferente das duas palmeiras do gênero *Attalea* ao longo deste mosaico (Figura 55). Esta espécie de palmeira apresentou características semelhantes de abundância, distribuição e associação espacial nos quatro tipos florestais (Figura 55). Apenas a distribuição espacial de plântulas de *O. distichus*, com padrão regular e aleatório em escalas maiores e agrupado em escalas finas, na floresta de borda foi diferente entre os demais tipos florestais.



| | | Floresta madura FLONA Tapajós | Floresta aberta c/ palmeiras | Floresta de borda BR-163 | Floresta perturbada Propriedade privada | | | | | | | | | |
|-----------------------------------|--------------|---|---------------------------------|--------------------------------|--|----------------------------------|----------------------------------|--|--|----------------------------------|----------------------------------|----------------------------------|----------------------------------|----------------------------------|
| <i>Attalea speciosa</i> | Densidade | Plântulas 17,8 a | Jovens 12,8 a | Adultos - | Plântulas 941,9 c | Jovens 618,8 b | Adultos 95,0 a | Plântulas 425,6 cb | Jovens 532,5 b | Adultos 108,1 a | Plântulas 598,9 b | Jovens 659,6 b | Adultos 125,0 a | |
| | Distribuição | Plântulas | agrupada | agrupada | - | agrupada (em diferentes escalas) | agrupada (em diferentes escalas) | agrupada e aleatória (escalas finas) (escalas maiores) | regular (próx. BR) | agrupada (em diferentes escalas) | agrupada (em diferentes escalas) | agrupada (em diferentes escalas) | agrupada (em diferentes escalas) | agrupada (em diferentes escalas) |
| | | Jovens | agrupada | agrupada | - | agrupada (em diferentes escalas) | agrupada (em diferentes escalas) | agrupada e aleatória (escalas finas) (escalas maiores) | agrupada | agrupada (em diferentes escalas) | agrupada (em diferentes escalas) | agrupada (em diferentes escalas) | agrupada (em diferentes escalas) | |
| | | Adultos | - | - | - | aleatória | aleatória | aleatória | agrupada e aleatória (escalas finas) (escalas maiores) | aleatória | aleatória | aleatória | aleatória | |
| | Associação | PxJ | repulsão | repulsão | - | repulsão | repulsão | repulsão | independência | independência | independência | repulsão | repulsão | |
| | | JxA | - | - | - | repulsão | repulsão | repulsão | repulsão e independência | repulsão e independência | repulsão e independência | repulsão | repulsão | |
| | | PxA | - | - | - | repulsão | repulsão | repulsão | repulsão e independência | repulsão e independência | repulsão e independência | repulsão | repulsão | |
| Relação com estrutura da floresta | | abundância de adultos foi relacionada com menor área basal de árvores vivas | | | | | | | | | | | | |
| | | abundância de plântulas foi relacionada maior abundância de lianas | | | | | | | | | | | | |

| | | Floresta madura FLONA Tapajós | Floresta aberta c/ palmeiras | Floresta de borda BR-163 | Floresta perturbada Propriedade privada | | | | | | | | | |
|-----------------------------------|--------------|--|--------------------------------------|--------------------------------------|--|------------------------------------|----------------------------------|--------------------------------------|--|--|--|----------------------------------|----------------------------------|----------------------------------|
| <i>Attalea maripa</i> | Densidade | Plântulas 54,7 a | Jovens 54,2 a | Adultos 6,4 a | Plântulas 6,3 b | Jovens 20,6 b | Adultos 1,3 a | Plântulas 3,8 ab | Jovens 3,8 b | Adultos 1,3 a | Plântulas 22,5 ab | Jovens 37,5 b | Adultos 2,5 a | |
| | Distribuição | Plântulas | agrupada | agrupada | - | agrupada (em escalas <25 m e 70 m) | agrupada (em diferentes escalas) | agrupada e aleatória (escalas finas) | aleatória e agrupada (escalas maiores) (escalas finas) | aleatória e agrupada (escalas maiores) (escalas finas) | aleatória e agrupada (escalas maiores) (escalas finas) | agrupada (em diferentes escalas) | agrupada (em diferentes escalas) | agrupada (em diferentes escalas) |
| | | Jovens | aleatória e agrupada (escalas finas) | aleatória e agrupada (escalas finas) | - | aleatória | aleatória | aleatória | aleatória | aleatória | aleatória | aleatória e agrupada | aleatória e agrupada | aleatória e agrupada |
| | | Adultos | aleatória | aleatória | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| | Associação | PxJ | independência | independência | - | independência | independência | independência | independência | independência | independência | independência | independência | independência |
| | | JxA | independência | independência | - | - | - | - | - | - | - | independência | independência | independência |
| | | PxA | independência | independência | - | - | - | - | - | - | - | independência | independência | independência |
| Relação com estrutura da floresta | | abundância de plântulas foi relacionada com menor abertura de dossel e área basal de árvores vivas | | | | | | | | | | | | |
| | | abundância de jovens foi relacionada com maior abundância de árvores vivas | | | | | | | | | | | | |

| | | Floresta madura FLONA Tapajós | Floresta aberta c/ palmeiras | Floresta de borda BR-163 | Floresta perturbada Propriedade privada | | | | | | | | | |
|-----------------------------|--------------|----------------------------------|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|
| <i>Oenocarpus distichus</i> | Densidade | Plântulas 33,6 a | Jovens 19,7 a | Adultos 3,1 a | Plântulas 47,5 a | Jovens 15,0 a | Adultos 1,3 a | Plântulas 32,5 a | Jovens 21,3 a | Adultos 3,8 a | Plântulas 61,4 a | Jovens 23,2 a | Adultos 2,5 a | |
| | Distribuição | Plântulas | agrupada (escalas 15-20, 50-60, 90-100m) | agrupada (escalas 15-20, 50-60, 90-100m) | - | agrupada (escalas 15-20, 50-60, 90-100m) | agrupada (escalas 15-20, 50-60, 90-100m) | agrupada (escalas 15-20, 50-60, 90-100m) | regular e aleatório/agrupado (escalas maiores) (escalas finas) | regular e aleatório/agrupado (escalas maiores) (escalas finas) | regular e aleatório/agrupado (escalas maiores) (escalas finas) | agrupada (escalas 15-20, 50-60, 90-100m) | agrupada (escalas 15-20, 50-60, 90-100m) | agrupada (escalas 15-20, 50-60, 90-100m) |
| | | Jovens | aleatória | aleatória | - | aleatória | aleatória | aleatória | aleatória | aleatória | aleatória | aleatória | aleatória | aleatória |
| | | Adultos | aleatória | aleatória | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| | Associação | PxJ | independência | independência | - | independência | independência | independência | independência | independência | independência | independência | independência | independência |
| | | JxA | independência | independência | - | - | - | - | independência | independência | independência | independência | independência | independência |
| | | PxA | independência | independência | - | - | - | - | independência | independência | independência | independência | independência | independência |

Figura 55: Diagrama síntese da estrutura e dos padrões espaciais das populações das espécies de palmeiras *A. speciosa*, *A. maripa* e *O. distichus*, e suas relações com características da estrutura da floresta, ao longo de um mosaico de florestas madura, aberta com palmeiras, de borda e perturbada em floresta de terra firme na região norte da FLONA do Tapajós, Belterra (PA). No âmbito de cada espécie separadamente, as cores iguais do diagrama síntese simbolizam características semelhantes entre os tipos florestais. As setas abaixo dos quadros coloridos resumem as relações entre variáveis da estrutura da floresta com a abundância dos estádios de vida das espécies.

DISCUSSÃO

Estrutura de populações de palmeiras em mosaico de florestas naturais e perturbadas

As três espécies de palmeiras arborescentes estudadas ocorreram em todos os tipos florestais, mas apresentaram diferentes padrões na estrutura (abundância de plântula, jovem e adulto) de suas populações ao longo deste mosaico de diferentes tipos florestais (florestas madura, aberta com palmeiras, de borda e perturbada) em floresta de terra firme. Enquanto que a população de *A. speciosa* prolifera em áreas de florestas aberta com palmeiras, de borda e perturbada (ex. Tabela 4, Figuras 13 e 14), a população de *A. maripa* é mais abundante nas florestas madura e perturbada (ex. Tabela 7, Figuras 26 e 27). Já a população de *O. distichus* foi frequente, mas não abundante, nos diferentes tipos florestais neste mosaico (ex. Tabela 10, Figuras 40 e 41), divergindo com a hipótese inicial de que a abundância dos estádios de vida desta espécie é maior na floresta madura e menor nos demais tipos florestais. Desse modo, populações de palmeiras podem ser favorecidas (ex. *A. speciosa*) ou prejudicadas (ex. *A. maripa*) em alguns tipos florestais ao longo deste mosaico, enquanto que outras espécies são generalistas e indiferentes aos tipos florestais (ex. *O. distichus*). As estratégias de história de vida são diferentes entre essas espécies, e

consequentemente a resiliência pode variar entre espécies de palmeiras em relação aos impactos das atividades antrópicas sobre as mesmas (Anthelme *et al.* 2011).

De modo geral, plântulas foram mais abundantes em relação aos indivíduos jovens e adultos das populações de *A. speciosa* e *O. distichus* (Figuras 15, 16, 42 e 43). Devido ao alto investimento em reprodução (ex. alta produção de sementes) e alta taxa de recrutamento de plântulas, plântulas são, em geral, numericamente dominantes na estrutura de populações de palmeiras em florestas tropicais, sendo uma estratégia para a manutenção destas populações (Barot *et al.* 2005, Sampaio & Scariot 2010).

Diferentemente do esperado inicialmente neste estudo, que as abundâncias de plântulas e indivíduos jovens das duas espécies de *Attalea* (beneficiadas por perturbações antrópicas) fossem mais abundantes nas florestas de borda e perturbada, na floresta de borda, a menor densidade de plântulas e indivíduos jovens de *A. maripa* ocorreu juntamente com a menor densidade de plântulas de *A. speciosa* (Tabelas 7 e 4 e Figura 55). A densidade de plântulas de *A. speciosa* também foi menor nos fragmentos de floresta perturbada em relação à floresta aberta com palmeiras (Tabela 4 e Figura 55). A redução na densidade de plântulas em bordas e fragmentos pode ser consequência de vários fatores relacionados com a redução do estabelecimento de plântulas e/ou aumento da mortalidade de plântulas nestes ambientes (Benitez-Malvido 1998). A fragmentação florestal também pode diminuir a presença de polinizadores (Aizen & Feinsinger 1994), predadores (ex. roedores) e dispersores de sementes (Wright & Duber 2001). Além desses fatores, a menor densidade de plântulas na floresta de borda e nos fragmentos de floresta perturbada pode ser atribuída à maior mortalidade de indivíduos em estádios de vida iniciais devido à alta intensidade de perturbações antrópicas no sub-bosque nestes tipos florestais. Outro fator para a redução de plântulas nestes ambientes pode ser atribuído ao aumento de predação de sementes por insetos (besouros bruquídeos) em florestas mais perturbadas (Wright & Duber 2001).

A distribuição das classes de altura dos indivíduos de *A. maripa* na floresta madura (Figura 29), de *A. speciosa* nas florestas aberta com palmeiras, de borda e perturbada (Figura 16) e de *O. distichus* em todos os tipos florestais (Figura 43) apresentou padrão J-invertido, quando a densidade de indivíduos diminui a partir do estágio de plântula até a fase adulta e esta diminuição é mais acentuada nas primeiras classes de altura. Analisando a plasticidade do *A. speciosa* em floresta, babaçuais e pastagem, Barot e colaboradores (2005) encontraram que na floresta a distribuição dos estádios de vida é semelhante ao padrão J-invertido, enquanto que nos babaçuais a densidade de *A. speciosa* nos estádios de vida é semelhante e no pasto a densidade de indivíduos em estádios intermediários é maior. Distribuições de classes de tamanho J-invertido são observadas em populações de espécies de árvores em florestas tropicais e contribuem com informações sobre a persistência das populações destas espécies nas florestas (Condit *et al.* 1998). Neste caso, as populações de *A. speciosa* tendem a persistir nas florestas aberta com palmeiras, de borda e perturbada, assim como as populações de *O. distichus*, mesmo que em menores densidades, em todos os tipos florestais, já a espécie *A. maripa* tende a se manter somente na floresta madura.

A capacidade da *A. speciosa* de manter alta densidade populacional nas florestas aberta com palmeiras, na borda e perturbada pode ser resultado de estratégias reprodutivas e de crescimento desta espécie como a alta produção de sementes, baixa predação de sementes e alto recrutamento de plântulas, além da persistência tanto de plântulas quanto de jovens sob diferentes condições de abertura do dossel e longevidade (Anderson 1983). A persistência de plântulas e jovens na floresta pode ser longa chegando a uma média de 50 anos a espera de uma clareira de luz e diminuição de competição, podendo viver até 184 anos (Anderson 1983). Seu meristema abaixo do solo durante fases juvenis e o caule da *A. speciosa* são resistentes ao fogo. Além disso, esta espécie se estabelece facilmente em áreas perturbadas por apresentar estratégias reprodutivas quando se desenvolve fora da floresta como início do florescimento e frutificação em alturas mais baixas e alocação sexual

plástica com períodos irregulares entre machos e fêmeas, promovendo a polinização cruzada e possíveis mudanças na produção de sementes (Barot *et al.* 2005). Desse modo, a *A. speciosa* é uma espécie fortemente competitiva e eficiente no crescimento, sobrevivência e reprodução em ambientes antropizados na região amazônica (Anderson 1983). Devido à ampla ocorrência e dominância de *A. speciosa* em paisagens degradadas na região amazônica, essa espécie pode ser considerada potencial indicador de perturbação para a previsão de cenários das paisagens amazônicas. Vale destacar ainda que a alta abundância de palmeiras adultas de *A. speciosa* nas florestas abertas com palmeiras, de borda e perturbadas, pode ser importante em termos de estoques de biomassa, carbono e nutrientes nestes tipos florestais, assim como indivíduos jovens desta espécie em termos de acumulação de carbono e nutrientes, dinâmica de sucessão e competição entre plantas de outras espécies (Gehring *et al.* 2011).

Efeitos da estrutura da floresta nas populações de palmeiras

Em geral, espécies de palmeiras de grande porte e de ampla distribuição, como as espécies *A. speciosa* e *A. maripa*, são generalistas em relação à qualidade de habitat (Ruokolainen & Vormisto 2000). No entanto, neste estudo, as abundâncias de alguns estádios de vida destas espécies foram influenciadas por características locais da estrutura da floresta.

A abundância de plântulas de *A. speciosa* nas florestas abertas com palmeiras, de borda e perturbada relacionou-se com a maior abundância de lianas (Tabela 5). Entretanto, na literatura é encontrado que a abundância de lianas na floresta pode reduzir a sobrevivência, crescimento e fecundidade de palmeiras, principalmente para espécies de palmeiras de sub-bosque e indivíduos jovens de palmeiras arborescentes (Svenning 2001a), o que parece não ocorrer para as plântulas de *A. speciosa* nestes tipos florestais. A presença

de lianas pode ser resultado de maior disponibilidade de luz no local em algum momento na floresta, o que pode favorecer o recrutamento de plântulas de *A. speciosa*.

Por outro lado, a abundância de indivíduos adultos de *A. speciosa* nas florestas abertas com palmeiras, de borda e perturbada foi relacionada à menor área basal de árvores vivas (Tabela 5). A necessidade de luz de indivíduos de palmeiras arborescentes aumenta de acordo com o seu crescimento em tamanho e para desenvolvimento de folhas grandes e do caule (Kahn 1986, Svenning 1999b). Áreas com menor área basal de árvores nestas florestas podem indicar áreas com árvores menores e maior entrada de luz o que favoreceu competitivamente o desenvolvimento até a fase adulta das palmeiras de *A. speciosa* nestas florestas.

A abundância de plântulas de *A. maripa* foi relacionada com a menor abertura do dossel e área basal de árvores vivas (Tabela 8). Em oposição, Salm (2005) destaca a importância de áreas de dossel mais aberto no recrutamento desta espécie. Em áreas com maior abertura do dossel, as plântulas de *A. speciosa* foram muito abundantes, o que pode prejudicar o estabelecimento de plântulas de outras espécies, como *A. maripa*. Plântulas de *A. speciosa* provavelmente competem com plântulas de *A. maripa*, conforme indicam as associações espaciais de repulsão entre as plântulas destas duas espécies nestas áreas (Tabela 13 e Figura 54).

Não houve efeito das variáveis de abertura do dossel da floresta, área basal de árvores vivas e mortas, densidade de árvores vivas e de lianas na abundância dos três estádios de vida de *O. distichus*, bem como de indivíduos adultos de *A. maripa* e jovens de *A. speciosa* (Tabelas 5, 8 e 11). Outros fatores da estrutura da floresta (ex. altura do dossel, número de estratos florestais, presença e tamanho de clareiras, riqueza de espécies arbóreas) não coletados neste estudo também podem ter relações com as populações de palmeiras ao longo do tempo. Por outro lado, apenas algumas espécies de palmeiras

(Svenning 1999b, 2000, 2001b) respondem à heterogeneidade do dossel (Eiserhardt *et al.* 2011), como por exemplo a população de *Astrocaryum mexicanum* em fragmentos florestais no México, onde a densidade de adultos desta espécie foi positivamente correlacionada com riqueza, densidade e área basal de espécies arbóreas de floresta madura, o que sugere que sua abundância é maior em locais com menor abertura do dossel e menos impactados pelos efeitos de borda e fragmentos pequenos (Arroyo-Rodríguez *et al.* 2007).

A relação de cada espécie de palmeira com fatores da estrutura da floresta (ex. abundância e área basal de árvores, abertura do dossel, abundância de lianas) foi diferente para cada estágio de vida, podendo ser uma resposta a diferenciação de nichos em escala local. Espécies simpátricas com forma de crescimento semelhante, como as espécies *A. speciosa* e *A. maripa*, podem diferir em termos de necessidade de luz e características edafológicas, além de padrões de dispersão de sementes (Svenning 2001b). A diferenciação de nicho em relação às características da estrutura da floresta (ex. condições de luz) pode ser um importante fator na manutenção de populações de plantas em florestas tropicais (Svenning 2000).

Padrões espaciais de populações de palmeiras em mosaico de florestas naturais e perturbadas

Distribuições espaciais dos estádios de vida

Em geral, para as três espécies de palmeiras estudadas, as plântulas apresentaram distribuição altamente agrupada, enquanto que indivíduos adultos apresentaram distribuição aleatória (Figura 55). Indivíduos jovens também apresentaram distribuição mais agrupada do que indivíduos adultos (Figura 55). Essa tendência de diminuição da intensidade de agrupamento de estádios de vida iniciais para os tardios também foi encontrada em palmeiras em savana africana (Barot *et al.* 1999), em palmeiras de sub-

bosque na Mata Atlântica brasileira (Souza & Martins 2002), além de várias espécies de árvores em florestas tropicais (He *et al.* 1997, Lan *et al.* 2012). A mortalidade dependente de densidade parece ser um dos fatores de redução da intensidade de agrupamento ao longo dos estádios de vida (Barot *et al.* 1999, Lan *et al.* 2012, San José *et al.* 1991).

A formação de agrupamentos de plântulas e indivíduos jovens ocorre em diferentes escalas espaciais (Figuras 17, 19, 20, 30, 32, 33, 44, 45 e 46). A distribuição agrupada de plântulas indica a presença de habitats favoráveis para a germinação de sementes e recrutamento de plântulas. Além disso, o agrupamento de plântulas pode ser relacionado com os padrões de dispersão de sementes e a capacidade de dispersão limitada das espécies.

Conforme esperado inicialmente neste estudo, plântulas e indivíduos jovens de *A. speciosa* apresentaram agrupamentos mais intensos do que as outras duas espécies de palmeiras (Figuras 17, 18, 19 e 20). A forte agregação destes indivíduos pode ser resultado da alta abundância de adultos e de períodos de frutificação sucessivos. Além disso, pequenas distâncias de dispersão criam padrões de agregados (Barot *et al.* 1999), que podem ser relacionados às limitações de dispersão dos grandes e pesados frutos de *A. speciosa*. Os fortes agrupamentos de plântulas de *A. speciosa* ocorrem em escalas finas de até 25 m (Figura 18). De acordo com as distâncias de dispersão documentadas para outras espécies do gênero *Attalea*, a distância de dispersão de sementes destas palmeiras é curta e de aproximadamente 5 a 30 m (Pimentel & Tabarelli 2004). Essa dispersão de sementes provavelmente é realizada por roedores (Pimentel & Tabarelli 2004), que desempenham um papel importante na distribuição espacial de plântulas. Já agrupamentos intensos de plântulas e jovens de *A. speciosa* em escalas maiores de distância (Figuras 17 e 19) sugerem a presença de habitats favoráveis (ex. maior abertura do dossel) para o recrutamento destes indivíduos.

Diferentes padrões de estrutura espacial das populações, principalmente de plântulas, das três espécies de palmeiras (Figura 55) podem ainda ser relacionados aos distintos tamanhos dos frutos destas espécies de palmeiras, que por sua vez influenciam na dispersão e predação das sementes destas espécies. Os frutos da *A. speciosa* são relativamente grandes (6,6 – 12,5 cm de comprimento, Henderson *et al.* 1995) e pesados (até 400 g, Lorenzi *et al.* 2010) quanto comparados aos menores e mais leves frutos de *A. maripa* (4 – 6 cm de comprimento, Henderson *et al.* 1995) e *O. distichus* (1,8 a 2 cm de comprimento, Henderson *et al.* 1995), o que dificulta a dispersão dos frutos da *A. speciosa* em relação aos das outras duas espécies. Já os frutos de *A. maripa* e *O. distichus* que são menores, facilitando a dispersão a maiores distâncias, podem, no entanto, ser mais acessíveis à predação de sementes. Assim, o tamanho dos frutos e a dispersão de sementes são importantes para o recrutamento e distribuição espacial destas populações.

Em geral, indivíduos adultos das três espécies de palmeiras apresentaram distribuição aleatória (Figuras 21, 22, 35, 36, 49 e 50), o que pode indicar relação de independência entre seus vizinhos. Ao mesmo tempo, a distribuição aleatória de adultos indica diminuição do efeito da mortalidade dependente da densidade para este estágio de vida (Barot *et al.* 1999).

Distribuições regulares não foram predominantes, mas foram identificadas nos três estágios de vida de *A. speciosa* e em plântulas de *O. distichus* em algumas parcelas nas florestas de borda e perturbada (Figuras 17, 19, 21, 22 e 44), o que pode indicar a presença de competição intraespecífica nestes tipos florestais com maior perturbação antrópica. Distribuições regulares de indivíduos adultos de espécies de árvores em florestas tropicais podem ser relacionadas com a competição intraespecífica por recursos e espaço em um escala local, apesar deste tipo de distribuição ser raro (He *et al.* 1997).

A estrutura espacial das populações de palmeiras estudadas variou em relação às escalas de distância. A intensidade de agregação é dependente da escala (He *et al.* 1997, Condit *et al.* 2000). Processos baseados na heterogeneidade de habitats e limitação da dispersão de sementes influenciam a estrutura espacial de populações de árvores em diferentes escalas (Plotkin *et al.* 2002). A estrutura espacial também variou entre diferentes estádios de vida dentro da população e entre populações de uma mesma espécie entre diferentes tipos florestais, como também entre populações de diferentes espécies. Diferenças na estrutura espacial dentro e entre espécies de palmeiras sugerem que a dispersão de sementes, densidade dependente da distância e mortalidade podem ser processos importantes afetando estas populações de palmeiras. Além disso, vários fatores (ex. heterogeneidade ambiental e estratégias reprodutivas) e mecanismos (ex. dispersão e predação de sementes) estão relacionados com esses diferentes padrões de distribuição espacial destas populações. Estudos dos padrões espaciais de populações de plantas associados ainda com ferramentas taxonômicas e filogenéticas podem contribuir com a interpretação desses padrões e processos ecológicos relacionados (Réjou-Mechain *et al.* 2011).

Associações espaciais entre estádios de vida e entre plântulas das três espécies de palmeiras

Diferentemente da hipótese inicial de que os estádios de vida estão espacialmente associados, para plântulas, indivíduos jovens e adultos de *A. speciosa* predominaram associações espaciais de repulsão (Tabela 6). Em espécies de palmeiras de grande porte, um dos mecanismos que influencia sua distribuição seria a habilidade de dispersão. Apesar da alta predação de sementes por besouros bruquídeos, plântulas de palmeiras do gênero *Attalea* são abundantes embaixo da copa de palmeiras adultas (Pimentel & Tabarelli 2004).

No entanto, a queda de folhas das palmeiras adultas também pode reduzir a sobrevivência de plântulas. Com isto, a diminuição na abundância de adultos beneficia o banco de plântulas (Aguiar & Tabarelli 2010).

Já para as outras duas espécies de palmeiras, *A. maripa* e *O. distichus*, as associações espaciais entre os estádios de vida foram predominantemente independentes (Tabelas 9 e 12). A independência na associação entre os estádios de vida destas espécies pode ser relacionada com a dispersão de sementes. Sementes de *A. maripa* podem ser dispersas por roedores a curtas distâncias (5 metros da planta-mãe), assim como por antas (*Tapirus terrestris*) a longas distâncias (2 km) (Fragoso 1997).

Associações espaciais de repulsão em escalas finas (até 25 m) entre plântulas de *A. speciosa* e *A. maripa* e entre plântulas de *A. speciosa* e *O. distichus* (Tabela 13 e Figura 54) foram intensificadas em áreas com alta densidade de plântulas de *A. speciosa*. Isto é resultado da capacidade de sobrevivência das plântulas de *A. speciosa* sobre condições competitivas de alta abundância (Anderson, 1983). Já associações entre plântulas de *A. maripa* e *O. distichus* foram predominantemente independentes em todos os tipos florestais e, portanto, parecem não competir por recurso e espaço.

A escala espacial observada neste estudo das associações entre plântulas de diferentes espécies (até 25 m pela Função K de Ripley) pode ter sido relativamente grande para a área de influência (que podem ser menor que 1 m) de uma plântula em relação à outra. No entanto, a alta abundância e agrupamentos intensos de plântulas de *A. speciosa* podem ter efeito em escalas espaciais maiores, como observado nas associações de repulsão de plântulas desta espécie com as plântulas das outras duas espécies.

Padrões espaciais das três populações de palmeiras em diferentes escalas puderam ser observados pela Função K de Ripley e método TTLQV. O método TTLQV permitiu uma maior amplitude de escalas de distância (até 125 m). De forma complementar e mais

detalhada, a Função K de Ripley forneceu informações em escalas mais finas (até 25 m), além da associação espacial entre estádios de vida e entre plântulas de espécies diferentes de palmeiras. A descrição das estruturas espaciais destas populações de palmeiras nestas escalas permitiu discutir sobre fatores, mecanismos e processos ecológicos que controlam estas estruturas observadas neste mosaico de florestas naturais e perturbadas.

CONCLUSÕES

A heterogeneidade ambiental neste mosaico de florestas naturais e perturbadas influenciou a estrutura e padrão espacial de populações das três espécies de palmeiras arborescentes que diferiram ao longo deste mosaico. Populações de palmeiras, assim como seus estádios de vida, podem ser favorecidas (*A. speciosa*) ou negativamente afetadas (ex. *A. maripa*) ao longo deste mosaico, enquanto que outras espécies são generalistas e frequentes em todos os tipos florestais (ex. *O. distichus*). Estádios iniciais, principalmente plântulas, são os mais afetados neste mosaico de diferentes tipos florestais, inclusive em escalas mais finas de poucos metros (ex. 25 m da análise da Função K de Ripley). A floresta de borda foi o tipo florestal que apresentou padrões espaciais mais díspares (ex. padrão regular), sugerindo que, apesar de estar dentro de uma unidade de conservação, é provavelmente o tipo florestal mais impactado.

Características da estrutura da floresta influenciaram a abundância de indivíduos de alguns estádios de vida das espécies *A. speciosa* e *A. maripa*. A abertura do dossel, área basal de árvores vivas, abundância de árvores e lianas influenciam a disponibilidade de luz no sub-bosque da floresta, o que em parte pode ter favorecido ou inibido a abundância de alguns estádios de vida das espécies de palmeiras estudadas.

Nos diferentes tipos florestais deste mosaico, a distribuição espacial variou entre espécies, estádios de vida e escalas espaciais, tanto em escalas mais finas de poucos metros (até 25 m) quanto em escalas maiores de distância de agrupamentos (até 125 m). Agrupamentos de plântulas observados em escalas finas podem ser relacionados com limitação de dispersão e dispersão de sementes por animais.

Divergindo da hipótese inicial deste estudo (associação espacial entre os estádios de vida), predominaram associações espaciais de repulsão (*A. speciosa*) e independência (*A. maripa* e *O. distichus*) entre os estádios de vida das três espécies de palmeiras, que podem ser relacionadas com mecanismos dependentes de densidade e distância, além da dispersão de sementes.

Corroborando a hipótese de competição entre plântulas das três espécies de palmeiras arborescentes, predominaram associações espaciais de repulsão em escalas finas (até 25 m) entre plântulas de *A. speciosa* e *A. maripa* e entre plântulas de *A. speciosa* e *O. distichus* que podem ser relacionadas com a alta abundância de plântulas de *A. speciosa* e a competição interespecífica entre plântulas. Em oposição a esta hipótese, associações espaciais entre plântulas de *A. maripa* e *O. distichus* foram independentes em todos os tipos florestais e, portanto, plântulas destas espécies parecem não competir por recurso e espaço.

Os padrões espaciais das populações de palmeiras em escala fina (até 125 m) são influenciados por diversas interações de fatores e mecanismos, que podem ser afetados ao longo dos diferentes tipos florestais neste mosaico. Mecanismos dependentes de densidade e distância, como competição entre plântulas, possivelmente influenciam esses padrões. A distribuição espacial, principalmente dos agrupamentos, dos estádios de vida destas populações também pode ser relacionada com a história de vida das espécies, habitats favoráveis, perturbações na floresta, dispersão de sementes e predação de sementes. Tais

fatores devem ser considerados no entendimento da manutenção e coexistência de populações de palmeiras na Amazônia.

Os resultados indicam a importância da compreensão dos padrões de estrutura espacial de populações de plantas em florestas tropicais, particularmente na Amazônia, e seus processos relacionados. É preciso integrar as características das espécies de plantas e como elas respondem em termos de estrutura e padrões espaciais em escalas finas aos efeitos da heterogeneidade ambiental em mosaicos de florestas naturais e perturbadas para entender as variações entre paisagens naturais e antrópicas, como as presentes na região amazônica.

REFERÊNCIAS

- AGUIAR, A. V. & TABARELLI, M. 2010. Edge Effects and Seedling Bank Depletion: The Role Played by the Early Successional Palm *Attalea oleifera* (Arecaceae) in the Atlantic Forest. *Biotropica* 42: 158–166.
- AIZEN, M. A. & FEINSINGER, P. 1994. Forest fragmentation, pollination, and plant reproduction in a Chaco dry forest, Argentina. *Ecology* 75:330–351.
- ALMEIDA, L. B. & GALETTI, M. 2007. Seed dispersal and spatial distribution of *Attalea geraensis* (Arecaceae) in two remnants of Cerrado in Southeastern Brazil. *Acta Ecologica* 32:180–187.
- ANDERSON, A. B. 1983. *The biology of Orbignya martiana (PALMAE), a tropical dry forest dominant in Brazil*. PhD. Dissertation. University of Florida. 186 pp.
- ANDERSON, A. B., OVERAL, W. L. & HENDERSON, A. 1988. Pollination ecology of a forest-dominant palm (*Orbignya phalerata* Mart.) in Northern Brazil. *Biotropica* 20:192–205.
- ANGELIS, C. F., FREITAS, C. C., VALERIANO, D. M. & DUTRA, L. V. 2002. Multitemporal analysis of land use/land cover JERS-1 backscatter in the Brazilian tropical rainforest. *International Journal of Remote Sensing* 23:1231-1240.
- ANTHELME, F., LINCANGO, J., GULLY, C., DUARTE, N. & MONTÚFAR, R. 2011. How anthropogenic disturbances affect the resilience of a keystone palm tree in the threatened Andean cloud forest? *Biological Conservation* 144:1059-1067.

- ARROYO-RODRIGUEZ, V., AGUIRRE, A., BENITEZ-MALVIDO, J., & MANDUJANO, S. 2007. Impact of rain forest fragmentation on the population size of a structurally important palm species: *Astrocaryum mexicanum* at Los Tuxtlas, Mexico. *Biological Conservation* 138:198–206.
- BAEZ, S. & BALSLEV, H. 2007. Edge effects on palm diversity in rain forest fragments in western Ecuador. *Biodiversity and Conservation* 16:2201-2211.
- BALICK, M. J. 1979. Amazonian Oil Palms of Promise: A Survey. *Economic Botany* 33:11-28.
- BAROT, S., GIGNOUX, J. & MENAUT, J. C. 1999. Demography of a savanna palm tree: predictions from comprehensive spatial pattern analyses. *Ecology* 80:1987-2005.
- BAROT, S., MITJA, D., MIRANDA, I., MEIJA, G. D. & GRIMALDI, M. 2005. Reproductive plasticity in an Amazonian palm. *Evolutionary Ecology Research* 7:1-15.
- BENÍTEZ-MALVIDO, J. 1998. Impact of forest fragmentation on seedling abundance in a tropical rain forest. *Conservation Biology* 12: 380-389.
- BENÍTEZ-MALVIDO, J. & MARTÍNEZ-RAMOS, M. M. 2003. Impact of forest fragmentation on understory plant species richness in Amazonia. *Conservation Biology* 17:389–400.
- CAMPBELL, J. E., FRANKLIN, S.B., GIBSON, D.J. & NEWMAN, J.A. 1998. Permutation of Two-Term Local Quadrat Variance Analysis: General concepts for interpretation of peaks. *Journal of Vegetation Science* 9:41-44.
- CHAZDON, R. L. 2012. Regeneração de florestas tropicais. *Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi. Ciências Naturais* 7:195-218.
- CLARK, D. A., CLARK, D. B., SANDOVAL, R. M. & CASTRO, M. V. 1995. Edaphic and human effects on landscape-scale distributions of tropical rain forest palms. *Ecology* 76:2581-2594.
- CONDIT, R., SUKUMAR, R., HUBBELL, S. P., & FOSTER, R. B. 1998. Predicting Population Trends from Size Distributions: A Direct Test in a Tropical Tree Community. *The American Naturalist* 152:495-509.
- CONDIT, R., ASHTON, P. S., BAKER, P., BUNYAVEJCHEWIN, S., GUNATILLEKE, S., GUNATILLEKE, N., HUBBELL, S. P., FOSTER, R. B., ITOH, A., LAFRANKIE, J. V., LEE, H. S., LOSOS, E., MANOKARAN, N., SUKUMAR, R. & YAMAKURA, T. 2000. Spatial patterns in the distribution of tropical tree species. *Science* 288:1414-1418.
- DIGGLE, P. 1983. *Statistical analysis of spatial point patterns*. Academic Press, London. 272 pp.

- DRAY, S., LEGENDRE, P. & PERES-NETO, P. R. 2006. Spatial modelling: a comprehensive framework for principal coordinate analysis of neighbour matrices (PCNM). *Ecological Modelling* 196:483-493.
- EISERHARDT, W. L., SVENNING, J. C., KISSLING, W. D. & BALSLEV, H. 2011. Geographical ecology of the palms (Arecaceae): determinants of diversity and distributions across spatial scales. *Annals of Botany* 108:1391-1416.
- ESPÍRITO-SANTO, F. D. B., SHIMABUKURO, Y. E., ARAGÃO, L. E. O. C. & MACHADO, E. L. M. 2005. Análise da composição florística e fitossociológica da floresta nacional do Tapajós com o apoio geográfico de imagens de satélite. *Acta Amazonica* 35:155-173.
- FOLEY, J. A., ASNER, G. P., COSTA, M. H., COE, M. T., DEFRIES, R., GIBBS, H. K., HOWARD, E. A., OLSON, S., PATZ, J., RAMANKUTTY, N. & SNYDER, P. 2007. Amazonia revealed: forest degradation and loss of ecosystem goods and services in the Amazon Basin. *Frontiers in Ecology and the Environment* 5:25-32.
- FORGET, P. M., MERCIER, F., & COLLINET, F. 1999. Spatial patterns of two rodent-dispersed rain forest trees *Carapa procera* (Meliaceae) and *Vouacapoua americana* (Caesalpinaceae) at Paracou, French Guiana. *Journal of Tropical Ecology* 15:301-313.
- FRAGOSO, J. M. V. 1997. Tapir-generated seed shadows: scale-dependent patchiness in the Amazon rain forest. *Journal of Ecology* 85:519-529.
- FRAZER, G. W., CANHAM, C. D. & LERTZMAN, K. P. 1999. *Gap Light Analyzer (GLA): Imaging software to extract canopy structure and gap light transmission indices from true-colour fisheye photographs. Users Manual and Program Documentation, Version 2.0.* Simon Fraser University, Burnaby, British Columbia, Canada, Institute of Ecosystem Studies, Millbrook, New York, USA. 36 pp.
- GALETTI, M., GUEVARA, R., CÔRTEZ, M. C., FADINI, R., VON MATTER, S., LEITE, A. B., LABECCA, F., RIBEIRO, T. CARVALHO, C. S., COLLEVATTI, R. G., PIRES, M. M., GUIMARÃES JR., P. R., BRANCALION, P. H., RIBEIRO, M. C., & JORDANO, P. 2013. Functional Extinction of Birds Drives Rapid Evolutionary Changes in Seed Size. *Science* 340:1086-1090.
- GEHRING, C., ZELARAYÁN, M. L. C., ALMEIDA, R. B., & MORAES, F. H. R. 2011. Allometry of the babassu palm growing on a slash-and-burn agroecosystem of the eastern periphery of Amazonia. *Acta Amazonica* 41:127-134.
- GOMES-SILVA, D. A. P., WADT, L. H. O. & EHRINGHAUS, C. 2004. Ecologia e manejo do patauá (*Oenocarpus bataua* Mart.) para produção de frutos e óleo. Rio Branco – AC: EMBRAPA ACRE, 37 pp.

- GRIFFITH, D. A., & PERES-NETO, P. R. 2006. SPATIAL MODELING IN ECOLOGY: THE FLEXIBILITY OF EIGENFUNCTION SPATIAL ANALYSES. *Ecology* 87:2603–2613.
- HAY, J. D., BIZERRIL, M. X., CALOURO, A. M., COSTA, E. M., FERREIRA, A. A., GASTAL, M. L., GÓES JUNIOR, C. D., MANZAN, D. J., MARTIINS, C. R., MONTEIRO, J. M.G., OLIVEIRA, S. A., RODRIGUES, M. C. M., SEYFFARTH, J. A. S. & WALTER, B. M. T. 2000. Comparação do padrão da distribuição espacial em escalas diferentes de espécies nativas do cerrado, em Brasília, DF. *Revista Brasileira de Botânica*, 23:341-347.
- HE, F., LEGENDRE, P. & LAFRANKIE, J. V. 1997. Distribution patterns of tree species in a Malaysian tropical rain forest. *Journal of Vegetation Science* 8:105-114.
- HENDERSON, A. 1995. *The palms of the Amazon*. Oxford University Press, Oxford, UK. 362 pp.
- HENDERSON A. 2002. *Evolution and ecology of palms*. The New York Botanical Garden Press, Bronx, New York.
- HENDERSON, A., GALEANO, G. & BERNAL, R. 1995. *Field guide to palms of the Americas*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey. 352 pp.
- IBAMA. 2004. Floresta Nacional do Tapajós. Plano De Manejo. Volume I - Informações Gerais. IBAMA, Brasília. 580 pp.
- KAHN, F. 1986. Life Forms of Amazonian Palms in Relation to Forest Structure and Dynamics. *Biotropica* 18:214-218.
- KAHN, F. & DE GRANVILLE, J. J. 1992. *Palms in Forest Ecosystems of Amazonia*. Springer-Verlag, Berlin. 214 pp.
- KRISTIANSEN, T., SVENNING, J. C., GRANDEZ, C., SALO, J. & BALSLEV, H. 2009. Commonness of Amazonian palm (Arecaceae) species: cross-scale links and potential determinants. *Acta Oecologica-International Journal of Ecology* 35:554-562.
- LAN, G., GETZIN, S., WIEGAND, T., HU, Y., XIE, G., ZHU, H., & CAO, M. 2012. Spatial Distribution and Interspecific Associations of Tree Species in a Tropical Seasonal Rain Forest of China. *PLoS ONE* 7: e46074.
- LÓPEZ-LANÚS, B., LAVERDE, O., OMENA JR, R., & OLARTE, L. G. 2009. Lack of Evidence for the Presence of Macaws of the *Anodorhynchus* Genus in the Colombian-Brazilian River Basin Of The Vaupés. *El Hornero* 24:37-41.
- LORENZI, H., NOBLICK, L. R., KAHN, F. & FERREIRA, E. 2010. *Flora Brasileira Lorenzi: Arecaceae (palmeiras)*. Instituto Plantarum de Estudos da Flora, Nova Odessa, SP. 368 pp.

- LUDWIG, J. A. & GOODALL, D. W. 1978. A comparison of paired- with blocked-quadrat variance methods for the analysis of spatial pattern. *Vegetatio* 38:49-59.
- MAY, P. H., ANDERSON, A. B. & BALICK, M. J. 1985. Subsistence Benefits from the Babassu Palm (*Orbignya martiana*). *Economic Botany* 39:113-129.
- MONTÚFAR, R., ANTHELME, F., PINTAUD, J. C. & BALSLEV, H. 2011. Disturbance and Resilience in Tropical American Palm Populations and Communities. *The Botanical Review* 77:426-461.
- NORDEN, N., CHAZDON, R. L., CHAO, A., JIANG, Y. H., & VÍLCHEZ-ALVARADO, B. 2009. Resilience of tropical rain forests: tree community reassembly in secondary forests. *Ecology Letters* 12:385-394.
- PAROTTA, J. A., FRANCIS, J. K. & ALMEIDA, R. R. 1995. *Trees of the Tapajós: a photographic field guide*. General technical report IITF-1. United States Department of Agriculture, Rio Piedras, Puerto Rico. 370 pp.
- PERRY, G. L. W., MILLER, B. P. & ENRIGHT, N. L. 2006. A comparison of methods for the statistical analysis of spatial point patterns in plant ecology. *Plant Ecology* 187:59-82.
- PETERS, C. M., BALICK, M. J., KAHN, F., & ANDERSON, A. B. 1989. Oligarchic Forests of Economic Plants in Amazonia: Utilization and Conservation of an Important Tropical Resource. *Conservation Biology* 3:341-349.
- PIMENTEL, D. S. & TABARELLI, M. 2004. Seed Dispersal of the Palm *Attalea oleifera* in a Remnant of the Brazilian Atlantic Forest. *Biotropica* 36:74-84.
- PLOTKIN, J. B., CHAVE, J., & ASHTON, P. S. 2002. Cluster Analysis of Spatial Patterns in Malaysian Tree Species. *The American Naturalist* 160:629-644.
- RÉJOU-MÉCHAIN, M., FLORES, O., BOURLAND, N., DOUCET, J. L., FETEKE, R. F., PASQUIER, A., & HARDY, O. J. 2011. Spatial aggregation of tropical trees at multiple spatial scales. *Journal of Ecology* 99:1373-1381.
- RIPLEY, B. D. 1977. Modelling spatial patterns. *Journal of the Royal Statistical Society* 39:172-212.
- ROSENBERG, M. S., & ANDERSON, C.D. 2011. PASSaGE: Pattern Analysis, Spatial Statistics and Geographic Exegesis. Version 2. *Methods in Ecology & Evolution* 2:229-232.
- RUOKOLAINEN, K. & VORMISTO, J. 2000. The most widespread Amazonian palms tend to be tall and habitat generalists. *Basic and Applied Ecology* 1:97-108.
- SALM, R. 2005. The importance of forest disturbance for the recruitment of the large arborescent palm *Attalea maripa* in a seasonally-dry Amazonian forest. *Biota Neotropica* 5:35-41.

- SAMPAIO, B. M. & SCARIOT, A. 2010. Effects of stochastic herbivory events on population maintenance of an understory palm species (*Geonoma schottiana*) in riparian tropical forest. *Journal of Tropical Ecology* 26:151–161.
- SAN JOSÉ, J. J., FARINAS, M. R., & ROSALES, J. 1991. Spatial Patterns of Trees and Structuring Factors in a Trachypogon Savanna of the Orinoco Llanos. *Biotropica* 23:114-123.
- SCARIOT, A. 1999. Forest fragmentation effects on palm diversity in central Amazonia. *Journal of Ecology* 87:66-76.
- SCHROTH, G., MOTA, M. S. S., LOPES, R. & FREITAS, A. F. 2004. Extractive use, management and in situ domestication of a weedy palm, *Astrocaryum tucuma*, in the central Amazon. *Forest Ecology and Management* 202:161-179.
- SILVER, W. L., NEFF, J., MCGRODDY, M., VELDKAMP, E., KELLER, M. & COSME, R. 2000. Effects of soil texture on belowground carbon and nutrient storage in a lowland Amazonian forest ecosystem. *Ecosystems* 3:193-209.
- SOUZA, A. F. & MARTINS, F. R. 2002. Spatial distribution of the palm *Attalea humilis* in fire-prone fragments of the Brazilian Atlantic Forest. *Plant Ecology* 164:141–155.
- SOUZA, A. F. & MARTINS, F. R. 2004. Population structure and dynamics of a Neotropical palm in fire impacted fragments of the Brazilian Atlantic Forest. *Biodiversity and Conservation* 13:1611–1632.
- SVENNING, J. C. 1998. The effect of land-use on the local distribution of palm species in an Andean rain forest fragment in northwestern Ecuador. *Biodiversity and Conservation* 7:1529–1537.
- SVENNING, J. C. 1999a. Microhabitat specialization in a species-rich palm community in Amazonian Ecuador. *Journal of Ecology* 87:55–65.
- SVENNING, J.C. 1999b. Recruitment of tall arborescent palms in the Yasuni National Park, Amazonian Ecuador: are large treefall gaps important? *Journal of Tropical Ecology* 15:355-366.
- SVENNING, J. C. 2000. Small canopy gaps influence plant distributions in the rain forest understory. *Biotropica* 32:252–261.
- SVENNING, J. C. 2001a. Environmental heterogeneity, recruitment limitation, and the mesoscale distribution of palms in a tropical montane rain forest (Maquipucuna, Ecuador). *Journal of Tropical Ecology* 17:97–113.
- SVENNING, J. C. 2001b. On the role of microenvironmental heterogeneity in the ecology and diversification of Neotropical rainforest palms (Arecaceae). *The Botanical Review* 67:1–53.

- THALES, M. C. 2001. *Imagem fração sombra na caracterização e mapeamento de babaçu (Attalea speciosa Mart ex Spreng.) em área de floresta*. Dissertação de Mestrado. Instituto Nacional de Pesquisas Espaciais, São José dos Campos, SP. 140 pp.
- USHER, M.B. 1975. Analysis of pattern in real and artificial plant populations. *Journal of Ecology* 63:569-586.
- VORMISTO, J. 2002. Palms as rainforest resources: How evenly are they distributed in Peruvian Amazonia? *Biodiversity and Conservation* 11:1025-1045.
- WRIGHT, S. J. & DUBER, H. C. 2001. Poachers and Forest Fragmentation Alter Seed Dispersal, Seed Survival, and Seedling Recruitment in the Palm *Attalea butyraceae*, with Implications for Tropical Tree Diversity. *Biotropica* 33:583-595.

CONCLUSÕES

As comunidades de palmeiras alteram-se neste mosaico que inclui florestas maduras, abertas com palmeiras, de borda e fragmentos de floresta perturbada, porque espécies de palmeiras distribuíram-se diferentemente nos tipos florestais. *A. speciosa* foi dominante nas florestas abertas com palmeiras, de borda e perturbada. Algumas espécies são generalistas e frequentes, mesmo que em menor abundância, em todos os tipos florestais (ex. *S. cocoides* e *O. distichus*). Enquanto que outras espécies de palmeiras, principalmente espécies de sub-bosque, foram mais abundantes na floresta madura, que apresentou maior diversidade (riqueza e equitabilidade) de espécies. Essa dominância de *A. speciosa* influenciou na maior abundância de indivíduos e menor diversidade (riqueza e equitabilidade) de espécies de palmeiras nas florestas abertas com palmeiras, de borda e perturbada.

Associações de habitats de espécies de palmeiras relacionadas com a estrutura da floresta (principalmente área basal de árvores vivas e abertura de dossel), características do solo (sobretudo pH, matéria orgânica, K, P e quantidade de areia e argila) e tipos florestais influenciaram as abundâncias de espécies de palmeiras e, conseqüentemente, a diversidade de comunidades de palmeiras neste mosaico. Além disso, relações espaciais influenciaram fortemente a estrutura dessas comunidades, o que indica a importância de fatores históricos e bióticos nestas comunidades.

Do mesmo modo, a heterogeneidade ambiental deste mosaico de florestas naturais, de borda e perturbadas influenciou diferentemente as estruturas e padrões espaciais de populações de palmeiras arborescentes. No entanto, ao contrário das espécies estudadas do gênero *Attalea* e da hipótese de que a abundância e distribuição espacial dos estádios de vida das populações de palmeiras diferem nestes diferentes tipos de floresta, a espécie *O. distichus* apresentou estrutura e distribuições espaciais em

escalas finas (até 125 m) semelhantes ao longo deste mosaico, indicando que esta espécie foi pouco afetada neste gradiente de perturbação antrópica.

Estádios iniciais, principalmente plântulas, e espécies de sub-bosque são os mais afetados pela heterogeneidade ambiental neste mosaico. A floresta de borda foi o tipo florestal que apresentou padrões espaciais mais distintos (ex. padrão regular). Dessa maneira, perturbações antrópicas ao longo deste mosaico, como na floresta de borda e fragmentos de florestas perturbadas, além de alterar a estrutura e diversidade de comunidades de palmeiras, também impactam a estrutura e padrões espaciais de populações de palmeiras arborescentes.

A heterogeneidade da estrutura da floresta influencia a disponibilidade de luz no sub-bosque da floresta, o que pode ter favorecido ou inibido a abundância de alguns estádios de vida, principalmente de plântulas, das espécies de palmeiras *A. speciosa* e *A. maripa*. Já a espécie *O. distichus* não apresentou relações com as variáveis de estrutura da floresta avaliadas.

Nos diferentes tipos florestais deste mosaico, a distribuição espacial variou entre espécies, estádios de vida e escalas espaciais, tanto em escalas mais finas (até 25 m) quanto em escalas maiores de distância de agrupamentos (até 125 m). Predominou-se distribuição agrupada para plântulas, agrupada e aleatória para jovens e distribuição aleatória para adultos das três espécies arborescentes de palmeiras. Agrupamentos de plântulas, sendo mais intensos para a espécie *A. speciosa*, observados em diferentes escalas podem ser relacionados com a história de vida das espécies, dispersão de sementes (por gravidade e animais), predação de sementes, competição intra e interespecífica, habitats favoráveis, além das perturbações antrópicas nas florestas de borda e fragmentos de floresta perturbada. Divergindo com a hipótese de que os

estádios de vida das populações estão espacialmente associados, predominaram associações espaciais de repulsão (*A. speciosa*) e independência (*A. maripa* e *O. distichus*) entre os estádios de vida das três espécies de palmeiras, que podem ser relacionadas com mecanismos dependentes de densidade e distância, além da dispersão de sementes.

Plântulas de *A. speciosa* apresentaram repulsão com plântulas de *A. maripa* e *O. distichus*, principalmente em áreas com alta densidade de plântulas de *A. speciosa* (como as florestas aberta com palmeiras, de borda e perturbada), o que indica capacidade de sobrevivência de *A. speciosa* sob condições competitivas de alta abundância. Já interações espaciais entre plântulas de *A. maripa* e *O. distichus* foram predominantemente independentes em todos os tipos florestais e, portanto, parecem não competir por recurso e espaço.

Pequenas diferenças nas variáveis de solo (ex. textura e acidez do solo) e estrutura da floresta (ex. abertura do dossel) podem ser associadas ao contraste na diversidade das comunidades de palmeiras entre as duas fitofisionomias naturais de floresta ombrófila (madura/densa com árvores emergentes e aberta com palmeiras). A floresta aberta com palmeiras, quando comparada à floresta madura, apresentou menor riqueza e equitabilidade de espécies, com forte dominância de *A. speciosa* e maior abundância de palmeiras. A estrutura e padrões espaciais de populações de palmeiras arborescentes também foram distintas entre estes dois tipos florestais. Na floresta madura, a espécie *A. speciosa* apresentou poucos indivíduos, sendo que indivíduos adultos foram ausentes, enquanto que na floresta aberta com palmeiras, plântulas apresentaram padrão fortemente agrupado em escalas finas e indivíduos adultos apresentaram padrão aleatório. Além disso, os fragmentos de floresta perturbada localizados em propriedade particular fora do perímetro da FLONA do Tapajós se assemelham à floresta aberta com palmeiras em vários aspectos do ponto de vista de comunidades (abundância e diversidade) e populações (estrutura e padrões espaciais) de

palmeiras. Esse fato associado à contestação já exposta de que a floresta de borda foi o tipo florestal que apresentou padrões espaciais mais díspares, sugere que, apesar de estar dentro de uma unidade de conservação, a borda da FLONA é provavelmente o tipo florestal mais impactado.

Desta maneira, a heterogeneidade ambiental e perturbações antrópicas influenciaram atributos das comunidades (como abundância, riqueza e diversidade de espécies) de palmeiras tanto em escalas locais ($< 10^3$ m, ex. variações na textura do solo e abertura do dossel) quanto em escala de paisagem (10^3 a 10^5 m, ex. tipos florestais). Em nível de populações (abundância de estádios de vida, distribuição e associações espaciais) de palmeiras arborescentes, essa influência foi observada em diferentes estádios de vida e também em escalas de paisagem (10^3 a 10^5 m, ex. tipos florestais) e locais ($< 10^3$ m, ex. variáveis de estrutura da floresta), principalmente em relação às escalas de agrupamentos dos indivíduos destes estádios, em escalas mais finas (de até 125 m).

Palmeiras são bons indicadores de perturbação da floresta e podem ser exemplos de como um grupo funcional responde às mudanças na heterogeneidade ambiental local em paisagens naturais e antropizadas em florestas tropicais. Este estudo foi realizado dentro de uma Floresta Nacional, uma categoria de unidade de conservação do SNUC destinada à exploração sustentável de recursos florestais. Os resultados deste trabalho indicam que atividades antrópicas, como por exemplo, o corte seletivo de madeira (que favorece a entrada de luz e maior abertura do dossel na floresta) e a caça (com a diminuição de dispersores de sementes, que influenciam padrões espaciais das populações de palmeiras), podem prejudicar espécies de palmeiras, especialmente de sub-bosque (ex. *B. maraja*, *B. oligocarpa* e *B. acanthocarpa*), e favorecer a abundância da espécie *A. speciosa*. Já populações de outras espécies de

palmeiras (ex. *S. cocoides* e *O. distichus*) podem ser mantidas em florestas perturbadas, o que contribui para a manutenção da biodiversidade nestas florestas. Além disso, a forte influência das relações espaciais indica a importância de fatores históricos e bióticos (ex. dispersão de sementes) na estrutura de populações e comunidades de palmeiras em escalas finas ao longo deste mosaico de florestas maduras e perturbadas. Neste caso, torna-se necessário avaliar os impactos das florestas perturbadas e das atividades de exploração dos recursos florestais sobre esses fatores históricos e bióticos em populações e comunidades de palmeiras.

Estas conclusões sobre fatores espaciais e ambientais em comunidades e populações de palmeiras neste mosaico de florestas naturais e perturbadas contribuem para o entendimento dos efeitos da heterogeneidade ambiental local e de perturbações antrópicas sobre comunidades e populações de plantas na região amazônica.