

**INSTITUTO NACIONAL DE PESQUISAS DA AMAZÔNIA – INPA
UNIVERSIDADE FEDERAL DO AMAZONAS – UFAM**

**VARIAÇÃO NA COMPOSIÇÃO DA COMUNIDADE HERBÁCEA EM
ÁREAS RIPÁRIAS DA AMAZÔNIA CENTRAL**

Debora Pignatari Drucker

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Biologia Tropical e Recursos Naturais do convênio INPA/UFAM, como parte dos requisitos para obtenção do título de Mestre em Ciências Biológicas, área de concentração em Ecologia.

Manaus, Amazonas

2005

**INSTITUTO NACIONAL DE PESQUISAS DA AMAZÔNIA – INPA
UNIVERSIDADE FEDERAL DO AMAZONAS – UFAM**

**VARIAÇÃO NA COMPOSIÇÃO DA COMUNIDADE HERBÁCEA EM
ÁREAS RIPÁRIAS DA AMAZÔNIA CENTRAL**

Debora Pignatari Drucker
Orientadora: Dra. Flávia Regina Capellotto Costa

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Biologia Tropical e Recursos Naturais do convênio INPA/UFAM, como parte dos requisitos para obtenção do título de Mestre em Ciências Biológicas, área de concentração em Ecologia.

Manaus, Amazonas

2005

Ficha Catalográfica:

Drucker, Debora Pignatari

Variação na Composição da Comunidade Herbácea em Áreas Ripárias da
Amazônia Central / Debora Pignatari Drucker

11 x, 68 f. : il.

Dissertação (mestrado) – INPA/UFAM, 2005.

1. Estrutura de Comunidades 2. Áreas Ripárias 3. Vegetação Herbácea 4.
Floresta de Terra Firme 5. Amazônia Central

CDD 19. ed. 574.5247

Sinopse:

A composição de espécies de plantas herbáceas em áreas ripárias foi investigada em 50 parcelas em baixios na Reserva Florestal Adolfo Ducke, Manaus, AM, para determinar quais fatores influenciam a estrutura da comunidade. Análises multivariadas foram aplicadas para determinar a influência de fatores ambientais na composição de espécies, tanto das margens dos igarapés às beiras das vertentes como ao longo dos cursos d'água.

Palavras-chave: estrutura de comunidades; áreas ripárias; vegetação herbácea; floresta de terra firme; Amazônia Central.

Keywords: community structure; riparian areas; herbs; Central Amazonia.

Para Sônia, José, Tania, Claudio e Zezé



K'un

O Símbolo da Terra no *I Ching*

AGRADECIMENTOS

À Dra. Flávia Costa, pelo respeito e incentivo ao longo da orientação deste trabalho.

Ao apoio financeiro do Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) pela bolsa de estudos, pelo Processo N° 472799/03-7 – “Biodiversidade Amazônica: Distribuição, Biomassa, Conservação e Utilização” e pelo Projeto Ecológico de Longa Duração (PELD), Sítio 1.

Ao INPA: Divisão dos Cursos de Pós-Graduação, Coordenações de Pesquisas em Botânica e Ecologia, Divisão de Suporte às Estações e Reservas e Laboratório de Sistemas de Informação Geográfica.

Aos companheiros de mato José da Silva Lopes, José Tavares do Nascimento, João Batista, Lucas, Marlisson, Nazaré, Flecha, Marcelo Menin, Domingos Rodrigues, Karl Mokross, Marta Rivera, Gabriela Zuquim, Ricardo Braga.

À Fernanda Antunes, pela colaboração na identificação de pteridófitas e pelos ensinamentos em botânica no campo e no herbário.

À Maria de Lourdes Soares pela colaboração na identificação da família Araceae.

Ao Dr. Bruce Nelson, Dra. Maria Tereza Piedade, Dr. William Magnusson, Dr. Maarten Waterloo e Alberto Vicentini pelas sugestões no delineamento deste trabalho.

Ao Dr. Javier Tomasella e Martin Hodnett pelos ensinamentos em hidrologia e Edwin Keizer pelos ensinamentos em ferramentas SIG.

Ao Dr. Arnaldo Carneiro, por ampliar as escalas de meus questionamentos. Ao Dr. Flávio Luizão e Dr. Antonio Manzi pelo incentivo e apoio.

Ao Dr. Ricardo Ribeiro Rodrigues, Dr. Paulo Yoshio Kageyama, Dr. Walter de Paula Lima e Dr. Marcos Sorrentino, pela formação acadêmica na graduação que estimulou minha curiosidade de estudar florestas.

Ao Alessandro Carioca de Araújo e Philippe Tintim Waldhoff pelo exemplo e incentivo a vir trabalhar na Amazônia.

Ao mestre Zequinha, Eliberto Barroncas e companheiros capoeiristas: Axé!

Ao Jorge Alberto Lopes da Costa, pela amizade, incentivo e ensinamentos em sobrevivência na floresta.

À Sylvania Mota de Oliveira, por compartilhar o sonho libertário e pelas transformações que a amizade proporciona.

Ao Anselmo Nogueira, pelas sugestões críticas na leitura deste trabalho.

Aos amigos Benjamin da Luz, pela alegria do compartilhar, Juliana Almeida, pelos bons fluidos, Daniela Rossoni, pela poesia, Juliana Leoni, pela doçura, Carla Bantel, pela sabedoria, Thiago André, pelas nossas conversas biológicas, Ana Raquel, pela garra e ginga, Lílian Rodrigues, pelo pique de campo, Milton Bianchini, pelo senso prático, Whaldener Endo, um nômade fora do tempo, Romilda Paiva, pelas risadas, Carlos Moura, pela criticidade e Márcia Abraão, pela autenticidade.

À energia feminina da Muralha.

RESUMO

Apesar do reconhecimento geral da influência da heterogeneidade ambiental sobre a distribuição de espécies, o ambiente é tratado como classes grosseiramente delimitadas, tais como platô, vertente e baixio na Amazônia Central. Entretanto, dentro desses habitats supostamente homogêneos, podem ocorrer especializações que foram pouco estudadas até agora. Para detectar a variação da vegetação herbácea ripária em baixios de florestas de terra firme na Amazônia Central, foram instaladas 50 parcelas de 200m² na Reserva Florestal Adolpho Ducke (100 Km²), Manaus, AM. Destas, 20 parcelas foram instaladas para detectar a variação da composição de espécies das margens dos igarapés às beiras das vertentes (variação lateral), enquanto 30 parcelas foram instaladas para detectar a variação ao longo dos cursos de água (variação longitudinal). Análises Multivariadas foram utilizadas para resumir a composição de espécies, e análise de regressão múltipla para determinar se, lateralmente, distância da margem do igarapé, abertura do dossel e nível do lençol freático influenciam na composição de espécies. Longitudinalmente, foi testado o efeito de bacias e sub-bacias de drenagem, distância da nascente, inclinação e largura do baixio.

Os resultados mostraram que, lateralmente, a composição de espécies de ervas se diferenciou ao longo do gradiente ambiental que vai das margens dos igarapés às beiras de vertentes. Isso indica que, dentro de uma das classes abrangentes de habitat geralmente adotadas, há oportunidade de segregação de nichos, pelo menos para plantas herbáceas. Longitudinalmente, a composição de espécies de ervas nos baixios esteve autocorrelacionada espacialmente. Essa tendência de substituição de espécies com a distância indica altos níveis de diversidade β de ervas nos baixios e sugere a atuação de processos de limitação de dispersão. Além disso, a composição de espécies diferiu entre as bacias e sub-bacias de drenagem da Reserva Ducke. Os resultados deste trabalho evidenciam a importância tanto da heterogeneidade ambiental quanto dos padrões de dispersão na distribuição de espécies de ervas terrestres em áreas ripárias na Reserva Ducke. Esses mecanismos podem estar determinando a distribuição de espécies herbáceas em outros baixios de terra firme da Amazônia Central e devem ser considerados no planejamento da conservação da vegetação ripária nessa região.

ABSTRACT

In spite of general agreement on the influence of environmental heterogeneity on species distribution, in Central Amazonia habitat is often delimited as rough classes, such as plateau, slope and floodplain. However, important differences in species composition may occur within seemingly “homogeneous” environments. We investigated the structure of the ground herb community occurring on floodplains in a “terra-firme” forest in Central Amazonia. Fifty 200m² plots were distributed throughout the floodplains of Ducke Reserve (100 Km²), Manaus, Brazil. Twenty plots were sampled to detect variation in species composition from the stream margin to the edge of the slopes. Thirty plots were sampled to detect the variation from stream headwaters to larger streams. Linear regression analysis was used to determine the effects of environmental variables on species composition, which was summarized by Multidimensional Scaling.

Laterally, herb species composition changes along the environmental gradient from the stream margin to the edge of the slopes. This indicates that, within one frequently-adopted broad environmental category, herb species can show niche segregation. The composition of herbs in riparian areas along watercourses was spatially auto correlated and differed between watersheds. The high species turnover indicates high β diversity and suggests that dispersal limitation is playing an important role on shaping herb species distribution. The strong effects of environmental heterogeneity and dispersal patterns need to be taken into account in planning conservation units for riparian vegetation in central Amazonian “terra-firme” forests.

SUMÁRIO

INTRODUÇÃO _____	1
ÁREA DE ESTUDO _____	2
CAPÍTULO I. VARIAÇÃO LATERAL DA COMUNIDADE DE PLANTAS HERBÁCEAS NOS BAIXIOS _____	6
I.1 – MÉTODOS	
I.1.1 Delineamento amostral _____	9
I.1.2 Vegetação herbácea _____	12
I.1.3 Variáveis ambientais _____	13
I.1.4 Análise de dados _____	14
I.2 - RESULTADOS	
I.2.1 Composição da Comunidade Herbácea _____	16
I.2.2 Variáveis Ambientais _____	19
I.2.3 Relação Entre a Composição Quantitativa da Comunidade e as Variáveis Ambientais _____	20
I.2.4 Relação Entre a Composição Qualitativa da Comunidade e as Variáveis Ambientais _____	23
I.2.5 Riqueza de Espécies _____	24
I.2.6 Abundância Total de Indivíduos _____	26
I.3 – DISCUSSÃO _____	27

**CAPÍTULO II. VARIAÇÃO LONGITUDINAL DA COMUNIDADE DE PLANTAS HERBÁCEAS NOS
BAIXIOS _____ 32**

II. 1 – MÉTODOS

II.1.1 Delineamento amostral _____ 4

II.1.2 Vegetação herbácea _____ 36

II.1.3 Variáveis ambientais _____ 36

II.1.4 Análise de dados _____ 37

II.2. RESULTADOS

II.2.1 Composição da Comunidade Herbácea _____ 38

II.2.2 Autocorrelação Espacial _____ 41

**II.2.3 Relação Entre a Composição Quantitativa da Comunidade e as
Variáveis Ambientais _____ 43**

**II.2.4 Relação Entre a Composição Qualitativa da Comunidade e as Variáveis
Ambientais _____ 50**

II.2.5 Riqueza de Espécies _____ 54

II.2.6 Abundância Total _____ 54

II.3 – DISCUSSÃO _____ 55

CONCLUSÕES _____ 60

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS _____ 61

LISTA DE FIGURAS

- Figura 1** – Localização da Reserva Florestal Adolpho Ducke (RFAD). Composição RGB Landsat (2003). Fonte: SigLab/INPA. _____ 3
- Figura 2** – Igarapé de águas claras do Tinga, bacia de drenagem Leste da RFAD. _____ 4
- Figura 3** – Igarapé de águas negras do Acará, bacia de drenagem Oeste da RFAD. _____ 4
- Figura 4** – Zoneamento dos baixios por faixas de distâncias do igarapé em termos de porcentagem (modificada de Zakia, 1998). _____ 10
- Figura 5** – Distribuição das parcelas na RFAD, cotas relativas à altura do dossel. ____ 11
- Figura 6** – Efeitos parciais de distância do igarapé ((a), números representam as faixas de distância 1 - 0%, 2 - 25%, 3 - 50%, 4 - 75%, 5 - 100%); abertura do dossel (b), heterogeneidade ambiental em termos de profundidade do lençol freático (c) e sub-bacia de drenagem (d, A – Acará e B – Bolívia) na composição quantitativa de espécies de ervas. _____ 21
- Figura 7** – Densidade relativa de espécies de ervas ao longo do zoneamento dos baixios em faixas de distância do igarapé. _____ 22
- Figura 8** – Efeitos parciais de distância do igarapé (a, números representam as faixas de distância 1 - 0%, 2 - 25%, 3 - 50%, 4 - 75%, 5 - 100%); abertura do dossel (b) e heterogeneidade ambiental em termos de profundidade do lençol freático (c) na composição qualitativa de espécies de ervas. _____ 24
- Figura 9** – Efeito parcial de distância do igarapé (“a” e “b”, números representam as faixas de distância 1 - 0%, 2 - 25%, 3 - 50%, 4 - 75%, 5 - 100%); e de abertura do dossel (“c”) sobre a riqueza de espécies de ervas. (a) é referente à Análise de Regressão Múltipla retirando-se a parcela com maior riqueza e ‘b’ refere-se à Análise considerando todas as parcelas (a seta destaca a parcela com maior riqueza de espécies). _____ 25
- Figura 10** – Efeito parcial de distância das margens dos igarapés em termos de porcentagem de largura dos baixios sobre a abundância total de indivíduos por parcela (números representam as faixas de distância: 1 - 0%, 2 - 25%, 3 - 50%, 4 - 75%, 5 - 100%). _____ 26
- Figura 11** – Distribuição das parcelas na RFAD, cotas relativas à altura do dossel. ____ 35
- Figura 12** – Exemplo de parcela, composta por um conjunto de transectos. _____ 36

Figura 13 – Correlação de distância geográfica entre parcelas e sua dissimilaridade em termos de composição de espécies. (a) – quantitativa, (b) – qualitativa. _____ 42

Figura 14 – Ordenação com MDS para dados quantitativos em duas dimensões. Os eixos representam a dissimilaridade em composição de espécies. Os pontos representam as parcelas de amostragem e estão classificadas pelas bacias de drenagem: L - Leste e O - Oeste (a) ou pelas sub-bacias de drenagem: A - Acará, B - Bolívia, I - Ipiranga, T - Tinga e U - Uberê (b). _____ 43

Figura 15 – Efeitos parciais de distância da nascente (a), largura do baixio (b) e inclinação (c) na composição quantitativa de espécies de ervas, considerando todas as parcelas na bacia de drenagem Leste. _____ 45

Figura 16 – Densidade relativa das espécies de ervas na bacia de drenagem Leste. Parcelas foram ordenadas ao longo do gradiente de distância da nascente. _____ 46

Figura 17 – Efeitos parciais de distância da nascente (a), largura do baixio (b) e inclinação (c) na composição quantitativa de ervas, considerando todas as parcelas da bacia de drenagem Oeste. A seta destaca a parcela com valores extremos. O efeito parcial de inclinação média da parcela no modelo sem a parcela com valores extremos é ilustrado em (d). _____ 48

Figura 18 – Densidade relativa das espécies de ervas na bacia de drenagem Oeste. Parcelas ordenadas ao longo do gradiente de inclinação média da parcela. _____ 49

Figura 19 – Ordenação com MDS para dados qualitativos. Os eixos representam a dissimilaridade em composição de espécies. Os pontos representam as parcelas de amostragem e estão classificadas pelas sub-bacias de drenagem: A - Acará, B - Bolívia, I - Ipiranga, T - Tinga e U - Uberê. _____ 50

Figura 20 – Efeitos parciais de distância da nascente (a), inclinação (b) e largura do baixio (c) na composição qualitativa de espécies de ervas, considerando todas as parcelas. A seta em “c” destaca a parcela com valores extremos. O efeito parcial de largura do baixio no modelo sem a parcela com valores extremos é ilustrado em (d). _____ 52

Figura 21 – Ocorrência de espécies de ervas por parcela, ordenadas ao longo do gradiente de largura do baixio. _____ 53

LISTA DE TABELAS

Tabela 1 – Abundância de espécies de ervas amostradas e número de parcelas em que foram encontradas (Capítulo I). _____ 17

Tabela 2 – Abundância de espécies de ervas amostradas e número de parcelas em que foram encontradas (Capítulo II). _____ 39

INTRODUÇÃO

A compreensão da variação florística em florestas tropicais tem aplicações práticas importantes em relação à conservação de biodiversidade, ao uso de recursos naturais e à restauração de áreas degradadas. Uma questão central é se os padrões de distribuição de plantas refletem as condições ambientais e as restrições ecológicas das espécies, ou se processos de extinção e dispersão são mais importantes (Hubbell & Foster 1986, Zobel 1997, Clark *et al.* 1999, ter Steege *et al.* 2000, Tuomisto *et al.* 2003a).

Na Amazônia Central, a divisão de florestas de terra firme nos ambientes platô, vertente e baixio e sua associação com a diferenciação de espécies vegetais é amplamente reconhecida (Guillaumet 1987; Kahn 1987; Ribeiro *et al.* 1999). Contudo, dentro dessas abrangentes categorias ambientais, podem ocorrer especializações que foram pouco estudadas até agora.

Os baixios das florestas de terra firme na Amazônia Central sofrem freqüentes inundações devido às cheias dos igarapés em resposta à chuva (Hodnett *et al.* 1997a). A vegetação que ocupa estas áreas pode ser caracterizada como ripária e deve apresentar variação em termos de estrutura, composição e distribuição espacial (Bren 1993). Esta variação pode ocorrer tanto ao longo do curso de água como lateralmente, em suas margens. Longitudinalmente, as variações resultam da dinâmica dos processos fluviomórficos, que resultam em trechos característicos de deposição de sedimentos, assim como trechos característicos de erosão fluvial. Lateralmente, as condições de saturação do solo diminuem à medida que se distancia do canal, o que deve, também, influenciar a composição das espécies (Gregory *et al.* 1992).

Estudos em ecologia vegetal nos trópicos têm concentrado esforços em espécies arbóreas. Entretanto, variações ambientais que são relevantes para a distribuição de plantas herbáceas do subosque podem não ser essenciais para árvores do dossel (Wiens 1989). Na Amazônia colombiana, a composição florística de árvores do dossel mostrou correlação mais fraca com incidência de luz e características edáficas do que a composição de plantas de subosque, o que pode

indicar que árvores maiores são menos sensíveis a fatores ambientais do que espécies vegetais de menor porte (Duque 2001, Duque *et al.* 2002). Um problema que surge na amostragem de árvores é a ocorrência de um pequeno número de indivíduos registrado por espécie, o que torna difícil julgar se a falta de diferenças entre unidades amostrais se devem a homogeneidade florística real ou a baixa intensidade amostral (Tuomisto *et al.* 2003b). Trabalhos recentes têm usado plantas herbáceas para entender a estrutura de comunidades tropicais e padrões de distribuição geográfica de biodiversidade (Poulsen & Balslev 1991, Poulsen 1996, Tuomisto & Ruokolainen 1994, Tuomisto & Poulsen 1996, Tuomisto *et al.* 2003a, 2003b).

O presente trabalho foi conduzido no período de agosto de 2003 a janeiro de 2005 e visou investigar a estrutura da comunidade de espécies de ervas terrestres em áreas ripárias da Reserva Florestal Adolpho Ducke, bem como fornecer informações para seu plano de manejo. As hipóteses testadas foram: 1) a composição de espécies varia lateralmente, das margens dos igarapés às beiras das vertentes; 2) a composição de espécies nos baixios varia ao longo do curso dos igarapés, desde as cabeceiras até igarapés maiores; 3) há diferenças entre a composição de espécies nas diferentes bacias de drenagem da Reserva. Essas hipóteses contrastam com a idéia que baixios seriam um habitat homogêneo, como é implicado pelas categorias grosseiras de platô, vertente e baixio.

ÁREA DE ESTUDO

A Reserva Florestal Adolpho Ducke (RFAD) abrange uma área de 10 x 10 km (10.000 ha), pertence ao Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA) e está localizada entre 2° 55' e 03° 01' latitude S e entre 59° 53' e 59° 59' longitude W, na periferia de Manaus, AM (Figura 1). No sentido Norte-Sul, um platô central é o divisor de águas entre duas bacias hidrográficas. Com drenagem para o Leste, fluem os igarapés de águas claras do Tinga (Figura 2), Uberê e Ipiranga, que encontram o igarapé do Puraquequara, afluente do Rio Amazonas. Para o Oeste, os igarapés de águas negras do Acará (Figura 3) e Bolívia fluem para o igarapé do Tarumã, que é um afluente do Rio Negro.

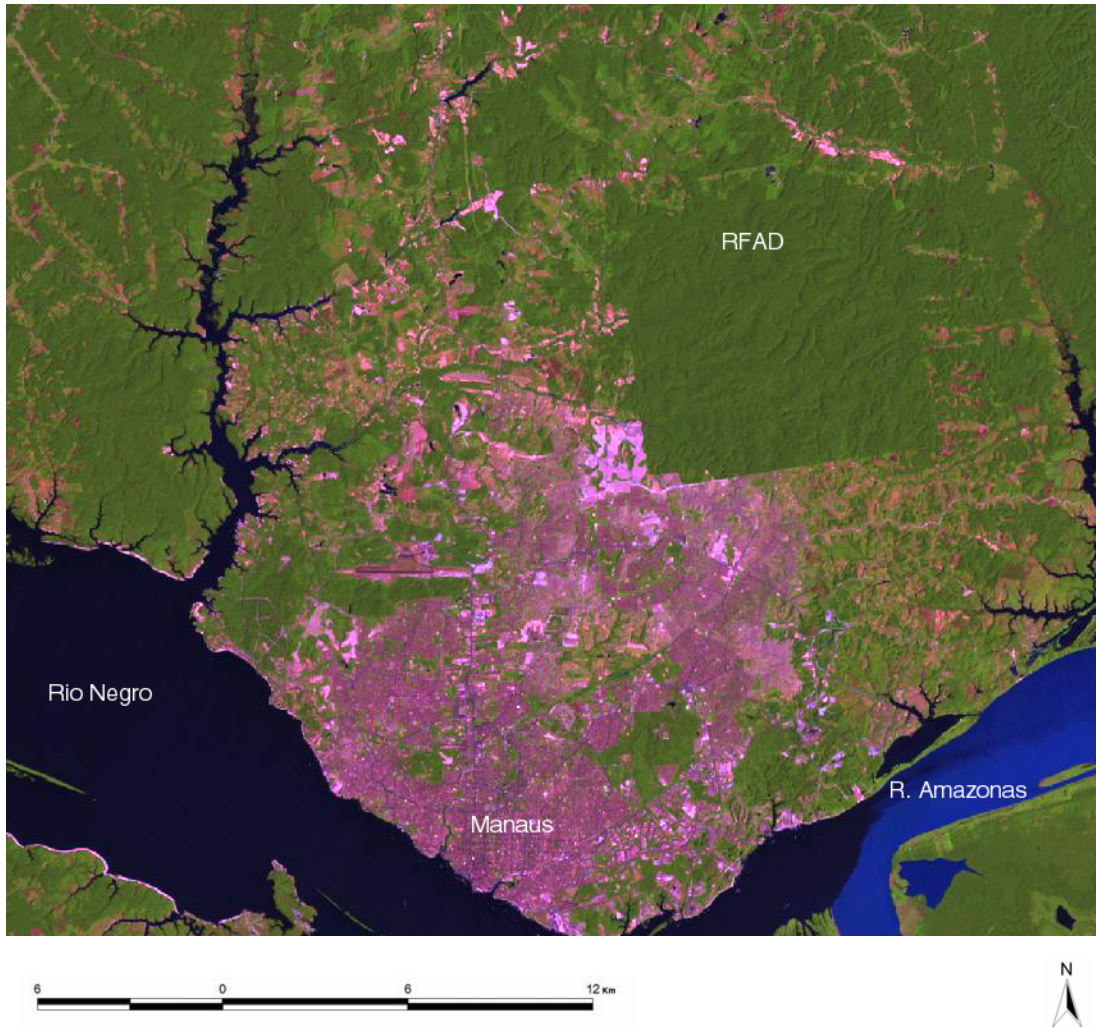


Figura 1 – Localização da Reserva Florestal Adolpho Ducke (RFAD). Composição RGB Landsat (2003). Fonte: SigLab/INPA.



Figura 2 – Igarapé de águas claras do Tinga, bacia de drenagem Leste da RFAD.



Figura 3 – Igarapé de águas negras do Acará, bacia de drenagem Oeste da RFAD.

O tipo climático é AmW' na classificação de Köppen (Radambrasil, 1978), caracterizando-se por apresentar temperatura média anual de 26.6°C, umidade relativa de 75-86% e precipitação anual de 1.750 a 2.500 mm. A temperatura média no mês mais frio está sempre acima de 18°C e há uma estação seca de curta duração nos meses de julho a outubro (Ranzani, 1980; Chauvel, 1982; Fisch *et al.* 1998). Os meses de março e abril são os de maior precipitação (Marques-Filho *et al.* 1981).

Toda a região está coberta pela floresta tropical úmida de baixa altitude (Chauvel, 1982), com dossel bastante fechado e subosque com pouca luminosidade, caracterizado pela abundância de palmeiras acaules como *Astrocaryum* spp. e *Attalea* spp. (Guillaumet & Kahn 1982).

A topografia é um importante fator na formação de solos na região da Amazônia Central. Nos platôs os solos são argilosos, nas vertentes a fração argila vai gradativamente diminuindo até predominar a fração areia nas áreas de baixios (Ranzani 1980, Chauvel, 1982, Chauvel *et al.* 1987, Bravard & Righi, 1989, Hodnett *et al.* 1997b).

CAPÍTULO I. VARIAÇÃO LATERAL DA COMUNIDADE DE PLANTAS HERBÁCEAS NOS BAIXIOS

A diferenciação de espécies arbóreas ao longo de gradientes topográficos e edáficos em formações florestais vem sendo amplamente documentada (Kahn 1987, Sollins 1998, ter Steege *et al.* 2000, Clark 2002, Okuda *et al.* 2004, Valencia *et al.* 2004, Kubota *et al.* 2004). Tais padrões de distribuição vêm sendo descritos também para espécies de ervas e arbustos (Tuomisto & Poulsen 1996, Poulsen & Tuomisto 1996, Tuomisto & Ruokolainen 1994, Tuomisto *et al.* 2002), inclusive na área do presente estudo (Kinupp & Magnusson, no prelo, Costa *et al.*, no prelo).

Já se mostrou que pares de espécies arbóreas congênicas ocupam diferentes porções do gradiente topográfico de florestas tropicais. A causa da limitação do habitat pode ser fisiológica, como mostrado para *Mora excelsa* e *Mora gongrijpii*, na Guiana, para as quais a fisiologia das sementes e plântulas de cada espécie confere uma vantagem regenerativa em cada ambiente (ter Steege 1994). *M. excelsa* ocorre próxima aos cursos de água, suas sementes bóiam e sobrevivem bem na água, e suas plântulas transpiram rapidamente. *M. gongrijpii* ocorre alguns metros acima do nível do curso d'água, suas sementes afundam e morrem se submersas e suas plântulas transpiram vagarosamente e podem extrair água de solo relativamente seco. Em Borneo, *Dryobalanops aromatica* mostrou-se associada com altas elevações e solos arenosos. *Dryobalanops lanceolata* ocorreu em baixas elevações e em solos com menor teor de areia (Itoh *et al.* 2003).

Gentry (1988) propôs que altos níveis de diversidade em florestas tropicais indicariam pressões ecológicas fortes, resultando em baixas densidades de espécies individuais. O grande número de espécies de árvores que são restritas a um só habitat revelaria a importância da especificidade de nicho na manutenção da diversidade de espécies na Amazônia. Muitos outros autores consideram que a heterogeneidade ambiental favorece diferentes espécies e assim cria numerosos compartimentos florestais distintos floristicamente. Dessa forma, mudanças na composição florística refletiriam mudanças nas condições ambientais na escala local (< 1 Km²) (Lieberman *et al.* 1985, Poulsen & Tuomisto 1996, Clark *et al.*

1999, Duque *et al.* 2002, Tuomisto *et al.* 2003a, Tuomisto *et al.* 2003b).

Apesar do reconhecimento geral da influência da heterogeneidade ambiental sobre a distribuição das espécies, o gradiente topográfico é geralmente tratado como classes grosseiramente delimitadas (i.e. Clark *et al.* 1999, Harms *et al.* 2000, Webb & Peart 2000, Valencia *et al.* 2004). Como as espécies se distribuem ao longo do gradiente ambiental existente dentro de uma das classes geralmente adotadas foi pouco estudado até agora.

Estudos com vegetação ripária em regiões temperadas mostram que a distribuição de espécies é explicada pelas diferenças no regime de inundação dos rios e nos padrões de deposição de sedimentos (Kalliola & Puhakka 1988, Auble *et al.* 1994).

Padrões de inundação lateral em grandes planícies nas áreas de igapó e várzea da região amazônica e sua relação com a vegetação são bem descritos. Essas áreas estão sujeitas a inundações sazonais de grande magnitude, sendo que o nível de água chega a subir 14 m. As cheias podem durar de 50 a 270 dias por ano. Já se mostrou que as espécies de plantas variam de acordo com a duração das fases aquática e terrestre, que normalmente dependem da elevação topográfica. As espécies diferem em termos de duração do ciclo de vida, taxa de crescimento e, no caso de árvores, densidade da madeira (Keel & Prance 1979, Salo *et al.* 1986, Ferreira 1997, Junk & Piedade 1997, Worbes 1997, Ferreira & Prance 1998, Ferreira 2000).

Estudos com árvores nas regiões Sul, Sudeste e Centro-Oeste do Brasil têm mostrado diferenças vegetacionais ocorrendo de acordo com a topografia e documentado a composição característica de matas ciliares (Gibbs & Leitão Filho 1978, Aguiar *et al.* 1982, Bertoni & Martins 1987, Mantovani *et al.* 1989, Rodrigues 1989, Durigan 1994, Oliveira-Filho *et al.* 1994, Salis *et al.* 1994, Rodrigues & Nave 2000, Van Den Berg & Oliveira-Filho 2000, Bertani *et al.* 2001). Esses trabalhos explicam o grande número de espécies encontrado pela heterogeneidade ambiental das formações ripárias, definida pelas variações edáficas e topográficas associada ao regime de água no solo e aos padrões de inundação dos cursos de água e de flutuação do lençol freático (Rodrigues & Shepherd 2000). As plantas

desenvolvem estratégias para viver sob as restrições ambientais promovidas por tais fatores.

A deficiente aeração dos solos, por exemplo, limita a respiração dos sistemas radiculares e pode exigir das espécies mecanismos de tolerância ou escape diante da saturação hídrica (Oliveira Filho 1989). A retirada periódica de liteira e, conseqüentemente, do banco de sementes pela elevação no nível do rio foi apontada como um fator determinante na seletividade de espécies (Rodrigues 1991). Algumas espécies foram descritas ocupando exclusivamente áreas sujeitas a alagamento permanente, sendo consideradas típicas desses ambientes (Toninato *et al.* 1998, Salis *et al.* 1994).

Nas adjacências de igarapés em florestas de terra firme da Amazônia Central (baixios) ocorrem cheias imprevisíveis e de curto prazo em resposta às chuvas. A variação no padrão de inundação dessas áreas foi pouco estudada (Hodnett *et al.* 1997a), assim como sua relação com a composição florística.

Nesse capítulo, eu investigo como a composição, riqueza e abundância total de espécies de ervas terrestres variam das margens dos igarapés às beiras das vertentes na Reserva Florestal Adolpho Ducke. Eu testo a hipótese de que a composição de espécies se diferencia à medida que se distancia das margens dos igarapés. Eu pressuponho que esse gradiente de distância representa a heterogeneidade ambiental dentro dos baixios ligada aos padrões de inundação e de saturação hídrica do solo, bem como de disponibilidade de luz.

I.1 - MÉTODOS

I.1.1 Delineamento amostral

Para detectar se há variação lateral na estrutura da comunidade de plantas herbáceas nos baixios, foram instalados 20 parcelas na bacia de drenagem Oeste da RFAD (sub-bacias Acará e Bolívia), totalizando 4000 m² (0,4 ha) amostrados. A forma das parcelas foi de 2 x 100 m, com o maior eixo paralelo aos igarapés. As parcelas foram instaladas em diferentes distâncias laterais dos igarapés ao longo dos baixios. Cada parcela foi instalada com o auxílio de um clinômetro, para que fosse uniformemente mantido em uma mesma curva de nível. Para representar o zoneamento das condições de saturação hídrica do solo, os baixios foram divididos em faixas de distância do igarapé. As faixas de distância do igarapé foram estabelecidas em termos de porcentagem da largura total do baixio: 0, 25, 50, 75 e 100% (Figura 4). O motivo de fazer o zoneamento em faixas de porcentagem é a variação da largura do baixio. Uma distância de 10 m da margem do igarapé pode representar condições hídricas diferentes em um baixio de 100 m de largura e um baixio de 50 m de largura.

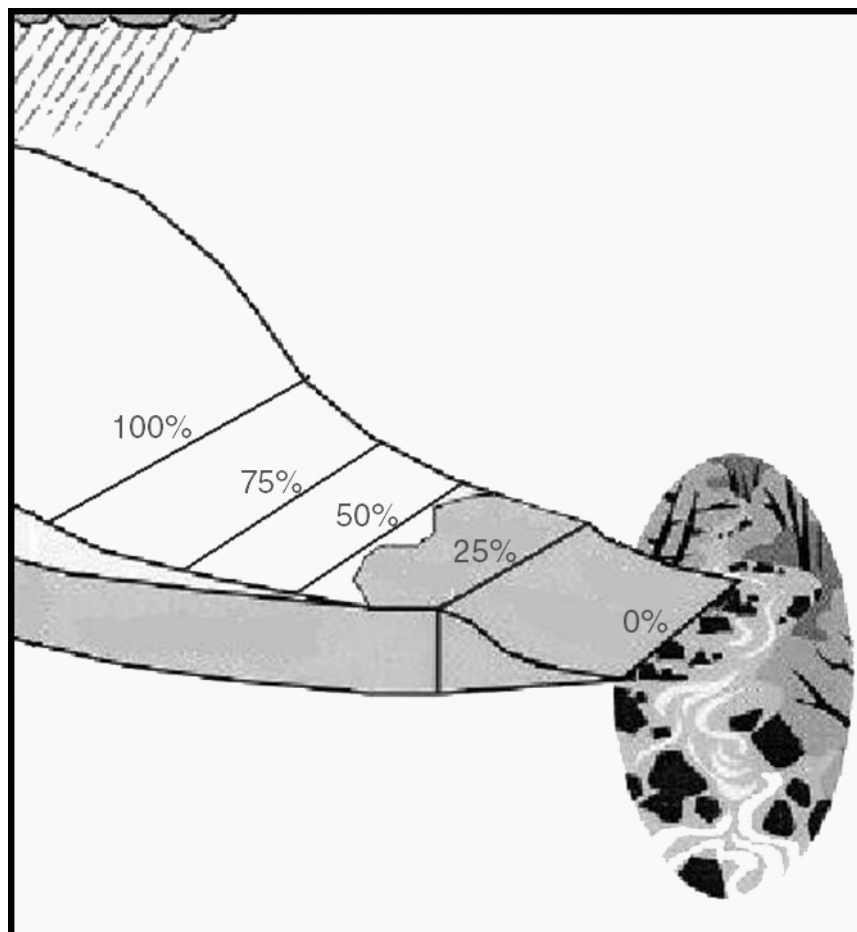


Figura 4 – Zoneamento dos baixios por faixas de distâncias do igarapé em termos de porcentagem (modificada de Zakia, 1998).

Não foram levantadas todas as faixas de distância em cada parcela. Foram amostrados 2 parcelas por faixa de distância em cada sub-bacia (Acará e Bolívia), totalizando 4 parcelas por faixa de distância e 10 parcelas por sub-bacia (Figura 5). A escolha da faixa de amostragem por parcela levantada foi feita por sorteio. As parcelas instaladas na faixa de distância 0% foram divididas em dois de 1 x 100 m, um em cada margem do igarapé.

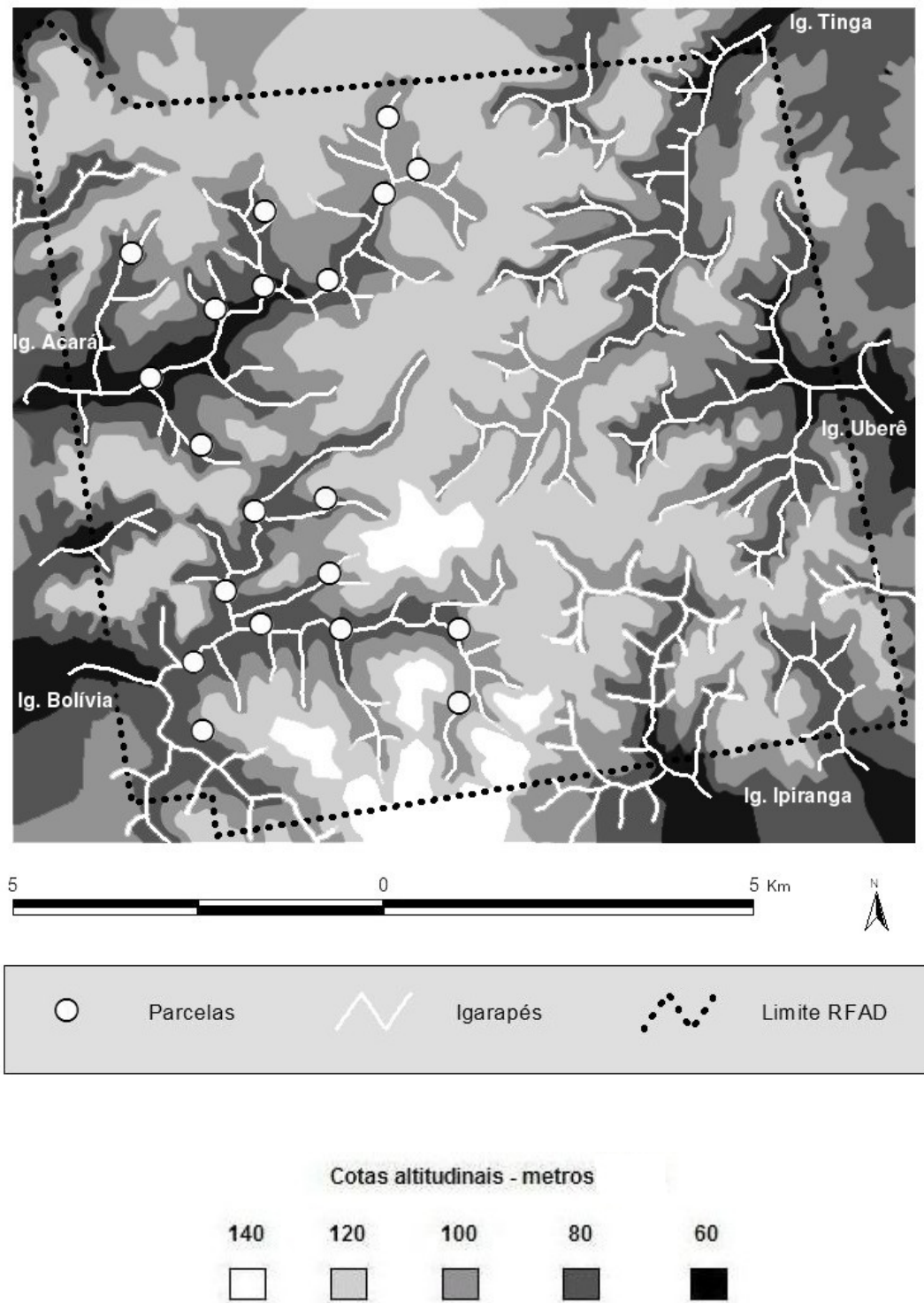


Figura 5 – Distribuição das parcelas na RFAD. Cotas relativas à altura do dossel.

I.1.2 Vegetação herbácea

Neste trabalho, a comunidade herbácea terrestre é definida como o conjunto de espécies herbáceas terrestres obrigatórias, o que inclui apenas as espécies que germinam e passam todo o seu ciclo de vida no solo, *sensu* Poulsen (1996). As espécies hemiepífitas e epífitas caídas no solo não foram consideradas.

A amostragem de ervas foi realizada entre novembro de 2003 e agosto de 2004. Em cada parcela, todos os indivíduos acima de 5 cm de altura foram contados e identificados. Algumas espécies ocorrem em grande densidade em uma pequena área, dificultando a diferenciação dos indivíduos, que nesses casos aparentam propagar-se de forma vegetativa. Para essas espécies, cada aglomerado foi considerado um único indivíduo e foi anotado o número de caules. Esse procedimento foi adotado para as espécies das famílias Poaceae e Sellaginellaceae e para as espécies dos gêneros *Calathea* e *Ischnosiphon* da família Marantaceae.

Todo o material botânico fértil foi depositado no Herbário do INPA. Pelo menos um testemunho de material botânico vegetativo de cada espécie foi armazenado no Laboratório de Ecologia de Comunidades da Coordenação de Pesquisas em Ecologia do INPA.

A identificação das espécies herbáceas foi feita com o Guia para a Flora da Reserva Ducke (Ribeiro *et al.* 1999), baseado essencialmente em caracteres vegetativos; com chaves de identificação (Kramer 1957, Alston *et al.* 1981, Holltum 1986, Tryon & Stolze 1989a, Tryon & Stolze 1989b, Tuomisto & Groot 1995, Steymark *et al.* 1995, Windisch 1996, Mori *et al.* 1997) e com comparações do material depositado com o acervo do Herbário. Para a confirmação das identificações, o material está sendo enviado para especialistas.

I.1.3 Variáveis ambientais

Em cada parcela, foi medida a distância da parcela para a margem do igarapé, a largura do baixio, a abertura do dossel e a profundidade do lençol freático.

As medidas foram tomadas em 5 pontos (0, 25m, 50m, 75m e 100m) ao longo do maior eixo da parcela.

A distância da parcela para a margem do igarapé e a largura do baixio foi a média das distâncias medidas com trena e bússola nos 5 pontos. A largura do baixio foi a distância entre a margem do igarapé e a beira da vertente. Esta foi definida como o ponto no qual a diferença de nível (cota altitudinal), medida com um clinômetro, trena e bússola a partir da margem do igarapé em direção à vertente, atingiu 2 metros.

A abertura do dossel, que é uma medida indireta da luz que chega ao subosque, foi a média das medidas realizadas com um esferodensiómetro nos mesmos 5 pontos. Em cada ponto foram tomadas 4 medidas, nos sentidos Norte, Sul, Leste e Oeste.

A profundidade do lençol freático foi medida com uma fita métrica em buracos cavados com um trado de 5 cm de diâmetro. As medidas foram realizadas nos mesmos 5 pontos ao longo do maior eixo da parcela, entre 10 e 20 de outubro de 2004 (estação seca). Foi calculada a média e o coeficiente de variação das cinco medidas.

Além dos fatores ambientais, a localização das parcelas nas diferentes sub-bacias de drenagem (Acará ou Bolívia) também foi incluída nas análises.

I.1.4 Análise de dados

As parcelas foram ordenadas pela dissimilaridade na composição de espécies com Escalonamento Multidimensional Não Métrico (MDS). Essa análise permitiu a redução da dimensionalidade dos dados em um ou dois eixos que descrevem a variação da comunidade herbácea pela extração do maior padrão que estrutura a composição de espécies.

Foram realizadas ordenações utilizando informações sobre abundância relativa de espécies (dados quantitativos) e sobre presença-ausência de espécies (dados qualitativos) por parcela. Dados quantitativos revelam padrões baseados nas espécies mais comuns, que tendem a ocorrer em diferentes abundâncias entre parcelas. Dados de presença-ausência tendem a dar mais peso às espécies mais raras, já que espécies comuns ocorrem na maioria dos locais e contribuem pouco para as diferenças qualitativas entre parcelas.

A matriz de dissimilaridade utilizada na ordenação dos dados qualitativos foi construída com o índice de *Sorensen*. Para os dados quantitativos, a matriz de dissimilaridade foi construída utilizando o índice de *Bray-Curtis* para os dados previamente padronizados por parcela pela divisão pela soma. O resultado dessa padronização expressa a proporção de cada espécie em relação à abundância total de indivíduos por parcela. Esta combinação de transformação, medidas de dissimilaridade e técnica de ordenação recuperou melhor gradientes conhecidos do que outros métodos (Kenkel & Orłóci, 1986, Faith *et al.*, 1987, Minchin, 1987) e vem sendo bastante utilizada para descrever gradientes ecológicos baseados em dados de abundância de espécies.

Os escores dos eixos resultantes das ordenações com MDS, que representam a composição de espécies, foram usados como variáveis dependentes em modelos de Análise de Regressão Múltipla, Análise de Variância (ANOVA) e Análise de Covariância (ANCOVA) para avaliar o efeito das variáveis ambientais quando a comunidade foi representada por um eixo. O modelo geral adotado foi:

Composição (1 dimensão) = constante + fatores ambientais.

Quando a composição foi representada por 2 eixos de ordenação, os testes adotados foram Análise de Regressão Múltipla Multivariada, Análise de Variância Multivariada (MANOVA) e Análise de Covariância Multivariada (MANCOVA). O modelo geral foi:

Composição (2 dimensões) = constante + fatores ambientais

Foram testados modelos também para avaliar o efeito das variáveis ambientais na abundância total de indivíduos por parcela e na riqueza de espécies (definida como o número de espécies por parcela).

As ordenações foram realizadas com o programa *PCord* (McCune & Mefford, 1999) e as Análises Inferenciais com o pacote estatístico *SYSTAT 8.0* (Wilkinson 1990).

I.2 - RESULTADOS

I.2.1 Composição da Comunidade Herbácea

Um total de 6.368 indivíduos de 65 espécies ou morfotipos de ervas, pertencentes a 35 gêneros e 22 famílias, foram registrados nas parcelas (Tabela 1). As variedades de *Lindsea lancea* (var. *lancea* e var. *falcata*), família Dennstaedtiaceae, e *Calathea mansonis* (var. 1 e var. 2), família Marantaceae, foram contadas como espécies devido à existência de grande distinção morfológica. Dois morfotipos de angiospermas não foram identificados ao nível de espécie.

Do total, 20 espécies foram pteridófitas (10 famílias e 11 gêneros), 17 espécies foram marantáceas (3 gêneros) e 28 espécies pertenceram a outras 11 famílias de angiospermas.

A maioria dos indivíduos de 3 espécies foi encontrada em parcelas adjacentes à igarapés, nas áreas sujeitas a inundações freqüentes. O número total de indivíduos, o número de indivíduos encontrados nas 4 parcelas nas margens dos igarapés e o número de parcelas em que a espécie foi encontrada foram: 1245, 1113, 12 (*Pepinia sprucei* (Baker) G.S. Varad. & Gilmartin, família Bromeliaceae); 739, 736, 6 (*Mapania pycnostachya* (Benth. T. Koyama, família Cyperaceae); 303, 244, 12 (*Trichomanes pinnatum* Hedw. , família Hymenophyllaceae) Não tão abundantes porém restritas a essas parcelas de margem foi *Spathiphyllum maguirei* G.S. Bunting, da família Araceae (81 indivíduos) e a aquática *Thurnia sphaerocephala* (Rudge) Hook. f., da família Thurniaceae (133 indivíduos).

As espécies mais abundantes e também amplamente distribuídas foram *Rapatea paludosa* Aubl. (547 indivíduos em 17 parcelas) e *Spathanthus unilateralis* (Rudge) Desv. (470 indivíduos em 15 parcelas), família Rapateaceae; *Pariana radicyflora* Sagot ex Döll (414 indivíduos em todas as parcelas), família Poaceae; *Monotagma spicatum* (Aubl.) J.F. Macbr. (377 indivíduos em 17 parcelas), família Marantaceae, e *Heliconia acuminata* Rich. (361 indivíduos em todas as parcelas), família Heliconiaceae.

Tabela 1 – Abundância de espécies de ervas amostradas e número de parcelas em que foram encontradas.

Famílias	Espécies	Abundância Total	Número de Parcelas	
(Angiospermae)				
Araceae	<i>Dieffenbachia elegans</i> A.M.E. Jonker & Jonker	23	6	
	<i>Philodendron barrosoanum</i> G.S. Bunting	9	2	
	<i>Spathiphyllum maguirei</i> G.S. Bunting	81	3	
	<i>Urospatha sagittifolia</i> (Rudge) Schott	108	6	
Bromeliaceae	<i>Bromelia tubulosa</i> L.B. Sm.	3	2	
	<i>Pepinia sprucei</i> (Baker) G.S. Varad. & Gilmartin	1245	12	
Costaceae	<i>Costus sprucei</i> Maas	8	1	
Cyclantaceae	<i>Cyclanthus bipartitus</i> Poit. ex A. Rich.	104	5	
Cyperaceae	<i>Calyptracarya bicolor</i> (H.Pfeiff.) T.Koyama	15	1	
	<i>Calyptracarya glomerulata</i> (Brongn.) Urb.	220	10	
	<i>Calyptracarya poeppigiana</i> Kunth	15	3	
	<i>Hypolytrum schraderianum</i> Nees	31	7	
	<i>Mapania macrophylla</i> (Boeck.) H. Pfeiff.	4	1	
	<i>Mapania pycnostachya</i> (Benth.) T. Koyama	739	6	
	<i>Pleurostachys sparsiflora</i> Kunth	11	2	
Heliconiaceae	<i>Heliconia acuminata</i> Rich.	361	20	
Marantaceae	<i>Calathea altissima</i> (Poepp. & Endl.) Körn.	15	4	
	<i>Calathea cannoides</i> (Nicolson, Steyerm. & Sivad.) H. Kenn.	23	3	
	<i>Calathea exscapa</i> (Poepp. & Endl.) Körn.	3	1	
	<i>Calathea mansonis</i> Körn. var1	16	4	
	<i>Calathea mansonis</i> Körn. var2	1	1	
	<i>Calathea panamensis</i> Rowlee ex Standl.	26	7	
	<i>Calathea</i> sp1	119	13	
	<i>Ischnosiphon arouma</i> (Aubl.) Körn.	75	13	
	<i>Ischnosiphon gracilis</i> (Rudge) Körn.	4	2	
	<i>Ischnosiphon hirsutus</i> Petersen	42	1	
	<i>Ischnosiphon killipii</i> J.F. Macbr.	10	3	
	<i>Ischnosiphon martianus</i> Eichler ex Petersen	38	12	
	<i>Ischnosiphon puberulus</i> Loes.	39	14	
	<i>Monotagma densiflorum</i> (Körn.) K.Schum.	10	3	
	<i>Monotagma spicatum</i> (Aubl.) J.F. Macbr.	377	17	
	<i>Monotagma tomentosum</i> K. Schum. ex Loes.	57	6	
	<i>Monotagma vaginatum</i> Hagberg	27	5	
	Poaceae	<i>Ichnanthus panicoides</i> P. Beauv.	2	1
		<i>Pariana campestris</i> Aubl.	1	1
<i>Pariana radiflora</i> Sagot ex Döll		414	20	
<i>Pariana</i> af. <i>simulans</i> Tutin		3	2	
<i>Pariana</i> sp1		4	2	

Rapateaceae	<i>Rapatea paludosa</i> Aubl.	547	17
	<i>Rapatea ulei</i> Pilg.	2	2
	<i>Saxofridericia subcordata</i> Körn.	79	14
	<i>Spathanthus unilateralis</i> (Rudge) Desv.	470	15
Strelitziaceae	<i>Phenakospermum guianensis</i> Aubl.	48	10
Thurniaceae	<i>Thurnia sphaerocephala</i> (Rudge) Hook. f.	133	4
Zingiberaceae	<i>Renelamia floribunda</i> K.Schum.	2	1
(Pteridophyta)			
Cyatheaceae	<i>Sphaeropteris hirsuta</i> (Desv.) R.M. Tryon	41	8
Dennstaedtiaceae	<i>Lindsaea lancea</i> (L.) Bedd. var. <i>falcata</i> (Dryand.) Rosenst.	127	10
	<i>Lindsaea lancea</i> (L.) Bedd. var. <i>lancea</i>	5	3
	<i>Lindsaea guianensis</i> (Aubl.) Dryand.	17	5
	<i>Lindsaea divaricata</i> Klotzsch	13	3
	<i>Saccoloma inaequale</i> (Kunze) Mett.	1	1
Dryopteridaceae	<i>Cyclodium meniscioides</i> (Willd.) C. Presl var. <i>meniscioides</i>	8	5
Hymenophyllaceae	<i>Trichomanes cellulolum</i> Klotzsch	4	2
	<i>Trichomanes elegans</i> Rich.	26	4
	<i>Trichomanes pinnatum</i> Hedw.	303	12
Marattiaceae	<i>Danaea elliptica</i> Sm.	7	1
	<i>Danaea trifoliata</i> Rchb. ex Kunze	5	2
Metaxyaceae	<i>Metaxya rostrata</i> (Kunth) C. Presl	47	8
Nephrolepidaceae	<i>Nephrolepis rivularis</i> (Vahl) Mett. ex Krug	1	1
Pteridaceae	<i>Adiantum amazonicum</i> A.R. Sm.	1	1
	<i>Adiantum terminatum</i> Kunze ex Miq.	1	1
	<i>Adiantum tomentosum</i> Klotzsch	8	6
Selaginellaceae	<i>Selaginella conduplicata</i> Spring	64	4
	<i>Selaginella parkeri</i> (Hook. & Grev.) Spring	99	7
Tectariaceae	<i>Triplophyllum dicksonioides</i> (Fée) Holttum	26	1
Total		6.368	

I.2.2 Variáveis Ambientais

A abertura do dossel variou de 3,15 a 6% entre parcelas, com média de 4,36% (desvio padrão = 0,74).

A profundidade do lençol freático variou entre 6 e 108 centímetros. A média entre parcelas foi de 62 cm e o desvio padrão foi de 24 cm. A variabilidade das medidas dessa variável dentro das parcelas foi mais alta do que a variabilidade entre parcelas. Em 14 das 20 parcelas o desvio padrão para as 5 medidas dentro da parcela foi maior do que o desvio entre parcelas. O desvio padrão máximo encontrado para as 5 medidas de uma só parcela foi de 41 cm. Como a média desta variável representa muito pouco a sua variação, optei por usar o coeficiente de variação das 5 medidas por parcela nos modelos, para representar a heterogeneidade ambiental em termos de profundidade do lençol freático.

A largura média do baixio foi de 95 m (desvio padrão = 75,5 m), sendo que a menor largura foi de 20 m e a maior de 313 m.

A parcela mais distante do igarapé foi instalada a 96 m da margem, e a mais próxima imediatamente nas margens.

I.2.3 Relação Entre a Composição Quantitativa da Comunidade e as Variáveis Ambientais

A ordenação em um eixo com MDS captou 71% da variação nas distâncias originais para os dados quantitativos da comunidade herbácea. A ordenação em dois eixos captou 87%, implicando em um pequeno acréscimo na variação extraída em relação à ordenação em um eixo. Optei por utilizar a ordenação em um eixo como variável dependente na análise inferencial, para conferir mais graus de liberdade ao modelo e permitir a avaliação das regressões parciais.

O principal gradiente de composição quantitativa da comunidade, representado pelo eixo de ordenação, esteve significativamente relacionado com a porcentagem de distância do igarapé (ANCOVA: $F_{1, 15} = 22,35$, $p < 0,001$, Figura 6a). A composição quantitativa da comunidade não esteve relacionada com a abertura do dossel (ANCOVA: $F_{1, 15} = 1,02$, $p = 0,328$, Figura 6b), com a heterogeneidade ambiental em termos de profundidade do lençol freático (ANCOVA: $F_{1, 15} = 0,009$, $p = 0,924$, Figura 6c) ou com as sub-bacias de drenagem Bolívia e Acará (ANCOVA: $F_{1, 15} = 3,13$, $p = 0,097$, Figura 6d). As variáveis ambientais explicaram 51,9 % da variação na composição quantitativa original de espécies de ervas, calculada como o produto da variância captada pela ordenação da composição de espécies (70,9 %) com a variância explicada pela regressão (73,2 %).

A composição quantitativa de espécies de ervas foi representada graficamente contra as 5 faixas de distâncias das margens dos igarapés em termos de porcentagem da largura dos baixios (Figura 7). As espécies tendem a se substituir ao longo do gradiente de distância.

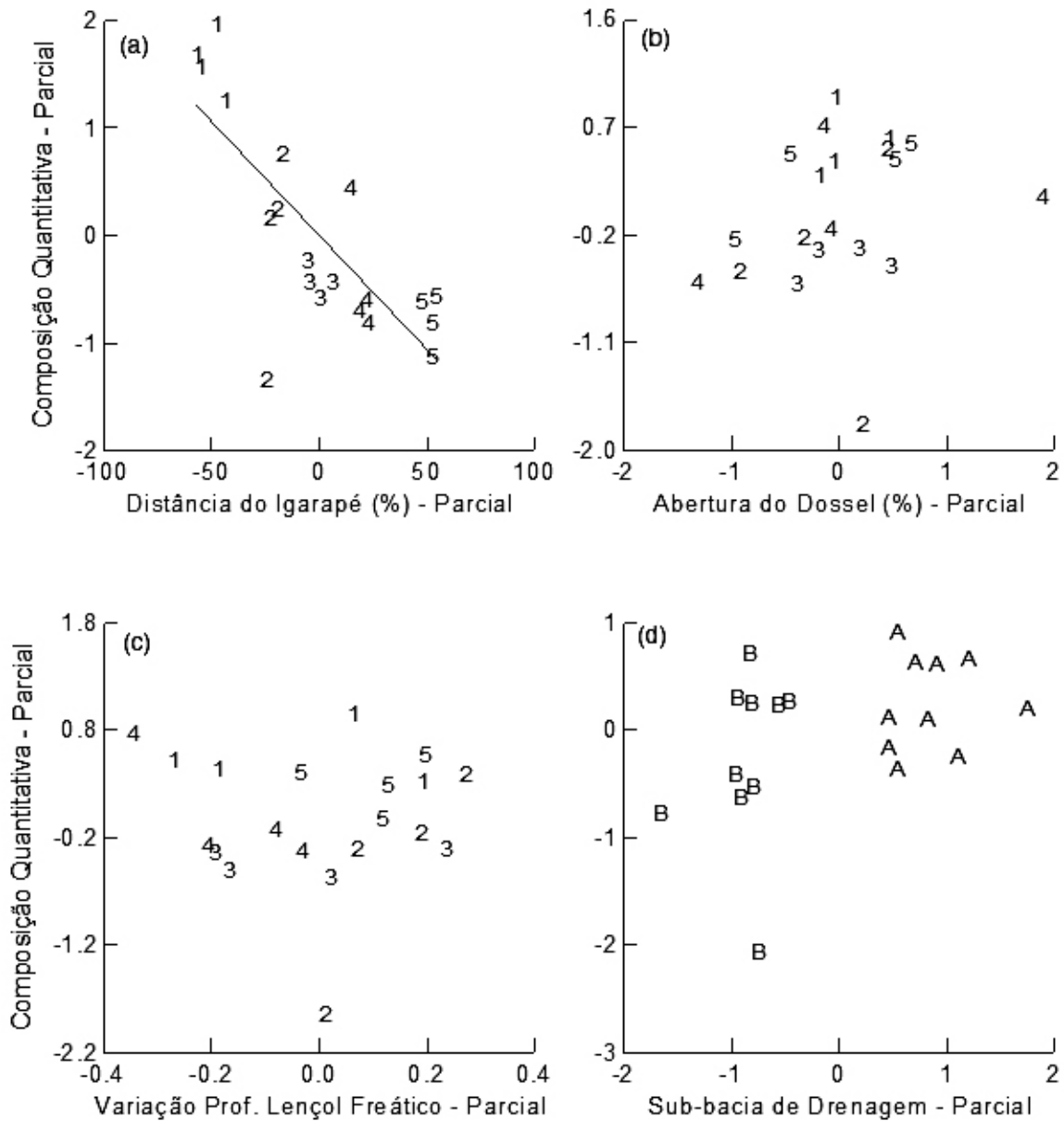


Figura 6 – Efeitos parciais de distância do igarapé ((a), números representam as faixas de distância 1 - 0%, 2 - 25%, 3 - 50%, 4 - 75%, 5 - 100%); abertura do dossel (b), heterogeneidade ambiental em termos de profundidade do lençol freático (c) e sub-bacia de drenagem (d, A – Acará e B – Bolívia) na composição quantitativa de espécies de ervas.

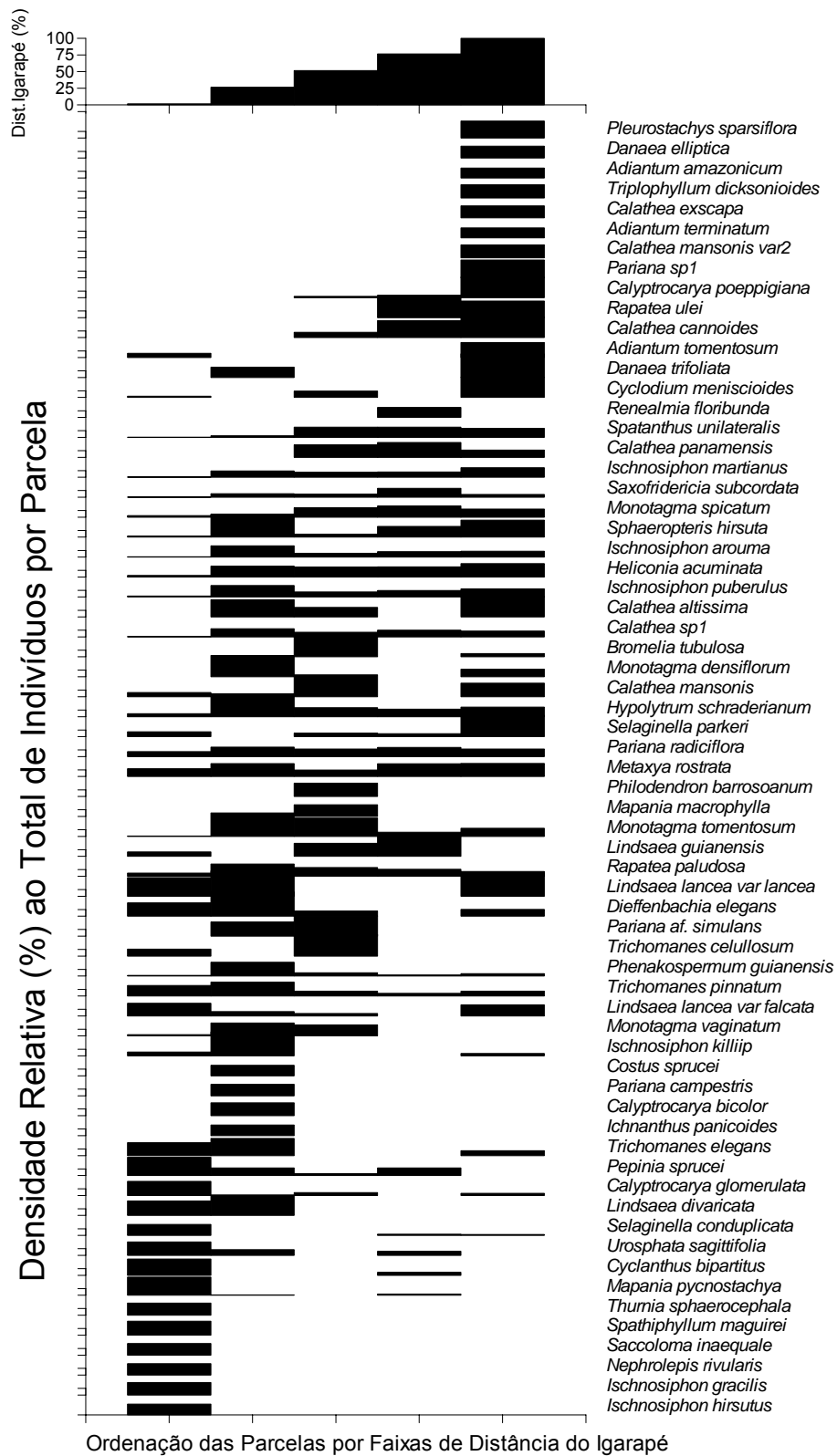


Figura 7 – Densidade relativa de espécies de ervas ao longo do zoneamento dos baixios em faixas de distância do igarapé (%).

I.2.4 Relação Entre a Composição Qualitativa da Comunidade e as Variáveis Ambientais

Para os dados qualitativos da comunidade herbácea, que leva em consideração somente a presença ou ausência das espécies, a ordenação em duas dimensões com MDS capturou 72% da variação nas distâncias originais. Dados de presença-ausência tendem a dar mais peso às espécies mais raras, porque as espécies mais abundantes tendem a ocorrer na maior parte das parcelas.

Os principais gradientes da comunidade em termos qualitativos, representados pelos dois eixos da ordenação, não estiveram significativamente relacionados com as sub-bacias de drenagem Acará e Bolívia (MANOVA: Pillai Trace = 0,098, $F_{2,17} = 0,92$, $p = 0,416$).

Eu testei as variáveis ambientais em Análise de Regressão Múltipla contra a ordenação em uma dimensão, que extraiu 50,9% da variação nas distâncias originais em termos de composição qualitativa de espécies, para conferir maior número de graus de liberdade ao modelo.

O principal gradiente de composição qualitativa da comunidade, representado pelo eixo de ordenação, não esteve significativamente relacionado com as da largura do baixio, embora a faixa marginal ao igarapé tenha composição claramente distinta das restantes (Análise de Regressão Múltipla: $t = 1,679$, $p = 0,113$, Figura 8a); com a abertura do dossel (Análise de Regressão Múltipla: $t = -1,338$, $p = 0,200$, Figura 8b), ou com a heterogeneidade ambiental em termos de profundidade do lençol freático (Análise de Regressão Múltipla: $t = 0,114$, $p = 0,910$, Figura 8c).

As variáveis ambientais explicaram uma pequena porcentagem (11,4%) da variação na composição qualitativa original de espécies, calculada como o produto da variância captada pela ordenação da composição de espécies (50,9%) com a variância explicada pela regressão ($R^2 = 22,3\%$). O modelo não explicou proporção estatisticamente significativa da variação na composição qualitativa de espécies ($F_{3,16} = 1,53$, $p = 0,245$).

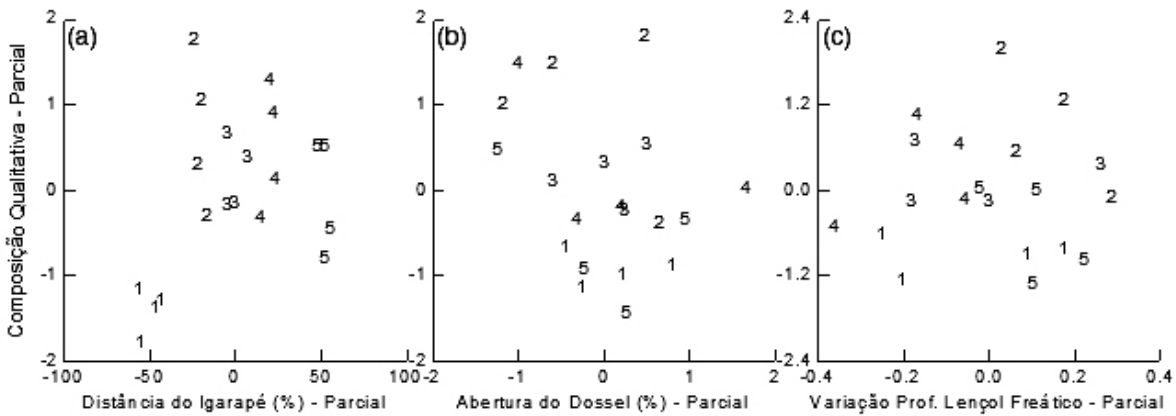


Figura 8 – Efeitos parciais de distância do igarapé (a, números representam as faixas de distância 1 - 0%, 2 - 25%, 3 - 50%, 4 - 75%, 5 - 100%); abertura do dossel (b) e heterogeneidade ambiental em termos de profundidade do lençol freático (c) na composição qualitativa de espécies de ervas.

1.2.5 Riqueza de Espécies

A riqueza de espécies média das parcelas foi de 18,5 (desvio padrão = 5,55). O menor número de espécies (10) ocorreu em uma parcela na faixa de 75% da largura do baixio. O maior número de espécies (30) foi encontrado em uma parcela na faixa mais distante do igarapé (100%), na beira de uma vertente íngreme. Esse microambiente parece ter sido determinante para o estabelecimento de diversas espécies, talvez pela facilidade de receber propágulos de plantas instaladas em porções mais altas do perfil topográfico, ou pelo padrão de escoamento e permanência de água na área. No entanto, eu não medi a inclinação da vertente adjacente às parcelas.

A riqueza de espécies não sofreu efeitos significativos de quaisquer das variáveis ($p > 0,08$ em todos os casos). Entretanto, excluindo a parcela com a maior riqueza de espécies da análise por apresentar valor extremo, a riqueza de espécies aumentou com a proximidade das margens dos igarapés ($t = -2,447$, $p =$

0,027, Figuras 9a, b), esteve marginalmente relacionada com a abertura do dossel ($t = 2,109$, $p = 0,052$, Figura 9c) e não esteve relacionada com a variação na profundidade do lençol freático ($t = 0,396$, $p = 0,697$). Esse modelo de Análise de Regressão Múltipla foi significativo ($R^2 = 43,6\%$, $F_{3, 15} = 3,86$, $p = 0,031$).

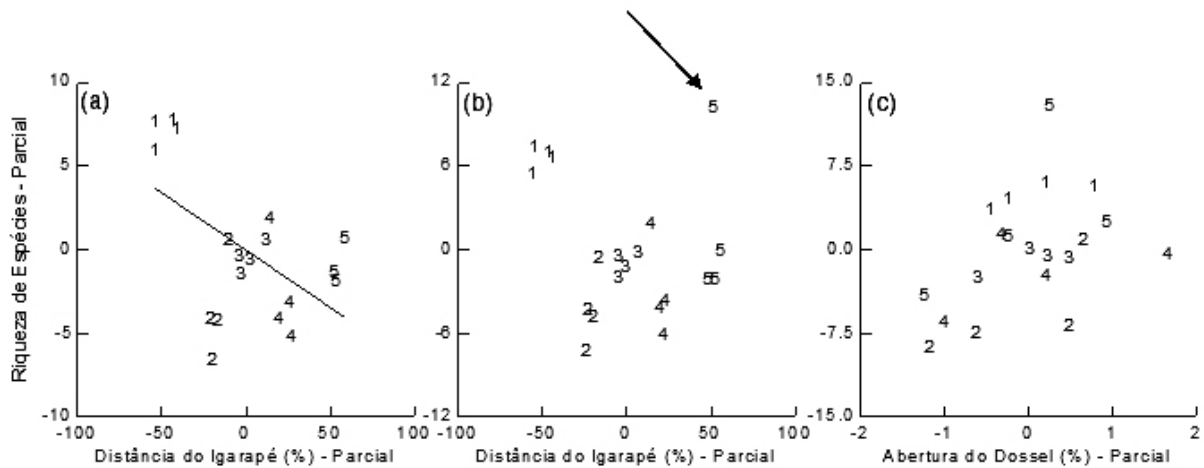


Figura 9 – Efeito parcial de distância do igarapé (“a” e “b”, números representam as faixas de distância 1 - 0%, 2 - 25%, 3 - 50%, 4 - 75%, 5 - 100%); e de abertura do dossel (“c”) sobre a riqueza de espécies de ervas. (a) é referente à Análise de Regressão Múltipla retirando-se a parcela com maior riqueza e ‘b’ refere-se à Análise considerando todas as parcelas (a seta destaca a parcela com maior riqueza de espécies).

As 4 parcelas instaladas nas margens dos igarapés (faixa de distância 1) contribuem mais fortemente para a tendência de a riqueza de espécies diminuir com o afastamento das margens dos igarapés, enquanto as demais faixas de distância não apresentam um padrão claro.

I.2.6 Abundância Total de Indivíduos

A abundância total de indivíduos de ervas por parcela não diferiu entre as sub-bacias de drenagem Acará e Bolívia (ANOVA: $F_{1, 18} = 0,001$, $p = 0,988$). A abundância média de indivíduos por parcela foi de 318,4 (desvio padrão = 346,84). A abundância total de indivíduos esteve relacionada com as faixas de distância do igarapé, decrescendo com o distanciamento das margens dos igarapés ($t = -3,092$, $p = 0,007$, Figura 10). O efeito das demais variáveis na abundância total de indivíduos por parcela não foi significativo (abertura do dossel - $t = 0,498$, $p = 0,625$ e variação na profundidade do lençol freático - $t = 0,151$, $p = 0,882$). Este modelo explicou 38,9% da variação na abundância total de indivíduos ($F_{3, 16} = 3,39$, $p = 0,044$).

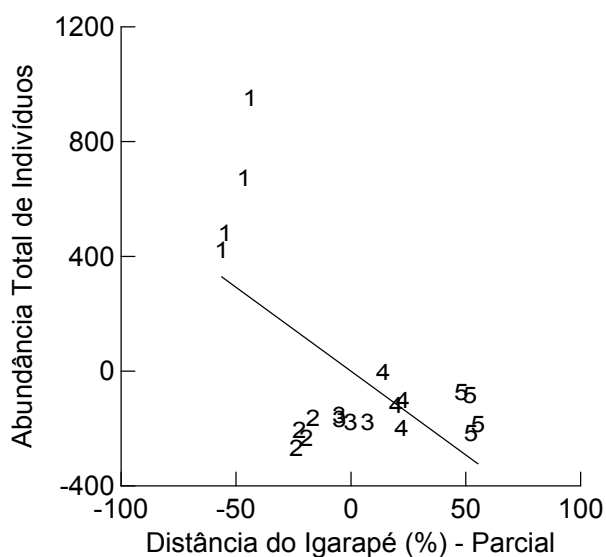


Figura 10 – Efeito parcial de distância das margens dos igarapés em termos de porcentagem de largura dos baixios sobre a abundância total de indivíduos por parcela (números representam as faixas de distância 1 - 0%, 2 - 25%, 3 - 50%, 4 - 75%, 5 - 100%).

A abundância de indivíduos não decresceu uniformemente com a distância da margem. As faixas imediatamente adjacentes aos igarapés possuíram em torno do dobro do número de indivíduos encontrados nas outras faixas, sendo que estas possuíram abundâncias semelhantes. Nas 4 parcelas imediatamente adjacentes às margens, foram contados 3.799 indivíduos, 59,7% do total da amostragem.

I.3 – DISCUSSÃO

A descrição de padrões de diversidade e a discussão sobre os possíveis mecanismos que os expliquem é um aspecto da análise da vegetação de florestas tropicais (Gentry 1982, Prance 1989). A substituição de espécies de plantas ao longo de gradientes edáficos e topográficos vem sendo descrita em estudos em florestas tropicais (Lieberman *et al.* 1985, Poulsen & Tuomisto 1996, Tuomisto & Ruokolainen 1994, Tuomisto 2003b) e temperadas (Itoh *et al.* 2003, Okuda *et al.* 2004). Contudo, esses estudos geralmente representam as variações ambientais pelo estabelecimento de classes muito abrangentes. Essa categorização de ambientes em poucos habitats supostamente homogêneos levou Wright (2002) a afirmar que a diferenciação de habitats pode contribuir pouco para a manutenção da alta diversidade em florestas tropicais.

Os resultados apresentados nesse capítulo mostram que as espécies de ervas se diferenciaram ao longo do gradiente ambiental que vai das margens dos igarapés às beiras de vertentes. Isso indica que, dentro de uma das classes abrangentes de habitat geralmente adotadas, há oportunidade de segregação de nichos, pelo menos para plantas herbáceas.

Esses resultados são compatíveis com a hipótese de que a heterogeneidade ambiental resulta em nichos ecológicos diferentes e pode explicar a distribuição de espécies e sua coexistência. A heterogeneidade topográfica considerada no presente estudo diferencia mais potenciais nichos ecológicos do que o aceito atualmente, e pode contribuir significativamente para explicar a distribuição de espécies e sua riqueza. Essa diferenciação na comunidade contrasta com a idéia que o baixio é um habitat homogêneo.

Para entender a diferenciação na composição da comunidade no gradiente representado pela distância da margem, é preciso compreender as possíveis restrições ambientais representadas pela distância do igarapé.

As áreas imediatamente à margem dos igarapés foram ambientes restritivos o suficiente para determinar diferenças na comunidade de ervas terrestres em termos de composição e riqueza de espécies e de abundância total de indivíduos

neste trabalho. Eu observei em campo picos de vazão dos igarapés em resposta à chuva que inundaram as margens adjacentes. Todos os indivíduos de ervas dentro da faixa de 1 m das duas margens do curso de água ficaram submersos por pelo menos 4 horas. A maioria das espécies de plantas não consegue sobreviver em áreas encharcadas devido às restrições anaeróbicas do solo (Larcher, 2000) e a composição florística das margens normalmente é ocupada por especialistas para esses habitats (Kalliola & Puhakka 1988). Estudos em florestas de várzea mostram que espécies sujeitas a condições de submersão mais severas possuem adaptações fisiológicas e morfológicas nas raízes, como aerênquimas, lenticelas e pneumatóforos (Junk & Piedade 1997, Worbes 1997).

É possível que adaptações a condições de submersão impliquem em desvantagens competitivas em outras condições ambientais. Algumas espécies foram muito abundantes nas margens dos igarapés, mas não nas outras faixas do gradiente. Algumas espécies ocorreram exclusivamente nas margens, sugerindo que as mesmas não podem sobreviver a condições de menor disponibilidade de água. Outro fator que poderia restringir a distribuição de algumas espécies às margens dos igarapés é a síndrome de dispersão por ictiocoria.

Em seu estudo com árvores, Salis *et al.* (1994) detectaram a presença de espécies exclusivas à faixa imediatamente marginal. No estudo com espécies arbóreas de Bertani *et al.* (2001), o grupo presente na faixa de margem do curso d'água apresentou diferenças florísticas mais pronunciadas e maior diversidade de espécies, área basal e densidade de indivíduos.

A faixa de distância mais próxima da vertente tem maior chance de receber propágulos de espécies de ervas de porções mais altas do gradiente topográfico por efeito de massa (Zobel 1997, Clark 2002). Espécies encontradas na beira da vertente nesse estudo mostraram-se associadas com áreas declivosas (*Calyptrocarya poeppigiana*, família Cyperaceae, e *Danaea elliptica*, família Marattiaceae) e com solos argilosos (*Pleurostachys sparsiflora*, família Cyperaceae, *Triplophyllum dicksonioides*, família Tectariaceae e *Calathea cannooides*, família Marantaceae) no estudo de Costa *et al.* (no prelo) na RFAD, evidenciando a atuação do mecanismo de massa. Além disso, essa faixa de

distância está menos sujeita a condições de submersão pela cheia dos igarapés. Contudo, vertentes íngremes afetam o padrão de escoamento de água e favorecem a formação de poças nessas áreas, caracterizando um compartimento ambiental distinto em relação à disponibilidade de água. Junk & Piedade (1997) mostraram que, em florestas de várzea, espécies de ervas diferiram em áreas com água corrente, nas margens dos rios, e em áreas onde se formam lagos e não há corrente de água. A corrente implica em deposição de sedimentos e oxigenação da água, diferentemente do que ocorre em poças, que tendem a acumular liteira e possivelmente grande quantidade de nutrientes. Essas diferenças ambientais podem ser determinantes na distribuição de espécies. A única parcela instalada em beira de vertente íngreme, área favorável à formação de poças, apresentou a maior riqueza de espécies de ervas. Dentre as 20 espécies de pteridófitas registradas no conjunto das parcelas, 12 ocorreram nessa parcela, inclusive as três samambaias congênicas *Adiantum* spp, família Pteridaceae. Pteridófitas mostraram-se associadas ao gradiente de declividade no supracitado estudo de Costa *et al.* (no prelo).

As três faixas intermediárias do zoneamento do baixio possivelmente representam diferenças mais sutis em termos de restrições hídricas para as ervas. Eu minimizei as variações topográficas dentro das parcelas por considerar que a saturação hídrica estaria correlacionada com a topografia. A alta variação da profundidade do lençol freático dentro das parcelas indica que a idéia comum de que os gradientes hidráulicos do fluxo subsuperficial correm paralelamente a superfície pode não ser válida nas áreas de baixio. De fato, o conhecimento do funcionamento hidrológico de florestas tropicais é ainda escasso (Bruijnzeel 1990, 1996).

As variáveis ambientais medidas não representaram bem as diferenças entre as faixas de distância em termos de abertura de dossel e profundidade do lençol freático. Para melhor compreensão das interações entre as espécies de ervas e os processos hidrológicos, variáveis como a profundidade do lençol freático e o potencial hídrico do solo devem ser monitoradas continuamente. Diversos autores vêm se preocupando em aumentar a acuracidade da estimativa

de parâmetros que caracterizam a disponibilidade de luz para o subosque (Rich *et al.* 1993, Parent & Messier 1996, Brown *et al.* 2000, Englund *et al.* 2000). Englund *et al.* (2000) estimaram o ângulo de visada do esferodensímetro, que foi de 48,4° na frente do observador e 9,4° atrás do observador. Mesmo com a tomada de 4 visadas, a entrada de luz lateral não foi bem representada no presente trabalho. A entrada de luz lateral pode ser mais importante para as ervas terrestres. O uso de fotos hemisféricas pode ser mais eficaz porque são feitas com lentes de 180°.

Uma dificuldade que surge ao tentar descrever a heterogeneidade ambiental dos baixos é a sua dinâmica temporal. Áreas adjacentes aos cursos de água estão constantemente sendo moldadas por processos de deposição e erosão de sedimentos aluviais e de migrações e abandonos de canais. A taxa de migração de canais, a intensidade das inundações e o tempo de permanência da água no solo são fatores determinantes nos padrões de vegetação ripária. Kalliola & Puhakka (1988) mapearam as áreas de inundação de uma floresta temperada e destacaram a dificuldade de elaborar tais mapas devido às variações microtopográficas temporais que caracterizam a heterogeneidade ambiental, e que é refletida na variação da vegetação ripária. As variações microtopográficas e características fisiográficas dos cursos d'água afetam também o processo de erosão e deposição de liteira, que foi apontado como fator importante determinando vegetações ripárias (Nilsson & Grelsson 1990). Camadas grossas de liteira podem ser impróprias para a colonização de algumas espécies. Por outro lado, a retirada da liteira pode implicar em retirada de nutrientes importantes para algumas espécies.

O zoneamento do baixio em faixas de distância do igarapé parece ser uma maneira eficaz de detectar variações na estrutura da comunidade de espécies de ervas. Entretanto, é necessário maior detalhamento de como diferentes fatores ambientais variam ao longo das faixas de distância do igarapé. As estimativas de parâmetros ambientais possivelmente importantes para as espécies de ervas deve considerar a entrada de luz difusa na floresta. Uma revisão de estudos em 13 sítios neotropicais, em 6 países diferentes, mostrou que a distribuição de plantas de subosque sofreu efeito da fertilidade do solo (Gentry & Emmons 1987),

indicando a importância de medir as propriedades químicas do solo para entender os padrões de distribuição desse grupo. Para melhor compreensão da distribuição de espécies nos baixios, é necessário descrever os padrões de inundação em resposta à chuva, associados ao escoamento hortoniano e subsuperficial de água ao longo do perfil topográfico de drenagem. Auble *et al.* (1994) mostraram que picos de vazão são importantes para manter certas espécies da vegetação ripária. A descrição da geomorfologia de microbacias, associadas a modelos hidrológicos, pode ser feita com ferramentas de geoprocessamento, como modelos de elevação do terreno.

Sugiro que o zoneamento do baixio seja considerado em estudos de outros grupos vegetais, como arbóreas, arbustos e lianas, e também grupos animais, especialmente aqueles com área de vida restrita a pequenas áreas. Assim, será possível avaliar se a segregação de nichos observada para ervas em baixios no presente trabalho também ocorre para outros grupos. Será possível avaliar, também, se há congruência na distribuição dos diferentes grupos. Áreas adjacentes aos igarapés são críticas para a conservação de recursos hídricos, ao mesmo tempo em que são sensíveis às mudanças no uso da terra. Esse detalhamento da distribuição de espécies em áreas ripárias é importante para subsidiar o planejamento do uso da terra na região amazônica.

CAPÍTULO II. VARIAÇÃO LONGITUDINAL DA COMUNIDADE DE PLANTAS HERBÁCEAS NOS BAIXIOS

Estudos em ecologia vêm documentando padrões de distribuição de espécies, provocando debates sobre os mecanismos que estruturam comunidades e motivando o desenvolvimento de técnicas analíticas que identifiquem essas estruturas (Leibold & Mikkelsen 2002).

Alguns autores sugerem que o ambiente contribui significativamente para a diversidade regional de espécies e vários estudos têm mostrado diferenciação de plantas ao longo de gradientes topográficos e edáficos (Gentry 1988, Poulsen & Balslev 1991, Tuomisto & Ruokolainen 1994, Poulsen 1996, Poulsen & Tuomisto 1996, Clark *et al.* 1999, Duque 2001, Clark 2002, Duque *et al.* 2002, Itoh *et al.* 2003, Tuomisto *et al.* 2003b). Os efeitos observados, entretanto, podem ser a interação de inúmeros fatores. Sem fazer experimentos diretos, é difícil separar os efeitos biogeográficos, a história geológica, perturbações, interações com herbívoros e outros fatores que podem estar correlacionados (Clark 2002, Kubota *et al.* 2004).

Hubbell & Foster (1986), baseados em estudos da estrutura espacial e dinâmica de florestas na ilha de Barro Colorado, Panamá, sugeriram que processos de extinção e imigração, aliados ao legado histórico, são fatores dominantes na formação da estrutura populacional e ecologia de comunidades de plantas tropicais. No modelo deles, a distribuição das espécies não estaria relacionada com diferenças entre habitats devido à equivalência ecológica dos indivíduos das diferentes espécies. Esse estudo evoluiu para o modelo neutro do não equilíbrio, proposto por Hubbell (2001).

Condit *et al.* (2002) compararam levantamentos de árvores em florestas tropicais no Panamá, Peru e Equador. A composição de espécies foi espacialmente autocorrelacionada em escalas de 0,2 a 50 Km, enfatizando a importância do processo de dispersão na estruturação de florestas tropicais, o que condiz com o modelo neutro (Hubbell, 2001). No entanto, em escalas locais (< 0,2 Km), a similaridade de espécies entre sítios foi maior do que a prevista pelo

modelo. Em escalas maiores (> 50 Km), a curva de autocorrelação espacial decaiu abruptamente e também não corroborou o modelo. Duivenvoorden *et al.* (2002) afirmam que a heterogeneidade ambiental em escalas locais é determinante da composição de espécies, mas não sabemos até que ponto a heterogeneidade ambiental contribui para manter a diversidade de plantas na escala de paisagem.

Já foi documentada a existência de variação florística entre áreas inseridas dentro das mesmas categorias ambientais. Lieberman *et al.* (1985) estudaram espécies de árvores e de lianas em 12,4 ha na floresta tropical úmida de La Selva, Costa Rica, detectaram alta variação florística entre sítios em mesma altitude e atribuíram essa variação a fatores estocásticos. Áreas sujeitas à influência de igarapés temporários ou cheias temporárias apresentaram maior variação na composição de espécies em distâncias curtas e dentro de uma pequena variação de altitude do que áreas mais altas. Rodrigues & Nave (2000) destacaram a existência de grande heterogeneidade florística de espécies arbóreas em matas ciliares, mesmo entre áreas próximas.

A vegetação ripária ao longo dos cursos de água compõe corredores para o movimento de espécies animais e caracteriza ambientes para a biota aquática e terrestre. Nilsson *et al.* (1994) estudaram a vegetação ripária de uma floresta temperada e encontraram diferenças entre a composição de espécies no canal principal da bacia de drenagem e em seus tributários. Os autores sugeriram que a eficiência da dispersão pode ser diferente nos tributários e no canal principal.

O objetivo deste capítulo foi de registrar como a composição, riqueza e abundância total de espécies de ervas terrestres varia ao longo do curso dos igarapés na Reserva Florestal Adolpho Ducke. Eu testei as hipóteses de que 1) a composição de espécies nos baixios varia ao longo do curso dos igarapés, desde as cabeceiras até igarapés maiores; 2) há diferenças entre a composição de espécies nas diferentes bacias hidrográficas da Reserva.

II. 1 - MÉTODOS

II.1.1 Delineamento amostral

Durante o período de novembro de 2002 a agosto de 2003, foram amostradas ervas terrestres em 30 parcelas, distribuídas nas áreas adjacentes aos cursos d'água de 1^a, 2^a e 3^a ordens da RFAD. Na escala de Horton, modificado por Strahler (Petts, 1994), a junção de dois riachos de 1^a ordem (nascentes) forma um de 2^a ordem; dois riachos de 2^a ordem formam um de 3^a ordem, e assim sucessivamente.

Na sub-bacia do igarapé do Tinga foram instaladas 8 parcelas, 4 no igarapé do Ipiranga e 3 no Uberê, totalizando 15 parcelas na bacia de drenagem Leste da RFAD. As outras 15 parcelas foram instaladas na drenagem Oeste, sendo 8 no igarapé do Acará e 7 no igarapé do Bolívia (Figura 11), totalizando 6000 m² (0,6 ha) amostrados.

Cada parcela abrangeu uma área total de 200 m². Esta área foi distribuída em conjuntos de transectos paralelos de 2 m de largura. Cada transecto teve início na beira da vertente e terminou na margem do igarapé, para abranger as áreas de baixio de forma representativa. A beira da vertente foi definida como o ponto no qual a declividade, medida com um clinômetro a partir da margem do igarapé em direção à vertente, ultrapassou 20%. O primeiro e o último transecto de cada conjunto estiveram 100 m distantes um do outro. O número de transectos por parcela variou de 2 a 8 e a distância entre os transectos variou de 12,50 a 100 m, de acordo com a largura do baixio (Figura 12).

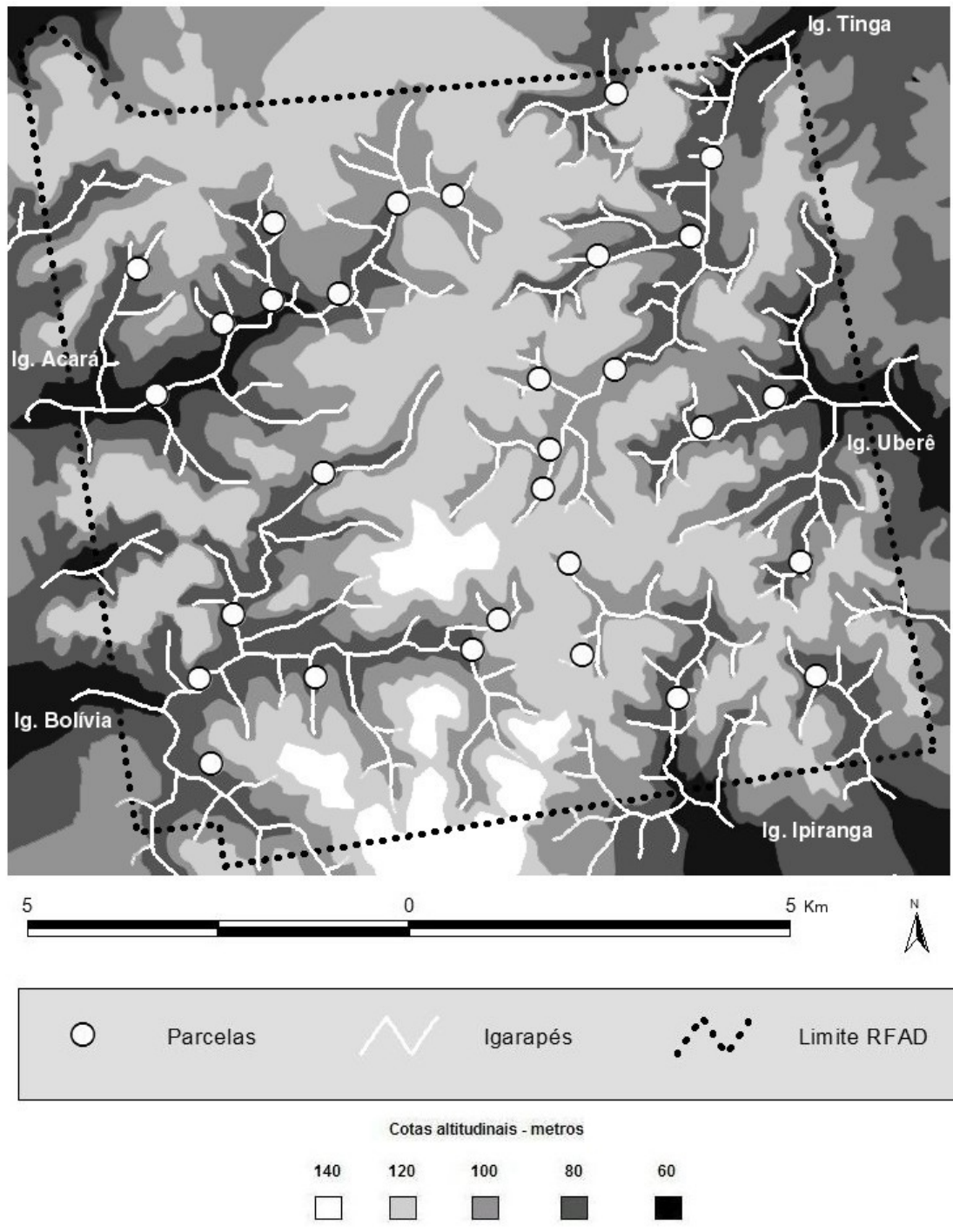


Figura 11 – Distribuição das parcelas na RFAD, cotas relativas à altura do dossel.

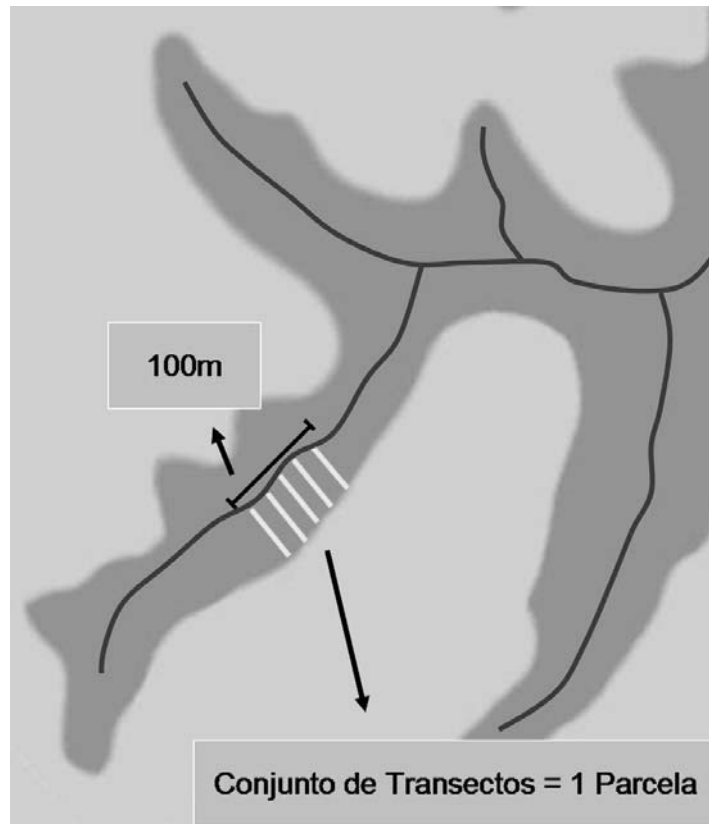


Figura 12 – Exemplo de parcela, composta por um conjunto de transectos.

II.1.2 Vegetação herbácea

O procedimento de coleta e identificação de ervas seguiu como descrito em I.1.2.

II.1.3 Variáveis ambientais

Foi medida a distância de cada parcela até a nascente do igarapé para descrever a dimensão dos igarapés. Para descrever as características ambientais, foram medidas a inclinação da parcela e a largura do baixio.

A distância da parcela para a nascente do igarapé foi medida em carta topográfica elaborada pelo Exército em escala 1:50.000. Foi considerada a nascente mais distante quando o igarapé era de ordem maior do que 1.

A largura do baixio foi a média de medidas com trena e bússola em 5 pontos ao longo dos 100m de comprimento nos quais os transectos foram alocados: 0, 25, 50, 75 e 100m. Nesses 5 pontos foram realizadas medidas de inclinação da parcela com um clinômetro, perpendicularmente à direção do igarapé, e a partir dessas medidas foram calculadas as inclinações médias.

Além dos fatores ambientais, a localização das parcelas nas diferentes bacias (Leste ou Oeste) e sub-bacias (Tinga, Uberê, Ipiranga, Acará e Bolívia) de drenagem também foi considerada nas análises.

II.1.4 Análise de dados

A maioria das análises de dados seguiu os mesmos procedimentos descritos no item I.1.4. Também, utilizei MANOVA hierárquica e análise de autocorrelação espacial.

Eu utilizei Análise de Regressão Múltipla com teste de significância por permutações para detectar autocorrelação espacial da composição de espécies de ervas e autocorrelação espacial das dissimilaridades ambientais. O cálculo das dissimilaridades entre as variáveis ambientais foi feito pelo índice de *Manhattan*, também conhecido como *City-block*. A matriz de dissimilaridade na composição de espécies foi construída com o índice de *Sorensen*. Para os dados quantitativos, a matriz de dissimilaridade foi construída utilizando o índice de *Bray-Curtis* para os dados previamente padronizados por parcela pela divisão pela soma. O teste de significância por permutações é adequado para testar congruências entre diferentes distribuições, sem a necessidade de independência entre as amostras. Eu utilizei o programa *RT* (Manly, 1997) para fazer os testes por permutações.

II.2. RESULTADOS

II.2.1 Composição da Comunidade Herbácea

Um total de 8.780 indivíduos de 72 espécies ou morfotipos de ervas, pertencentes a 36 gêneros e 23 famílias (Tabela 1), foram registrados nas parcelas. As variedades de *Lindsea lancea* (var. *lancea* e var. *falcata*), família Dennstaedtiaceae, e *Calathea mansonis* (var. 1 e var. 2), família Marantaceae, foram contadas como espécies devido à existência de grande distinção morfológica. Nove morfotipos de angiospermas não foram identificados ao nível de espécie.

Do total, 20 espécies foram pteridófitas (11 famílias e 11 gêneros), 17 espécies foram marantáceas (3 gêneros) e 35 espécies pertenceram a outras 11 famílias de angiospermas.

Marantaceae é uma das famílias mais importantes de ervas terrestres neotropicais (Gentry & Emmons 1987) e é dominante em locais já estudados (Poulsen & Baslev 1991; Duivenvoorden & Lips 1995; Costa 2004; Costa *et al.* 2005, no prelo). Neste capítulo, mais da metade dos indivíduos de ervas terrestres amostrados pertenceram à família Marantaceae.

As espécies *Costus* cf. *scaber* Ruiz & Pav., família Costaceae, *Danaea* cf. *simplicifolia* Rudge, família Marattiaceae, e *Trichomanes* cf. *accedens* C. Presl., família Hymenophyllaceae; são novos registros para a RFAD. Cinco dos morfotipos ainda não identificados podem ser novos registros de espécies.

Algumas espécies mostraram-se amplamente distribuídas, destacando-se *Monotagma spicatum* (Aubl.) J.F. Macbr., família Marantaceae, que foi também a espécie mais abundante, com 1.962 indivíduos em 29 das 30 parcelas. *Pariana radiceflora* Sagot ex Döll, família Poaceae, ocorreu em todas as parcelas totalizando 686 indivíduos, muitas vezes formando densos aglomerados. Essa espécie produz grandes quantidades de flores e sementes e foi a de maior densidade no estudo de Poulsen & Balslev (1991) em 1 ha no Equador. Essas evidências indicam a importância de gramíneas na vegetação tropical, contrariando a visão de Richards (1952) de que esse grupo seria inexpressivo em

florestas úmidas. *Heliconia acuminata* Rich., família Heliconiaceae, também foi amplamente distribuída (29 parcelas), com 530 indivíduos amostrados. As rapateáceas *Spathanthus unilateralis* (Rudge) Desv. e *Rapatea paludosa* Aubl. distribuíram-se amplamente (27 e 26 parcelas, 672 e 549 indivíduos respectivamente) e foram freqüentemente encontradas ocorrendo em grandes aglomerados de indivíduos muito próximos um do outro. *Pepinia sprucei* (Baker) G.S. Varad. & Gilmartin, família Bromeliaceae, foi encontrada 567 vezes em 28 parcelas, ocorrendo próxima às margens dos igarapés, muitas vezes em locais sujeitos a inundações freqüentes e em raízes e troncos de árvores. Outra espécie que foi muito encontrada nesses microambientes foi *Trichomanes pinnatum* Hedw., família Hymenophyllaceae, que ocorreu 203 vezes em 25 parcelas. *Ischnosiphon hirsutus* Petersen, família Marantaceae, ocorreu densamente, mas em apenas 7 parcelas (661 indivíduos).

Tabela 2 – Abundância de espécies de ervas amostradas e número de parcelas em que foram encontradas.

Famílias	Espécies	Abundância Total	Número de Parcelas
(Angiospermae)			
Araceae	<i>Dieffenbachia elegans</i> A.M.E. Jonker & Jonker	7	6
	<i>Dieffenbachia</i> sp1	3	1
	<i>Dieffenbachia</i> sp2	1	1
	<i>Dieffenbachia</i> sp3	2	1
	<i>Dracontium spruceanum</i> (Schott) G.H. Zhu	1	1
	<i>Philodendron</i> sp1	2	2
	<i>Spathiphyllum maguirei</i> G.S. Bunting	8	6
	<i>Urospatha sagittifolia</i> (Rudge) Schott	35	15
Bromeliaceae	<i>Disteganthus</i> sp1	1	1
	<i>Pepinia sprucei</i> (Baker) G.S. Varad. & Gilmartin	567	27
Costaceae	<i>Costus arabicus</i> L.	20	2
	<i>Costus scaber</i> Ruiz & Pav.	13	1
	<i>Costus sprucei</i> Maas	10	2

Cyclantaceae	<i>Cyclanthus bipartitus</i> Poit. ex A. Rich.	134	15	
Cyperaceae	<i>Calyptracarya bicolor</i> (H.Pfeiff.) T.Koyama	2	1	
	<i>Calyptracarya glomerulata</i> (Brongn.) Urb.	48	7	
	<i>Calyptracarya poeppigiana</i> Kunth	48	9	
	<i>Hypolytrum schraderianum</i> Nees	83	9	
	<i>Mapania pycnostachya</i> (Benth.) T. Koyama	50	7	
	<i>Pleurostachys sparsiflora</i> Kunth	10	6	
	<i>Heliconia acuminata</i> Rich.	530	29	
Heliconiaceae				
Marantaceae	<i>Calathea altissima</i> (Poepp. & Endl.) Körn.	9	5	
	<i>Calathea cannoides</i> (Nicolson, Steyerm. & Sivad.) H. Kenn.	46	7	
	<i>Calathea excapa</i> (Poepp. & Endl.) Körn.	188	7	
	<i>Calathea mansonis</i> Körn. var1	231	14	
	<i>Calathea mansonis</i> Körn. var2	3	1	
	<i>Calathea panamensis</i> Rowlee ex Standl.	74	13	
	<i>Calathea</i> sp1	386	21	
	<i>Ischnosiphon arouma</i> (Aubl.) Körn.	142	25	
	<i>Ischnosiphon gracilis</i> (Rudge) Körn.	22	9	
	<i>Ischnosiphon hirsutus</i> Petersen	661	7	
	<i>Ischnosiphon killipii</i> J.F. Macbr.	87	7	
	<i>Ischnosiphon martianus</i> Eichler ex Petersen	39	18	
	<i>Ischnosiphon puberulus</i> Loes.	41	18	
	<i>Monotagma densiflorum</i> (Körn.) K.Schum.	56	5	
	<i>Monotagma spicatum</i> (Aubl.) J.F. Macbr.	1.962	29	
	<i>Monotagma tomentosum</i> K. Schum. ex Loes.	45	6	
		<i>Monotagma vaginatum</i> Hagberg	30	3
	Poaceae	<i>Ichnanthus panicoides</i> P. Beauv.	10	4
		<i>Olyra micrantha</i> Kunth	1	1
<i>Pariana radiciflora</i> Sagot ex Döll		686	30	
<i>Pariana</i> af. <i>simulans</i> Tutin		3	2	
<i>Pariana</i> sp1		7	3	
<i>Pariana</i> sp2		14	4	
		<i>Rapatea paludosa</i> Aubl.	549	26
Rapateaceae	<i>Rapatea ulei</i> Pilg.	25	2	
	<i>Saxofridericia</i> af. <i>aculeata</i> Kornicke.	10	1	
	<i>Saxofridericia subcordata</i> Körn.	96	16	
	<i>Spathanthus unilateralis</i> (Rudge) Desv.	672	27	
		<i>Phenakospermum guianensis</i> Aubl.	76	10
Strelitziaceae				
Thurniaceae	<i>Thurnia sphaerocephala</i> (Rudge) Hook. f.	58	16	
Zingiberaceae	<i>Renealmia floribunda</i> K.Schum.	2	2	
<hr/>				
(Pteridophyta)				
Cyatheaceae	<i>Sphaeropteris hirsuta</i> (Desv.) R.M. Tryon	81	17	
Dennstaedtiaceae	<i>Lindsaea lancea</i> (L.) Bedd. var. <i>falcata</i> (Dryand.) Rosenst.	72	23	
	<i>Lindsaea lancea</i> (L.) Bedd. var. <i>lancea</i>	5	4	
	<i>Lindsaea guianensis</i> (Aubl.) Dryand.	7	3	
	<i>Lindsaea divaricata</i> Klotzsch	4	3	

Dryopteridaceae	<i>Cyclodium meniscioides</i> (Willd.) C. Presl var. <i>meniscioides</i>	124	17
Hymenophyllaceae	<i>Trichomanes accedens</i> C. Presl	4	1
	<i>Trichomanes cellulolum</i> Klotzsch	52	8
	<i>Trichomanes elegans</i> Rich.	3	2
	<i>Trichomanes pinnatum</i> Hedw.	203	25
Lomariopsidaceae	<i>Lomariopsis prieuriana</i> Fée	3	2
Marattiaceae	<i>Danaea elliptica</i> Sm.	5	2
	<i>Danaea simplicifolia</i> Rudge	4	2
	<i>Danaea trifoliata</i> Rchb. ex Kunze	9	6
Metaxyaceae	<i>Metaxya rostrata</i> (Kunth) C. Presl	142	19
Nephrolepidaceae	<i>Nephrolepis rivularis</i> (Vahl) Mett. ex Krug	8	6
Pteridaceae	<i>Adiantum tomentosum</i> Klotzsch	10	6
Selaginellaceae	<i>Selaginella conduplicata</i> Spring	21	7
	<i>Selaginella parkeri</i> (Hook. & Grev.) Spring	137	23
Tectariaceae	<i>Triplophyllum dicksonioides</i> (Fée) Holttum	80	12
Total		8.780	

II.2.2 Autocorrelação Espacial

A distância mínima entre parcelas foi de 500 m e não houve correlação entre a distância geográfica entre parcelas e sua dissimilaridade em termos de largura do baixio ($r = 0,012$; $F = 0,06$; $p = 0,79$) ou inclinação ($r = 0,089$; $F = 3,47$; $p = 0,06$). A distância da nascente, por se tratar de uma variável geográfica, esteve correlacionada com a distância geográfica, apesar do valor dessa correlação ter sido baixo ($r = 0,108$; $F = 5,14$; $p = 0,02$).

A dissimilaridade da composição de espécies entre parcelas esteve significativamente correlacionada com a distância geográfica, tanto para dados quantitativos (parcial: $p = 0,0001$; $r = 0,38$, $F = 77,58$) quanto qualitativos (parcial: $p = 0,001$; $r = 0,24$, $F = 27,05$), mesmo eliminando-se o efeito das variáveis largura do baixio e inclinação. A dissimilaridade da composição de espécies aumentou linearmente com a distância geográfica e não mostra tendência à estabilização (Figura 13).

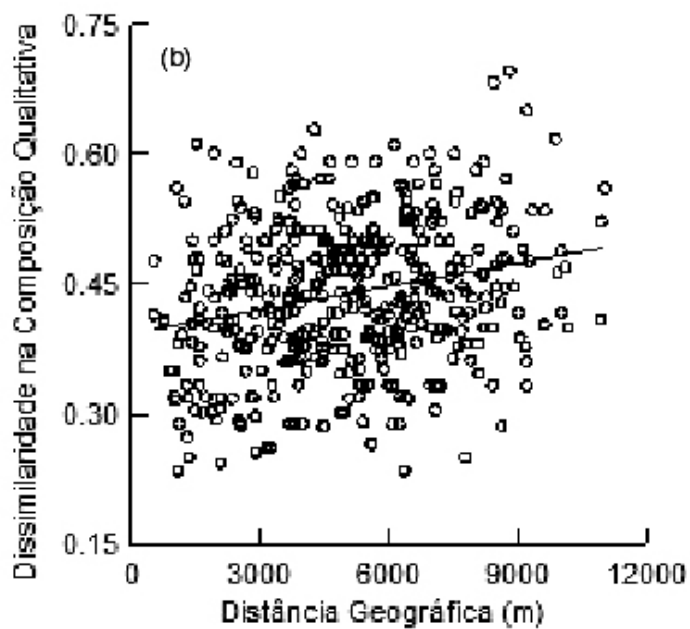
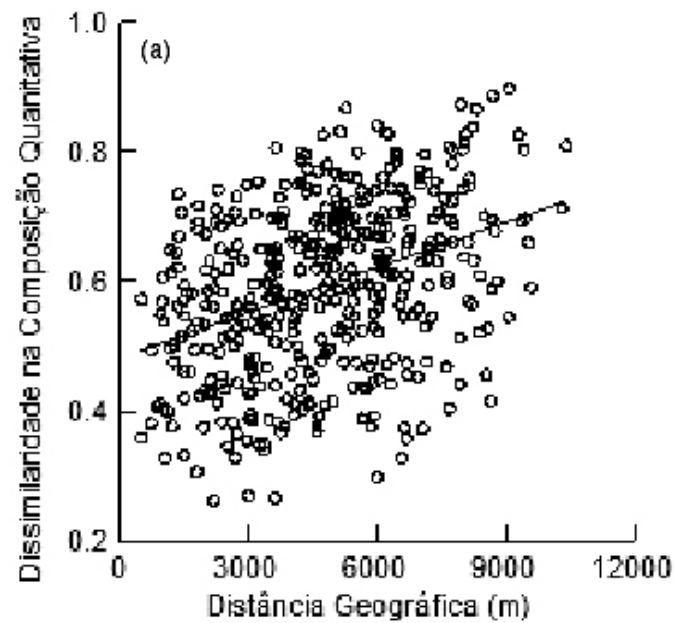


Figura 13 – Correlação de distância geográfica entre parcelas e sua dissimilaridade em termos de composição de espécies. (a) – quantitativa, (b) – qualitativa.

II.2.3 Relação Entre a Composição Quantitativa da Comunidade e as Variáveis Ambientais

A ordenação das 30 parcelas em dois eixos com MDS captou 79% da variação nas distâncias originais para os dados quantitativos da comunidade herbácea.

Os principais gradientes de composição da comunidade, representados pelos dois eixos da ordenação, diferiram significativamente entre as bacias de drenagem Leste e Oeste da RFAD (MANOVA Hierárquica: Pillai Trace = 0,629, $F_{2, 24} = 20,38$, $p < 0,001$, Figura 14a) e entre suas 5 sub-bacias (MANOVA Hierárquica: Pillai Trace = 0,691, $F_{6,50} = 4,39$, $p = 0,001$, Figura 14b).

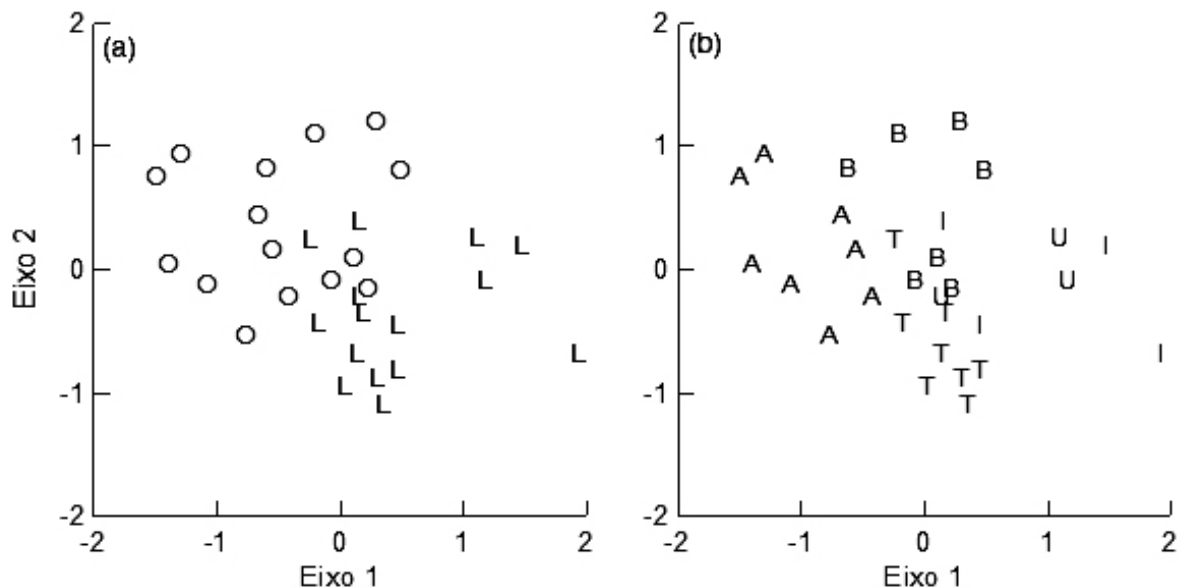


Figura 14 – Ordenação com MDS para dados quantitativos em duas dimensões. Os eixos representam a dissimilaridade em composição de espécies. Os pontos representam as parcelas de amostragem e estão classificados pelas bacias de drenagem: L - Leste e O - Oeste (a) ou pelas sub-bacias de drenagem: A - Acará, B - Bolívia, I - Ipiranga, T - Tinga e U - Uberê (b).

É possível que a diferença na composição quantitativa da comunidade herbácea entre as drenagens Leste e Oeste seja devida às diferenças ambientais das duas bacias. Assim, eu refiz as ordenações com MDS para cada bacia de drenagem e testei o efeito das variáveis ambientais medidas em cada bacias separadamente.

Não há evidências de diferenças ambientais entre as sub-bacias de drenagem, então o efeito dos fatores ambientais não foi testado separadamente para cada uma.

Drenagem Leste

A ordenação em um eixo com MDS das 15 parcelas na bacia de drenagem Leste captou 73% da variação nas distâncias originais para os dados quantitativos da comunidade herbácea.

Nesse modelo ($F_{3, 11} = 3,83$, $p=0,042$), a composição quantitativa das espécies na bacia de drenagem Leste esteve significativamente relacionada com a distância da parcela para a nascente (Figura 15a, $t = -3,136$, $p = 0,009$). A largura do baixio e a inclinação não estiveram significativamente relacionadas com a composição de espécies da bacia de drenagem Leste em termos quantitativos (Figura 15b, $p = 0,627$ e Figura 15c, $p = 0,47$, respectivamente). O coeficiente de determinação desse modelo ($R^2 = 0,51$), multiplicado pela variância captada pelo eixo de ordenação (73,2%), representa a porcentagem da variação na composição quantitativa original da comunidade explicada pelas variáveis ambientais, de 37,4%.

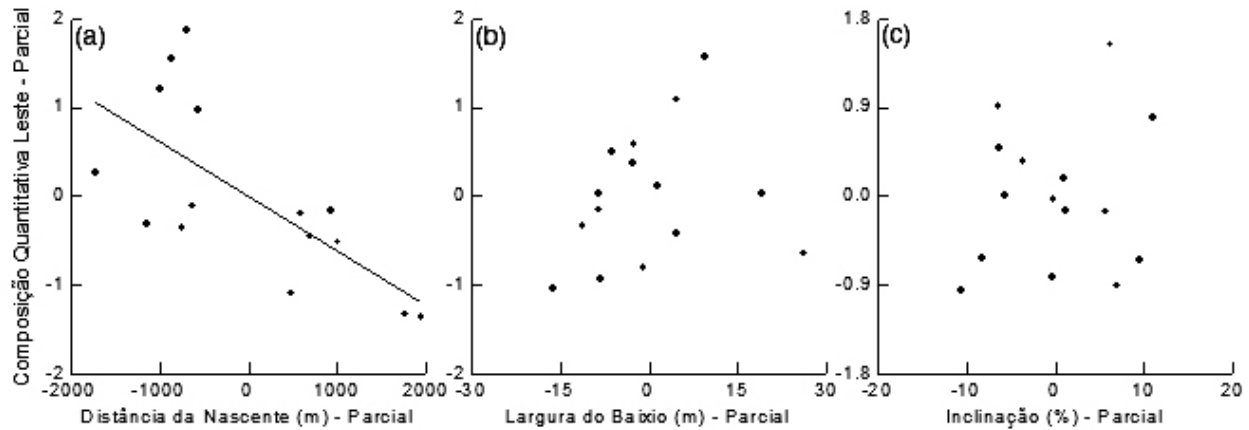


Figura 15 – Efeitos parciais de distância da nascente (a), largura do baixo (b) e inclinação (c) na composição quantitativa de espécies de ervas, considerando todas as parcelas na bacia de drenagem Leste.

As densidades das espécies amostradas na bacia de drenagem Leste, relativas ao total de indivíduos por parcela, são ilustradas na Figura 16. A figura mostra a variação na composição de espécies em termos de abundância relativa ao longo do gradiente de distância das parcelas de amostragem para a nascente. Várias espécies se associaram com distâncias curtas às cabeceiras, enquanto outras poucas se associaram a igarapés maiores. A distância variou entre 366 e 3988 m, ilustrada na parte superior da figura.

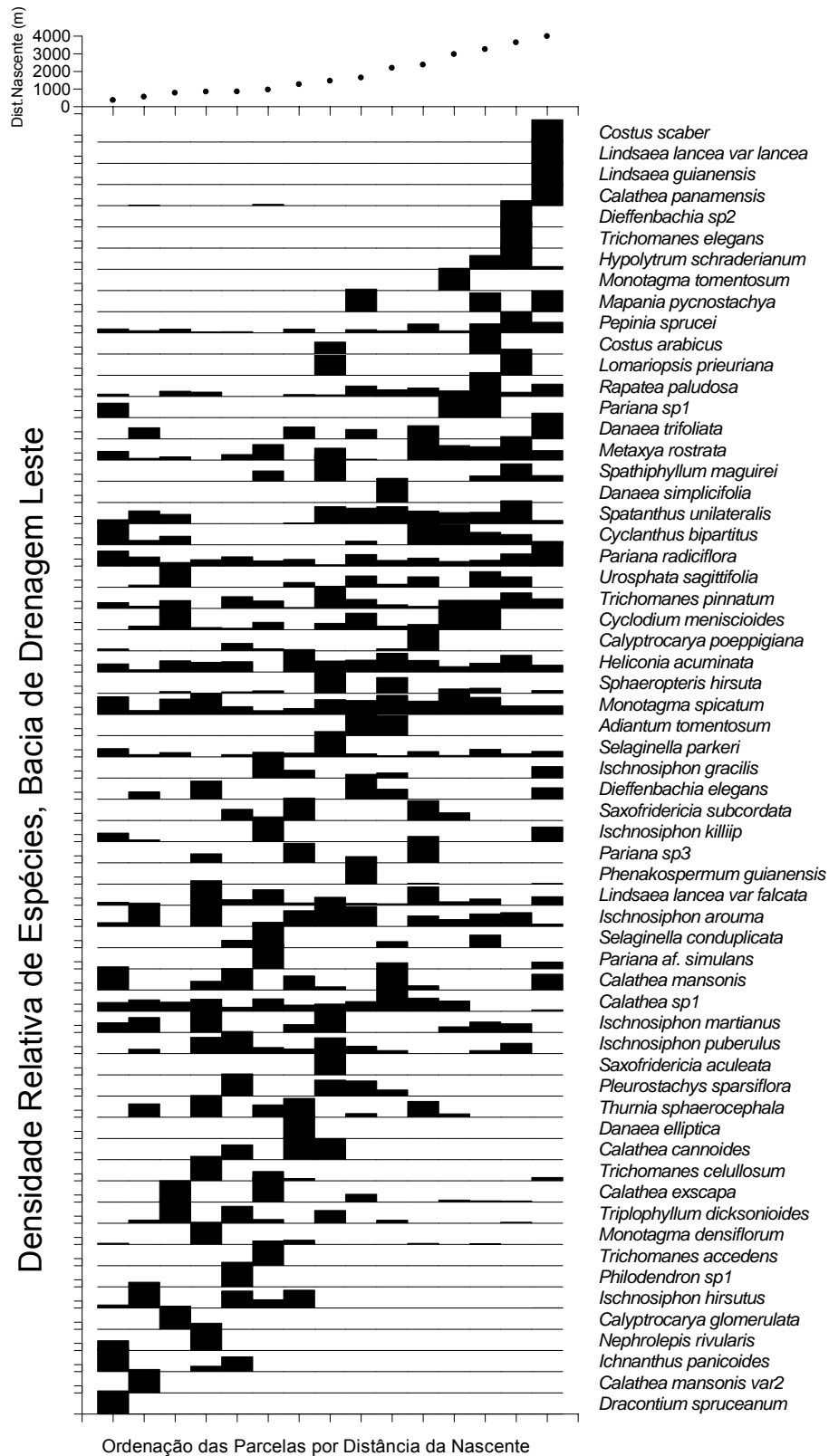


Figura 16 – Densidade relativa das espécies de ervas na bacia de drenagem Leste. Parcelas foram ordenadas ao longo do gradiente de distância da nascente.

Drenagem Oeste

A ordenação em um eixo com MDS das 15 parcelas na bacia de drenagem Oeste captou 57% da variação nas distâncias originais para os dados quantitativos da comunidade herbácea.

O efeito de distância da nascente, largura do baixio ou inclinação na composição quantitativa das espécies na bacia de drenagem Oeste não foi significativo (Figura 17a, $p = 0,365$, Figura 17b, $p = 0,496$ e Figura 17c, $p = 0,129$; respectivamente). Contudo, uma das parcelas de amostragem apresentou valores extremos de composição (“*outlier*”). Eu testei novamente o modelo sem essa parcela, que estava localizada em um local de clareira aberta pela queda de uma árvore. No novo modelo ($F_{3, 10} = 3,22$, $p = 0,070$), a composição quantitativa de espécies na bacia de drenagem Oeste esteve significativamente relacionada com a inclinação média da parcela (Figura 17d, $t = -2,818$, $p = 0,018$). Os efeitos de distância da nascente e de largura do baixio não foram significativos ($p = 0,093$ e $0,123$, respectivamente). O coeficiente de determinação desse modelo ($R^2 = 0,491$), multiplicado pela variância captada pelo eixo de ordenação (56,9%), representa a porcentagem da variação na composição quantitativa original da comunidade explicada pelas variáveis ambientais, 27,9%.

As densidades das espécies amostradas na bacia de drenagem Oeste, relativas ao total de indivíduos por parcela, são ilustradas na Figura 18. A figura mostra a variação na composição de espécies em termos de abundância relativa ao longo do gradiente de inclinação média das parcelas. Algumas espécies se associaram com áreas pouco declivosas e outras com áreas íngremes. A inclinação variou entre 0,3 e 12,3%, ilustrada na parte superior da figura.

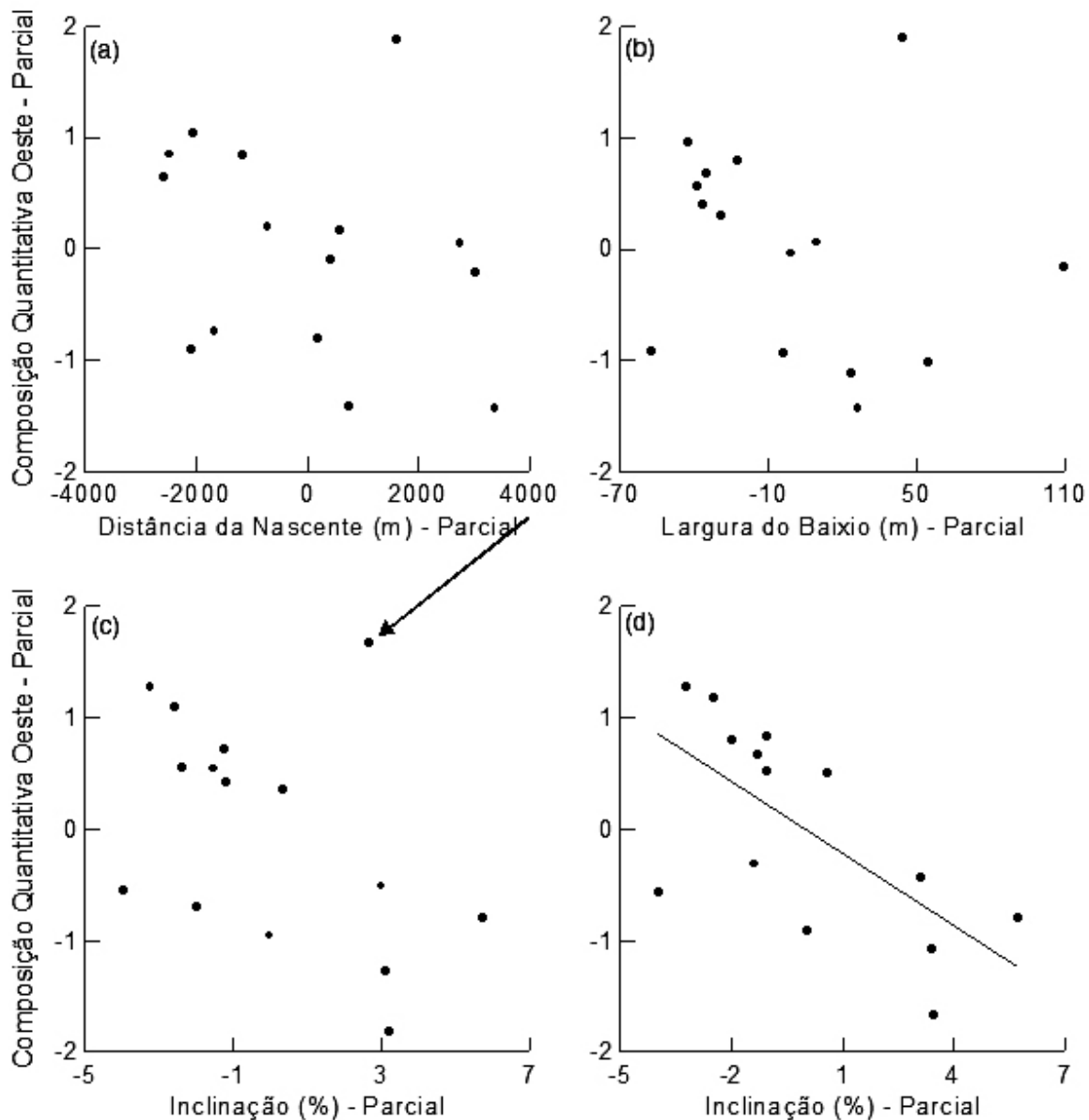


Figura 17 – Efeitos parciais de distância da nascente (a), largura do baixo (b) e inclinação (c) na composição quantitativa de ervas, considerando todas as parcelas da bacia de drenagem Oeste. A seta destaca a parcela com valores extremos. O efeito parcial de inclinação média da parcela no modelo sem a parcela com valores extremos é ilustrado em (d).

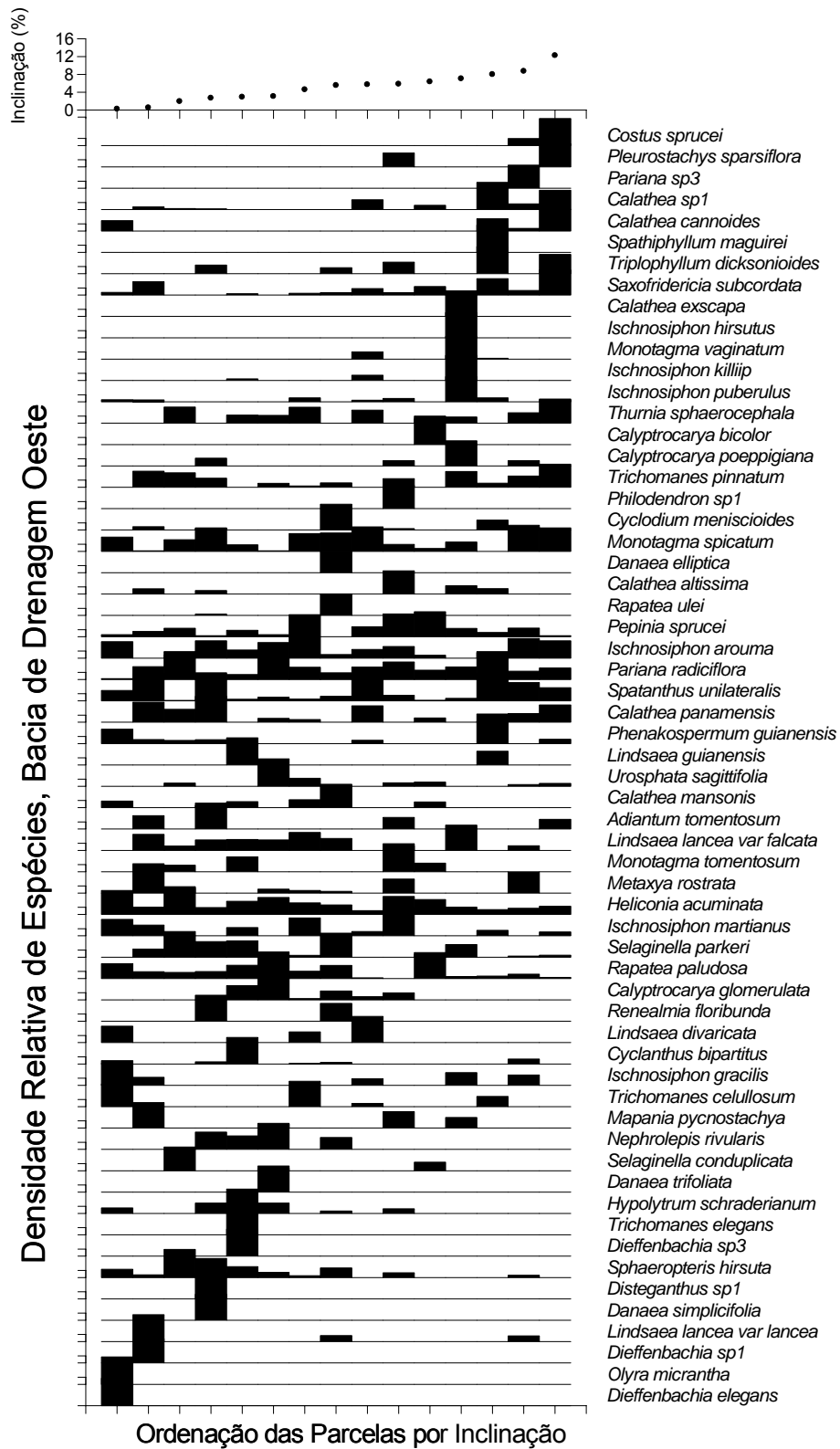


Figura 18 – Densidade relativa das espécies de ervas na bacia de drenagem Oeste. Parcelas ordenadas ao longo do gradiente de inclinação média da parcela.

II.2.4 Relação Entre a Composição Qualitativa da Comunidade e as Variáveis Ambientais

Para os dados qualitativos da comunidade herbácea, que leva em consideração somente a presença ou ausência das espécies, a ordenação em duas dimensões com MDS capturou 57,2% da variação nas distâncias originais. Dados de presença-ausência tendem a dar mais peso às espécies mais raras, porque as espécies mais abundantes tendem a ocorrer na maior parte das parcelas.

Os principais gradientes da comunidade em termos qualitativos, extraídos pelos dois eixos da ordenação, não estiveram significativamente relacionados com as bacias de drenagem Leste e Oeste da RFAD (MANOVA Hierárquica: Pillai Trace = 0,100, $F_{2, 24} = 1,34$, $p = 0,281$). No entanto, a composição qualitativa diferiu entre as 5 sub-bacias de drenagem, dentro das bacias (MANOVA Hierárquica: Pillai Trace = 0,473, $F_{6, 50} = 2,58$, $p = 0,029$, Figura 19).

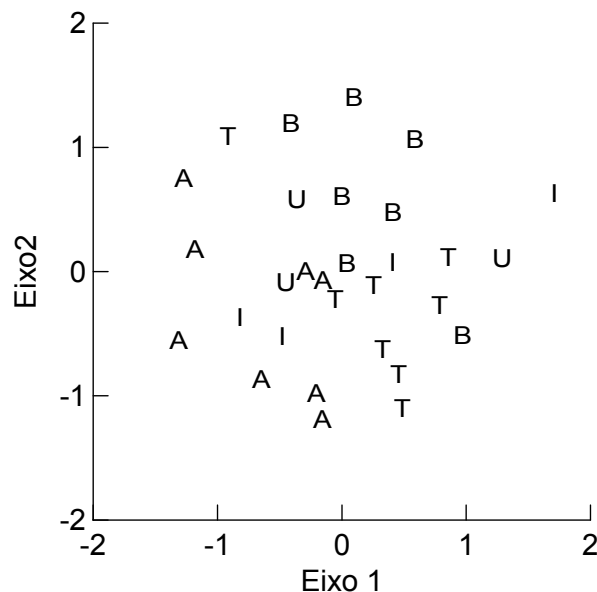


Figura 19 – Ordenação com MDS para dados qualitativos. Os eixos representam a dissimilaridade em composição de espécies. Os pontos representam as parcelas de amostragem e estão classificados pelas sub-bacias de drenagem: A - Acará, B - Bolívia, I - Ipiranga, T - Tinga e U - Uberê.

A composição qualitativa da comunidade resumida em dois eixos esteve significativamente relacionada com a largura do baixio (Regressão Múltipla Multivariada: Pillai Trace = 0,428, $F_{2, 25} = 9,34$, $p = 0,001$). A composição da comunidade, em termos de presença-ausência das espécies, não esteve significativamente relacionada com a distância da nascente (Regressão Múltipla Multivariada: Pillai Trace = 0,053, $F_{2, 25} = 0,70$, $P = 0,503$) ou com a inclinação (Regressão Múltipla Multivariada: Pillai Trace = 0,189, $F_{2, 25} = 2,91$, $P = 0,073$).

A ordenação em um eixo com MDS captou 38,9% da variação nas distâncias originais para os dados qualitativos da comunidade herbácea. Utilizei a composição qualitativa da comunidade resumida em um eixo como variável dependente em um modelo de Análise de Regressão Múltipla. Assim, foi possível ilustrar graficamente o efeito isolado de cada variável ambiental pelos gráficos parciais (Figura 20). A distância da nascente e a inclinação não estiveram significativamente relacionadas com a composição de espécies em termos qualitativos resumida em um eixo de ordenação (Figura 20a , $t = -0,44$, $p = 0,662$ e Figura 20b, $t = 0,05$, $p = 0,962$, respectivamente). O modelo indicou que a composição qualitativa das espécies resumida em um eixo esteve significativamente relacionada com a largura do baixio (Figura 20c , $t = 3,34$, $p = 0,003$). O coeficiente de correlação (R^2) do modelo foi de 0,32, $F_{3, 26} = 4,07$, $p = 0,017$.

Como a parcela instalada no baixio mais largo (200 m) pareceu ser a principal responsável pelo efeito parcial desta variável na composição qualitativa, eu retirei essa parcela da análise. O efeito de largura do baixio na composição qualitativa permaneceu significativo mesmo sem essa parcela (Figura 20d , $t = 3,20$, $p = 0,004$). O coeficiente de correlação do modelo foi um pouco mais baixo ao excluir a parcela ($R^2 = 0,30$, $F_{3, 25} = 3,59$, $p = 0,028$).

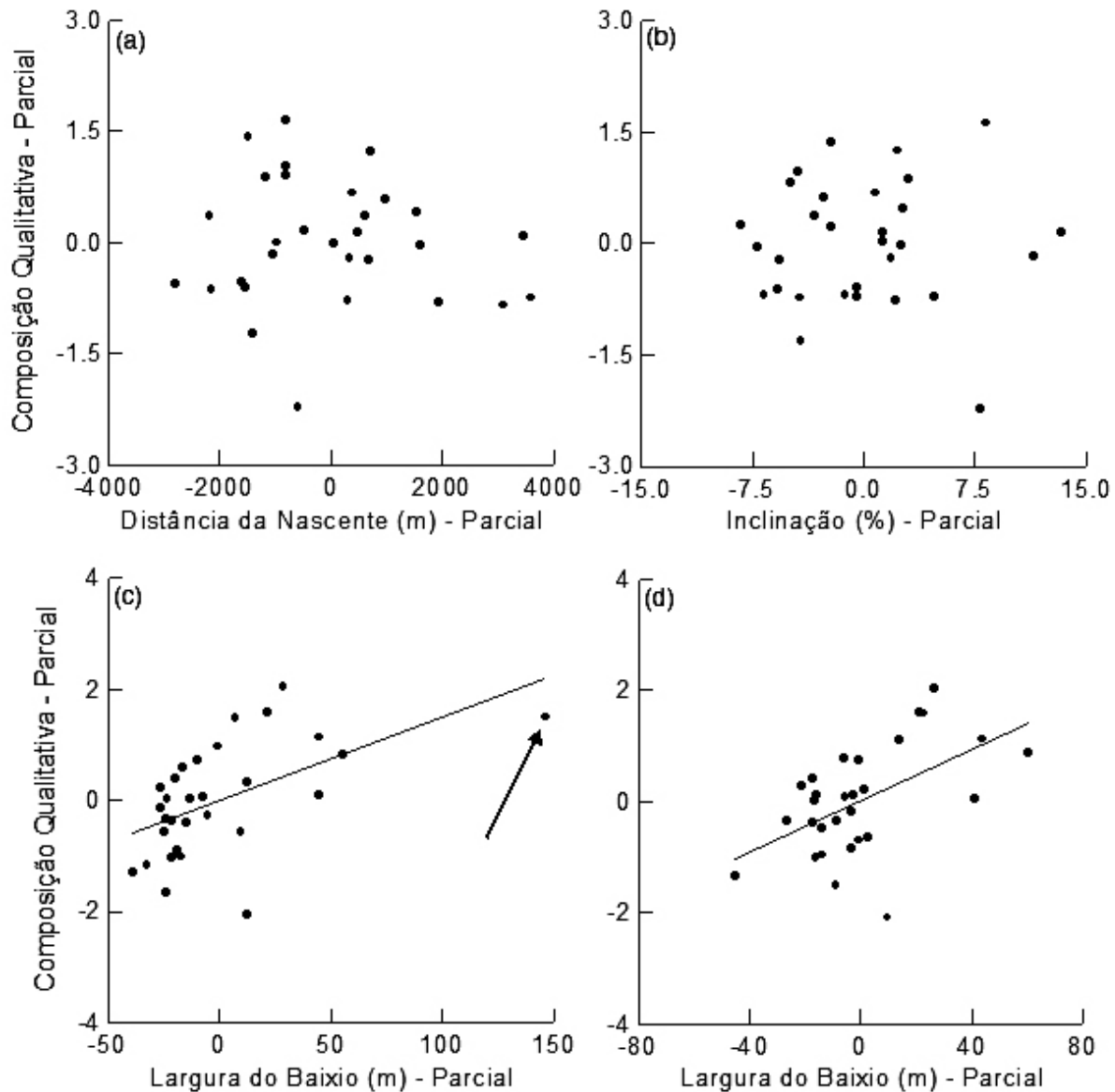


Figura 20 – Efeitos parciais de distância da nascente (a), inclinação (b) e largura do baixo (c) na composição qualitativa de espécies de ervas, considerando todas as parcelas. A seta em “c” destaca a parcela com valores extremos. O efeito parcial de largura do baixo no modelo sem a parcela com valores extremos é ilustrado em (d).

A ocorrência das espécies nas parcelas, ordenadas pela largura do baixo, é ilustrada na Figura 21. Algumas espécies se associaram com baixios estreitos, sem fortes evidências de espécies associadas com baixios largos. A largura do baixo variou entre 12,5 e 200 m, ilustrada na parte superior da figura.

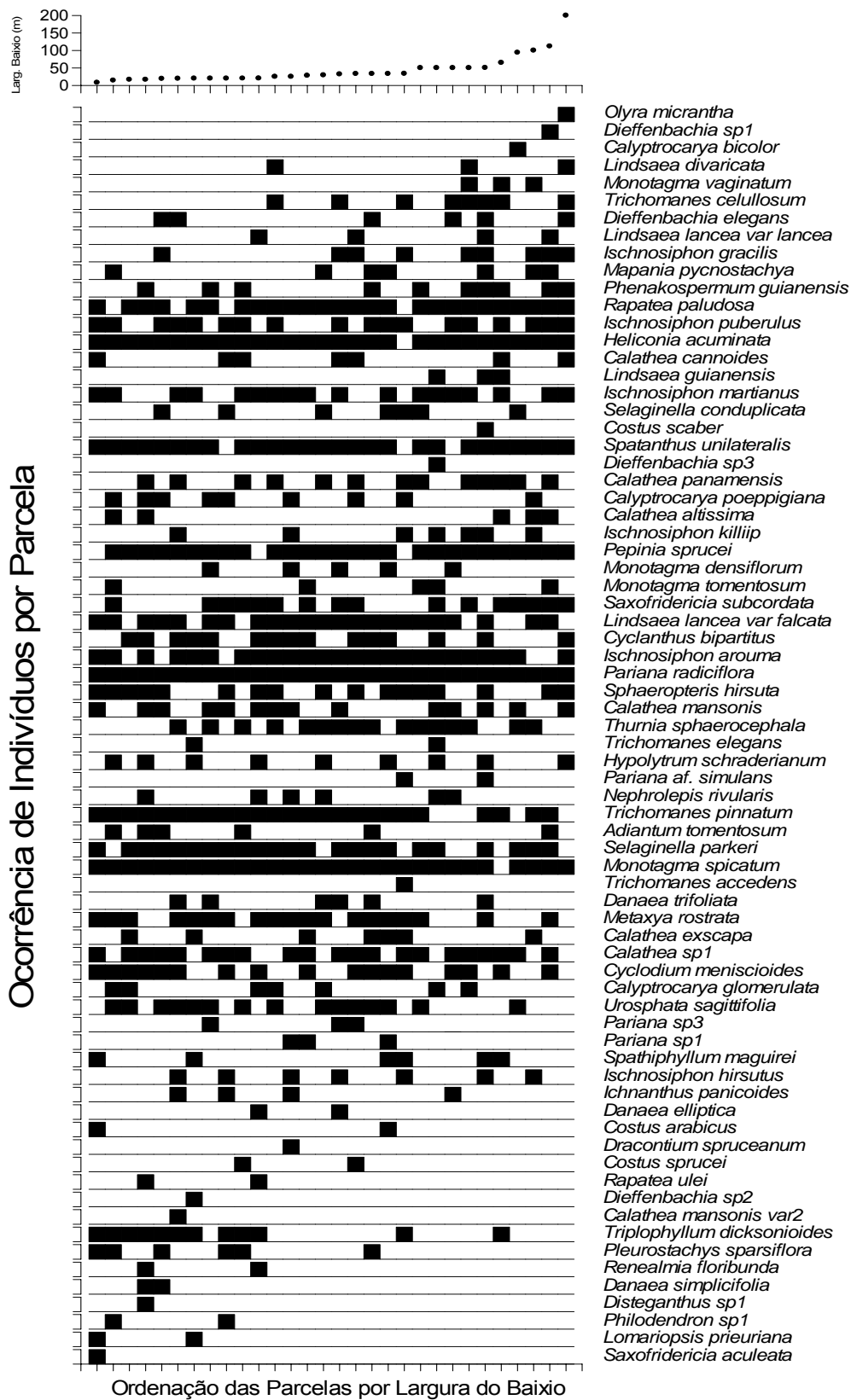


Figura 21 – Ocorrência de espécies de ervas por parcela, ordenadas ao longo do gradiente de largura do baixo.

II.2.5 Riqueza de Espécies

Foram encontradas 61 espécies na bacia de drenagem Leste e 60 na bacia de drenagem Oeste da RFAD. No igarapé do Acará foram encontradas 51 espécies, no igarapé do Tinga 49, nos igarapés do Bolívia e Ipiranga 46 e no igarapé do Uberê, 36 espécies.

A riqueza média por parcela foi de 22,5 espécies (desvio padrão = 2,8). Não houve efeito significativo de bacia de drenagem ($p = 0,37$), sub-bacias ($p = 0,17$), distância da nascente ($p = 0,55$), inclinação ($p = 0,22$) ou largura do baixio ($p = 0,70$) na riqueza de espécies por parcela.

II.2.6 Abundância Total

A abundância total de indivíduos por parcela diferiu entre as drenagens Leste e Oeste (ANOVA: $F_{1, 25} = 7,03$, $p = 0,014$), mas não entre as sub-bacias de drenagem (ANOVA: $F_{3, 25} = 0,321$, $p = 0,810$). Foram amostrados 5208 indivíduos na drenagem Leste (média por parcela = 347,2, desvio padrão = 117,6) e 3572 indivíduos na drenagem Oeste (média por parcela = 238,1, desvio padrão = 87,8).

Distância da nascente e inclinação não afetaram significativamente a abundância total de indivíduos por parcela ($p = 0,513$ e $0,711$, respectivamente). O efeito da largura do baixio foi marginalmente significativo ($t = -2,20$, $p = 0,054$), sendo que a abundância total de indivíduos tendeu a ser maior em baixios mais estreitos.

II.3 - Discussão

Os mecanismos afetando a diversidade β de plantas – como a composição de espécies muda com a distância – são atualmente pouco conhecidos e seu entendimento é importante para a determinação de estratégias de conservação biológica (Condit *et al.* 2002, Duivenvoorden *et al.* 2002).

Os resultados do presente estudo mostram que a composição de espécies de ervas nos baixios foi significativamente autocorrelacionada espacialmente, tanto em termos quantitativos (proporção de ocorrência de cada espécie) quanto qualitativos (quais espécies ocorrem). Essa tendência de substituição das espécies com a distância indica altos níveis de diversidade β de ervas nos baixios e sugere a atuação de processos de limitação de dispersão. Parece que a autocorrelação espacial na composição de espécies não é causada por ambientes semelhantes serem mais próximos, já que não houve autocorrelação nas distâncias ambientais.

A distribuição de espécies depende da disponibilidade de ambientes favoráveis, da capacidade de colonizar esses ambientes e da capacidade de lá persistir depois de se estabelecer. A limitação de dispersão implica que nem todos os ambientes favoráveis serão ocupados (Hurttt & Pacala 1995, Ehrlén & Eriksson 2000, Svenning & Skov 2002). Isso pode gerar padrões de dominância local diferentes em cada mancha de habitat, dependendo de qual foi a espécie que colonizou primeiro – ou qual foi favorecida inicialmente no processo de estabelecimento. Esse padrão foi mostrado em um modelo de colonização de recifes de corais (Jennions 1997).

A autocorrelação espacial da composição de espécies de ervas não tendeu a estabilizar na escala desse estudo, tendência similar àquela encontrada para a comunidade herbácea amostrada em todo o gradiente topográfico da RFAD (Costa *et al.*, no prelo). Por outro lado, a autocorrelação da composição do gênero *Psychotria* na RFAD estabilizou depois de 4 Km (Kinupp & Magnusson, no prelo). Esses resultados sugerem que a limitação de dispersão pode ser mais severa para ervas que para arbustos.

Como não existem diferenças ambientais significativas entre as sub-bacias documentadas até o momento, as diferenças de composição de espécies entre essas unidades, tanto em termos quantitativos quanto qualitativos, devem ser resultado do histórico de colonização de cada área. A limitação de dispersão tenderia a perpetuar padrões de dominância local causados por históricos diferentes de colonização. Muitas espécies herbáceas são clonais ou têm síndrome de dispersão por formigas, o que deve fazer com que as espécies que colonizam com sucesso uma área tendam a dominar localmente. Esse argumento é embasado pelos resultados do estudo experimental de Ehrlén & Eriksson (2000) e da amostragem Svenning & Skov (2002) em florestas temperadas. Espécies de ervas com síndrome de dispersão em curtas distâncias formaram densos agrupamentos na escala de 100 m, independentemente de fatores ambientais.

É possível que a dispersão das espécies de ervas ocorra principalmente ao longo dos cursos d'água, mesmo levando em consideração os processos distintos de dispersão de cada grupo de espécies (Nilsson *et al.* 1994). Esta dispersão direcional deve então homogeneizar a composição dentro de cada sub-bacia. A dispersão nesse caso pode ser direcional nos dois sentidos, tanto à jusante quanto à montante dos cursos d'água.

Hubbell & Foster (1986), Hurtt & Pacala (1995) e Hubbell (2001) sugeriram que a capacidade de colonizar um ambiente não está relacionado com especificidade de nicho, mas sim com processos não-determinísticos. A história da colonização de cada sub-bacia pode estar relacionada com efeitos de massa (Zobel 1997). Esse mecanismo supõe que espécies estabelecidas com populações viáveis em áreas ambientalmente “ótimas” produzem propágulos o suficiente para colonizar outras áreas adjacentes que não são particularmente aptas para manter populações viáveis. Devido à alta taxa de imigração de propágulos, essa população não viável é ou foi subsidiada anteriormente pela massa da população nuclear (Clark 2002). As espécies *Calathea cannoidea*, *Ichnanthus panicoides*, *Monotagma densiflorum*, *Ischnosiphon hirsutus*, família Marantaceae; *Pleurostachys sparsiflora*, família Cyperaceae; e *Triplophyllum dicksonioides*, família Tectariaceae, não tinham sido registradas em baixios em

outros levantamentos na RFAD, até então aparentando ocorrer apenas em solos com maior porcentagem de argila. No entanto, no presente estudo essas espécies foram encontradas em áreas de cabeceira de igarapés, o que indica fortemente que sua presença seja causada por efeitos de massa. *Calyptocarya poeppigiana*, família Cyperaceae; *Danaea elliptica* e *Danaea trifoliata*, família Maratticaceae, *Nephrolepis rivularis*, família Nephrolepidaceae, e *Trichomanes pinnatum*, família Hymenophyllaceae, mostraram-se associadas com áreas íngremes no estudo de Costa *et al.* (no prelo). É possível que essas espécies tenham colonizado os baixios pelo mecanismo de massa, “caindo” das vertentes, e não por especificidade ambiental.

A composição quantitativa, ou a proporção da ocorrência de espécies de ervas, diferiu entre as bacias de drenagem Leste e Oeste da RFAD. Estudos conduzidos em todo o gradiente topográfico da RFAD também detectaram diferenças entre a composição de espécies de arbustos do gênero *Psychotria* e de ervas entre as drenagens Leste e Oeste (Kinupp & Magnusson, no prelo, Costa *et al.*, no prelo). A comunidade ictiofaunística também diferiu entre as drenagens (Mendonça 2001). Entretanto, nenhum destes estudos detectou diferenças de composição de espécies entre as sub-bacias dentro de cada drenagem, diferentemente do que se observou no presente estudo. O fato de a composição quantitativa da comunidade de ervas neste estudo ter diferido entre as drenagens Leste e Oeste dificulta avaliar a contribuição relativa de fatores ambientais e históricos. As informações disponíveis até o momento indicam diferenças ambientais entre as duas drenagens, mas não entre suas sub-bacias. A composição quantitativa de ervas associou-se com a inclinação da parcela na drenagem Oeste e com a distância para as nascentes dos igarapés na drenagem Leste. Essas diferentes associações podem se dever às diferenças ambientais entre as duas drenagens.

Uma diferença importante entre as bacias de drenagem Leste e Oeste da RFAD é a quantidade de fósforo disponível no solo, o que pode estar relacionado com os padrões hidrológicos de cada drenagem. A drenagem Leste possui vertentes mais íngremes, baixios mais estreitos e solos mais argilosos, o que

provavelmente torna o fósforo indisponível para as plantas. Mesmo com a possibilidade de deficiência de fósforo, a bacia de drenagem Leste foi mais abundante em indivíduos herbáceos. A maior abundância total deve ser devida às características morfológicas e ambientais dessa drenagem.

Os baixios mais largos da drenagem Oeste, por sua vez, possuem maior quantidade de ácidos húmicos (Mendonça 2001). A decomposição da matéria orgânica colabora para o aumento desses componentes. Há evidências de que as áreas de baixio são as principais fontes de carbono orgânico dissolvido para os cursos d'água da bacia do Rio Cuieiras, cerca de 45 Km distante da RFAD (também pertencente à Bacia do Rio Negro) (Oliveira *et al.* no prelo, Waterloo *et al.* no prelo).

A composição qualitativa de espécies foi relacionada com a largura do baixio. Baixios mais largos tendem a proporcionar maior entrada de luz e maior diversificação de ambientes. Por exemplo, a influência de ambientes vizinhos (vertente e encosta), especialmente o efeito de massa, deve ocorrer até certo ponto em baixios largos. Já os baixios mais estreitos tendem a sofrer mais a influência dos ambientes vizinhos devido à proximidade. A inundação em resposta às chuvas possivelmente alaga todo o compartimento mais freqüentemente em baixios mais estreitos, podendo, conseqüentemente diferenciar os padrões de decomposição da matéria orgânica.

Os resultados deste capítulo evidenciam a importância tanto da heterogeneidade ambiental quanto dos padrões de dispersão na distribuição de espécies de ervas terrestres em áreas ripárias na Reserva Ducke. Vários trabalhos têm destacado a importância da limitação de dispersão em florestas (Hurtt & Pacala 1995, Ehrlén & Eriksson 2000, Nathan & Mueller-Landau 2000, Svenning & Skov 2002). No entanto, as síndromes de dispersão das diferentes espécies e os processos germinativos e de estabelecimento ainda foram pouco documentados. Para compreendê-los melhor, Cain *et al.* (2000) sugeriram o uso de técnicas genéticas. Nathan & Mueller-Landau (2000) sugeriram a combinação de estudos de genética de populações, observações diretas de movimentos de

sementes e introduções experimentais de sementes como caminhos para o entendimento de padrões de dispersão.

A diferenciação na composição da comunidade herbácea longitudinalmente contrasta com a idéia que baixios seriam um habitat homogêneo. Fatores históricos podem estar desempenhando um papel tão ou mais importante quanto fatores ambientais na distribuição de espécies. Portanto, a variação na composição de espécies entre sub-bacias mostra que a representação de alguns grupos biológicos em unidades de conservação pode precisar incorporar mais locais dentro de uma área e não apenas áreas grandes. Várias manchas do mesmo habitat podem ser necessárias para acomodar espécies mais adaptadas àquele habitat porque elas podem não ocorrer em alguns locais adequados fisicamente por falta de oportunidade de dispersão, ou exclusão por outras espécies por efeito de massa.

CONCLUSÕES

Os resultados deste trabalho evidenciam a importância tanto da heterogeneidade ambiental quanto de fatores históricos na distribuição de espécies de ervas terrestres em áreas ripárias na Reserva Ducke. Lateralmente, a composição de espécies de ervas se diferenciou ao longo do gradiente ambiental que vai das margens dos igarapés às beiras de vertentes. Isso indica que, dentro de uma das classes abrangentes de habitat geralmente adotadas, há oportunidade de segregação de nichos, pelo menos para plantas herbáceas. Longitudinalmente, a composição de espécies de ervas nos baixios foi significativamente autocorrelacionada espacialmente. Essa tendência de substituição de espécies com a distância indica altos níveis de diversidade β de ervas nos baixios e sugere a atuação de processos de limitação de dispersão. Além disso, a composição de espécies diferiu entre as bacias e sub-bacias de drenagem da Reserva Ducke. Esses mecanismos podem estar determinando a distribuição de espécies herbáceas em outros baixios de terra firme da Amazônia Central.

Os padrões de distribuição de espécies de ervas encontrados no presente trabalho podem ser melhor compreendidos com estudos detalhados de ciclos de vida, síndromes de dispersão, processos germinativos e de estabelecimento de cada espécie. Sugiro que o zoneamento do baixio seja considerado em estudos de outros grupos vegetais, como arbóreas, arbustos e lianas, e também grupos animais, especialmente aqueles com área de vida restrita a pequenas áreas. Assim, será possível avaliar se há congruência na distribuição dos diferentes grupos. Áreas adjacentes aos igarapés são críticas para a conservação de recursos hídricos, ao mesmo tempo em que são sensíveis às mudanças no uso da terra. Esse detalhamento da distribuição de espécies é importante para subsidiar o planejamento da conservação de áreas ripárias na região amazônica.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Aguiar, L.W.; Martau, L., Soares, Z. F. 1982. Composição florística de matas nos Municípios de Montenegro e Triunfo, RS, Brasil. *Iheringia*. Ser. Bot., Porto Alegre (29):3-30.
- Alston, A.H.G.; Jermy, A.C. & Rankin, J.M. 1981. The genus *Selaginella* in tropical South America. *Bulletin of the British Museum (Natural history) Botany series*. Vol o n 4.
- Auble, G.T., Friedman, J.M., Scott, M.L. 1994. Relating riparian vegetation to present and future streamflows. *Ecological Applications* 4(3): 544-554.
- Bertani, D.F., Rodrigues, R.R., Batista, J.L.F, Shepherd, G.J. 2001. Análise temporal da heterogeneidade florística e estrutural em uma floresta Ribeirinha. *Revta brasil. Bot.*, 24(1): 11-23.
- Bertoni, J.E.A. & Martins, F.R. 1987. Composição florística de uma floresta ripária na Reserva Estadual de Porto Ferreira (SP). *Acta Botanica Brasilica* 1:17-26.
- Bren, L.J., 1993. Riparian zone, stream, and floodplain issues: a review. *Journal of Hydrology*, 150: 277-299.
- Bravard, S. & Righi, D. 1989. Geochemical differences in an Oxisol-Spodosol Toposequence of Amazonia, Brazil. *Geoderma*, 44: 29-42.
- Brown, N., Jennings, S., Wheeler, P., Nielsen, J.N. 2000. An improved method for the rapid assessment of forest understorey light environments. *Journal of Applied Ecology* 37: 1044-1053.
- Bruijnzeel, L.A. 1990. Hydrology of moist tropical forests and effects of conversion: a state of knowledge review. *Unesco International Hydrological Programme*. Paris. 224p.
- Bruijnzeel, L.A. 1996. Predicting the hydrological impacts of land cover transformation in the humid tropics: the need for integrated research. In: *Amazonian Deforestation and Climate*. John Wiley & Sons Ltd. p. 15-55.
- Cain, M.L., Milligan, B.G., Strand, A.E. 2000. Long-distance seed dispersal in plant populations. *American Journal of Botany* 87(9): 1217–1227.
- Chauvel, A. 1982. Os latossolos amarelos, álicos, argilosos dentro dos ecossistemas das bacias experimentaos do INPA e da regio vizinha. *Supl. Acta Amazonica* 12(3): 47-60.
- Chauvel, A.; Lucas, Y.; Boulet, R. 1987. On the genesis of the soil mantle of the region of Manaus, Central Amazonia, Brazil. *Geoderma*, 48: 151-162.
- Clark, D.B., Palmer, M.W., Clark, D.A. 1999. Edaphic factors and the landscape-scale distributions of tropical rain forests trees. *Ecology* 80(8): 2662-2675.

- Clark, D. B. 2002. Los factores edáficos y la distribución de las plantas. In: M. Guariguata & G. Kattan (eds.) *Ecología y conservación de bosques neotropicales*. Cartago: Ediciones LUR, pp. 193-221.
- Condit, R., Pitman, N., Leigh Jr., E.G., Chave, J., Terborgh, J., Foster, R.B. Núñez Vargas, P., Aguilar, S., Valencia, R., Villa, G., Muller-Landau, H.C., Losos, E. & Hubbell, S.P. 2002. Beta-Diversity in Tropical Forest Trees. *Science* 295: 666-669.
- Costa, F.R.C. 2004. Structure and composition of the ground-herb community in a terra-firme Central Amazonian forest. *Acta Amazonica* 34, 53-59.
- Costa, F.R.C, Magnusson, W.E., Luizão, R.C. 2005. Mesoscale distribution patterns of Amazonian understory herbs in relation to topography, soil and watersheds. *Journal of Ecology*. No prelo. 49p.
- Duivenvoorden, J.F.; Lips, J.M. 1995. A land-ecological study of soils, vegetation, and plant diversity in Colombian Amazonia. *Tropenbos Series 12*, Tropenbos, Wageningen, The Netherlands.
- Duivenvoorden, J.F., Svenning, J.-C. & Wright, S.J. 2002. Beta diversity in tropical forests. *Science*, 295, 636-637.
- Duque M., A.J. 2001 Comentarios al concepto y la definición de comunidades vegetales en la Amazonía noroccidental. *Crónica Forestal y Del Medio Ambiente* 16: 89-97.
- Duque M., A.J., Sanchez, M., Cavelier, J. & Duivenvoorden, J.F. 2002. Different floristic patterns of woody understorey and canopy plants in Colombian Amazonia. *Journal of Tropical Ecology* 18: 499 – 525.
- Durigan, G. 1994. Florística, fitossociologia e produção de folheda em matas ciliares da região oeste do Estado de São Paulo. Campinas. IB-UNICAMP. *Tese Doutorado*.
- Ehrlén, J. & Eriksson, O. 2000. Dispersal limitation and patch occupancy in forest herbs. *Ecology* 81(6): 1667-1674.
- Englund, S.R., O'Brien, J., Clark, D.B. Evaluation of digital and film hemispherical photography and spherical densiometry for measuring forest light environments. *Can. J. For. Res.* 30: 1999-2005.
- Faith, D. P., Minchin, P. R., Belbin, L. 1987. Compositional dissimilarity as a robust measure of ecological distance: a theoretical model and computer simulations. *Vegetatio*, n. 69, pp. 57-68.
- Ferreira, L.V. 1997. Effects of the duration of flooding on species richness and floristic composition in three hectares in the Jaú National Park in floodplain forests in central Amazonia. *Biodiversity and Conservation* 6: 1353 – 1363.
- Ferreira, L.V. 2000. Effects of flooding duration on species richness, floristic composition and forest structure in river margin habitat in Amazonian blackwater floodplain forests: implications for future design of protected areas. *Biodiversity and Conservation* 9: 1–14.

- Ferreira, L.V., Prance, G.T. 1998. Species richness and floristic composition in four hectares in the Jaú National Park in upland forests in Central Amazonia. *Biodiversity and Conservation* 7: 1349-1364.
- Fisch, G.; Marengo, J.A.; Nobre, A.C. 1998. Uma revisão geral sobre o clima da Amazônia. *Acta Amazonica* 28(2): 101-126.
- Gentry, A.H. 1982. Patterns of neotropical plants species diversity. *Evol. Biol.* 15: 1-84.
- Gentry, A.H. & Emmons, L.H. 1987. Geographical variation in fertility, phenology, and composition of the understory of neotropical forests. *Biotropica*, 19, 216-227.
- Gentry, A.H. 1988. Changes in plant community diversity and floristic composition on environmental and geographical gradients. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 75(1): 1-34.
- Gibbs, P.E. & Leitão Filho, H.F. 1978. Floristic composition of an area of gallery forest near Mogi-Guaçu, State of São Paulo, SE Brazil. *Revista Brasileira de Botânica*, 3:17-22.
- Gregory, S.V., Swanson, F.J., Mckee, W.A., Cummins, K.W. 1992. An ecosystem perspective of riparian zones. *BioScience*, 41 (8):540-551.
- Guillaumet, J.L., Kahn, F. 1982. Estrutura e dinamismo da floresta. *Acta Amazonica* 12(4): 61-77.
- Guillaumet, J.L. 1987. Some structural and floristic aspects of the forest. *Experientia*, 43, 241-251.
- Harms K.E., Wright S.J., Calderón O., Hernández A., Herre E.A. 2000. Pervasive density-dependent recruitment enhances seedling diversity in a tropical forest. *Nature* 404:493–495.
- Hodnett, M.G.; Vendrame, I.; Marques Filho, A.O.; Oyama, M.D.; Tomasella, J. 1997a. Soil water storage and groundwater behaviour in a catenary sequence beneath forest in Central Amazonia: II. Floodplain water table behaviour and implications for streamflow generation. *Hydrology and Earth System Sciences*, 1(2): 272-277.
- Hodnett, M.G.; Vendrame, I.; Marques Filho, A.O.; Oyama, M.D.; Tomasella, J. 1997b. Soil water storage and groundwater behaviour in a catenary sequence beneath forest in Central Amazonia: I. Comparisons between plateau, slope and valley floor. *Hydrology and Earth System Sciences*, 1(2): 265-271.
- Holltum, R.E. 1986. Studies in the fern – genera allied to *Tectaria* V* *Tipliphyllum*, a new genus of Africa and America. *Kew bulletin* 41 (2): 237-360
- Hubbell, S.P., e Foster, R.B. 1986. Biology, chance and history of tropical rain forest tree communities. In: Diamond J. and Case T.J. (eds), *Community Ecology*. Harper & Row Publishers, New York, p.314-329.

- Hubbell, S.P. 2001. *The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography*. Princeton University Press. p. 3-28.
- Hurt, G.C. & Pacala, S.W. 1995. The Consequences of Recruitment Limitation: Reconciling Chance, History and Competitive Differences Between Plants. *J. theor. Biol.* 176:1-12.
- Itoh, A., Yamakura, T., Ohkubo, T., Kanzaki, M., Palmiotto, P.A., LaFrankie, J.V., Ashton, P.S., Lee, H.S. 2003. Importance of topography and soil texture in the spatial distribution of two sympatric dipterocarp trees in a Bornean rainforest. *Ecological Research* 18(3): 307-320.
- Jennions, M.D. 1997. Stability in coral communities: a natural experiment. *Tree* 12(1): 3-4.
- Junk, W.J. & Piedade, M.T.F. 1997. Plant life in the floodplain with special reference to herbaceous plants. *in: Ecological Studies, Vol. 126. Junk (ed.) The Central Amazon Floodplain*. Springer-Verlag Berlin Heidelberg. p. 147-185.
- Kalliola, R., Puhakka, M., 1988. River dynamics and vegetation mosaicism: a case study of the River Kamajohka, northernmost Finland. *Journal of Biogeography* 15: 703-719.
- Kahn, F. 1987. The distribution of palms as a function of local topography in Amazonian terra-firme forests. *Experientia*, 43, 251-259.
- Kramer, K.U. 1957. A revision of the genus *Lindsaea* in the new world with notes on allied genera. *Acta Botanica Neerlandica*, 6: 97-290
- Keel, S.H. and Prance, G.T. 1979. Studies of the vegetation of a white-sand black-water igapó (Rio Negro, Brazil). *Acta Amazonica* 9: 645-655.
- Kenkel, N. C., Orlóci, L. 1986. Applying metric and nonmetric multidimensional scaling to ecological studies: some new results. *Ecology*, v. 67, n.4, pp. 919-928.
- Kinupp, V.F., Magnusson, W.E. 2005. Medium-scale spatial patterns in the genus *Psychotria*: implications for reserve management. *Journal of Tropical Ecology*. No prelo. 45p.
- Kubota, Y., Murata, H., Kikuzawa, K. 2004. Effects of topographic heterogeneity on tree species richness and stand dynamics in a subtropical forest in Okinawa Island, southern Japan. *Journal of Ecology*. 92: 230-240.
- Larcher, W. 2000. *Ecofisiologia vegetal*. Tradução: C.H.B.A. Prado. São Carlos, ed. RiMA.
- Lieberman, M., Lieberman, D., Hartshorn, G.S., Peralta, R. 1985. Small-scale altitudinal variation in lowland wet tropical forest vegetation. *Journal of Ecology* 73: 505-516.
- Leibold, M.A. & Mikkelsen, G.M. 2002. Coherence, species turnover, and boundary clumping: elements of meta-community structure. *Oikos* 237-250.
- Manly, R.F.J. 1997. *RT - A Program for Randomization Testing*. Version 2.1. Centre for Applications of Statistics and Mathematics. University of Otago, New Zealand.

- Mantovani, W.; Rossi, L.; Romaniuc Neto, S.; Assad-Ludewigs, I.Y.; Wanderley, M.G.L.; Melso, M.M.R.F. & Toledo, C.B. 1989. Estudo fitossociológico de mata ciliar em Mogi-Guaçu, SP., São Paulo, Brasil. *In Barbosa, L.M. (coord.) Simpósio Sobre Mata Ciliar*. São Paulo, abr. 11-15, *Anais*. Fundação Cargill. p. 235-267.
- Marques Filho, A.O.; Ribeiro, M.N.G.; Santos, H.M.; Santos, J.M. 1981. Estudos climatológicos da reserva florestal Ducke – Manaus- AM. *Acta Amazonica* 11(4): 759-768.
- McCune, B. and M. J. Mefford. 1999. *Multivariate Analysis of Ecological Data Version 4.25* MjM Software, Gleneden Beach, Oregon, U.S.A.
- Mendonça, F.P. 2002. Ictiofauna de igarapés de terra firme: estrutura das comunidades de duas bacias hidrográficas, Reserva Florestal Adolpho Ducke, Amazônia Central. *Dissertação de Mestrado*, INPA/UFAM, Manaus.
- Minchin, P.R. 1987 An evaluation of the relative robustness of techniques for ecological ordination. *Vegetatio*, 69, 89-107.
- Mori, S.A., Cremers, G., Gracie, C., Granville, J.J., Of., M., Mitchell, J.D. 1997. *Guide to the vascular plants of Central French Guiana. Pteridophytes, Gymnosperms and Monocotyledons*. Memoirs of the New York Botanical Garden. Volume 76(1):
- Nathan, R. & Mueller-Landau, H.C. 2000. Spatial patterns of seed dispersal, their determinants and consequences for recruitment. *Trends Ecol. Evol.* 15: 278-285.
- Nilsson, C. & Grelsson, G. 1990. The effects of litter displacement on riverbank vegetation. *Can. J. Bot.* 68: 735-741.
- Nilsson, C., Ekblad, A., Dynesius, M, Backe, S, Gardfjell, M., Carlberg, B., Hellqvist, S., Jansson, R. 1994. A comparison of species richness and traits of riparian plants between a main river channel and its tributaries. *Journal of Ecology* 82: 281-295.
- Oliveira-Filho, A.T. 1989. Composição florística e estrutura comunitária da floresta de galeria do córrego da Paciência, Cuiabá (MT). *Acta Botânica Brasileira* 3(1): 91-112.
- Oliveira-Filho, A.T., Almeida, R.J., Mello, J. M., Gavilanes, M.L. 1994. Estrutura fitossociológica e variáveis ambientais de um trecho da mata ciliar do córrego do Villas Boas, Reserva Biológica do Poço Bonito, Lavras (MG). *Revista Brasileira de Botânica*, 17(1): 67-85.
- Oliveira, S. M., Waterloo, M. J., Drucker, D.P., Nobre, A. D., Hodnett, M.G., Cuartas, L. A., Tomasella, J., Munera, J.C., Nascimento, A.M., Gonçalves, G.S. 2005. Hydrochemical aspects of runoff generation in a small amazonian rainforest catchment. 11p. *No prelo*.
- Okuda, T., Adachi, A., Suzuki, M., Hussein, N.A., Manokaran, N., Saw, L.G., Shariff, A.H.M., Ashton, P.S. 2004. *In: E. C. Losos & E. Leigh, Jr. (eds.). Tropical Forest*

- Diversity and Dynamism – Finding from a Large-Scale Plot Network* (b). The University of Chicago Press, Chicago and London, pp. 221 - 240.
- Parent, S. & Messier, C. 1996. A simple and efficient method to estimate microsite light availability under a forest canopy. *Can. J. For. Res.* 26: 151-154.
- Petts, G. E. 1994. Rivers: Dynamic components of catchment ecosystems. In: CALOW, P., PETTS, G. E. (eds.). *The River Handbook*. v. 2, Blackwell Scientific, Oxford. p. 3-22.
- Poulsen, A. D., and H. Balslev. 1991. Abundance and cover of ground herbs in an Amazonian rain forest. *Journal of Vegetation Science* 2: 315-322.
- Poulsen, A. D. 1996. Species richness and density of ground herbs within a plot of lowland rainforest in north-west Borneo. *Journal of Tropical Ecology* 12: 177-190.
- Poulsen, A. D & H. Tuomisto. 1996. Small-scale to continental distribution patterns of neotropical pteridophytes: the role of edaphic preferences. In: J.M. Camus, M. Gibby and Johns (editors). *Pteridology in Perspective*, pp.551-561. Royal Botanic Gardens, Kew.
- Prance, G.T. 1989. American tropical forests. In: *Tropical rain forest ecosystems - biogeographical and ecological studies* (H. Lieth & M.J.A. Werger, eds.). Elsevier Science Publishers, Amsterdam, p.99-132.
- Radambrasil, 1978. Departamento Nacional de Produção Mineral. Projeto RADAMBRASIL, Folha SA. 20 Manaus – Levantamento de recursos naturais, 18. DNPM, Rio de Janeiro – RJ.
- Ranzani, G. 1980. Identificação e caracterização de alguns solos da Estação Experimental de Silvicultura Tropical do INPA. *Acta Amazonica*, 10 (1): 7-41.
- Ribeiro, J. E. L. da S., M. J. G. Hopkins, A. Vicentini, C. A. Sothers, M. A. S. Costa, J. M. Brito, M. A. D. Souza, L. H. P. Martins, L. G. Lohmann, P. A. C. L. Assunção, E. C. Pereira, C. F. Silva, M. R. Mesquita, e L. C. Procópio. 1999. *Flora da Reserva Ducke: Guia de identificação das plantas vasculares de uma floresta de terra-firme na Amazônia Central*. INPA/DFID, Manaus, Brasil.
- Rich, P.M., Clark, D.B., Clark, D.A., Oberbauer, S.F. 1993. Long-term study of solar radiation regimes in a tropical wet forest using quantum sensors and hemispherical photography. *Agricultural and Forest Meteorology* 65: 107-127.
- Richards, P.W. 1952. *The tropical rain forest*. University Press, Cambridge.
- Rodrigues, R.R. 1991. Análise de um remanescente de vegetação natural às margens do Rio Passa-cinco, Ipeúna, SP. Campinas. IB/UNICAMP *Tese de Doutorado*.
- Rodrigues, R.R. 1989. Análise estrutural das formações florestais ripárias. In: *Anais do Simpósio sobre Mata Ciliar*. Fundação Cargill, Campinas, p. 61-70.

- Rodrigues, R.R. & Nave, A.G. 2000. Heterogeneidade Florística das Matas Ciliares. In: Rodrigues, R.R.; Leitão Filho, H.F. *Matas ciliares: conservação e recuperação*. São Paulo: Editora da USP/FAPESP, 2000. p.45-71.
- Rodrigues, R.R. & Shepherd, G.J. 2000. Florestas ciliares? Fatores condicionantes da vegetação ciliar. In: Rodrigues, R.R.; Leitão Filho, H.F. *Matas ciliares: conservação e recuperação*. São Paulo: Editora da USP/FAPESP, 2000. p.101-7.
- Salis, S. M., Tamashiro, J.Y., Joly, C.A. 1994. Florística e fitossociologia do estrato arbóreo de um remanescente de mata ciliar do rio Jacaré-Pepira, Brotas, SP. *Revista Brasileira de Botânica*, 17(2): 93-103.
- Salo, J., Kalliola, R., Häkkinen, I., Mäkinen, Y., Niemelä, Puhakka, M., Coley, P.D. 1986. River dynamics and the diversity of Amazon lowland Forest. *Nature* 22(6076): 254-258.
- Sollins, P. 1998. Factors influencing species composition in tropical lowland rain forest: does soil matter? *Ecology* 79 (1): 23-30.
- Svenning, J.-C., Skov, F. 2002. Mesoscale distribution of understory plants in temperate forest (Kalø, Denmark): the importance of environment and dispersal. *Plant Ecology* 160: 169-185.
- Steymark, J.A.; Berry, P.E. & Holst, B.K. 1995. *Flora of the Venezuelan Guayana: v.2. Pteridophytes and Spermatophytes (Acanthaceae – Araceae)*. Missouri Botanical Garden, Copyright, p 1-681
- ter Steege, H. 1994. Flooding and drought tolerance of two *Mora* species segregated along a soil hydrological gradient in the tropical rain forest of Guyana. *Oecologia* 100: 356–367.
- ter Steege, H.; Sabatier, D.; Castellanos, H.; van Andel, T.; Duivenvoorden, J.; de Oliveira, A.A.; Ek, R.; Lilwah, R.; Maas, P.; Mori, S. 2000. An analysis of the floristic composition and diversity of amazonian forests including those of the Guiana shield. *Journal of Tropical Ecology* 16: 801-828.
- Toniato, M.T.Z., Leitão Filho, H.F. , Rodrigues, R.R. 1998. Fitossociologia de um remanescente de floresta higrófila (mata de brejo) em Campinas, SP. *Rev. bras. Bot.* vol. 21 (2): 1-27.
- Tryon, R.M. & Stolze, R.G. 1989. *Pteridophyta of Peru: pt.1.* 1. Ophioglossaceae – 12. Cyatheaceae. Fieldiana, Chicago, n.20, p 1-145.
- Tryon, R.M. & Stolze, R.G. 1989. *Pteridophyta of Peru: pt.2.* 13. Pteridaceae – 15. Dennstaedtiaceae. Fieldiana, Chicago, n.22, p 1-128.
- Tuomisto, H. & Groot, A. T. 1995. Identification of the Juveniles of some ferns from Western Amazonia. *American Fern Journal* 85 (1): 1-28.

- Tuomisto, H. e K. Ruokolainen. 1994. Distribution of Pteridophyta and Melastomataceae along an edaphic gradient in an Amazonian rain forest. *Journal of Vegetation Science* 5(1): 25-34.
- Tuomisto, H. and D. Poulsen. 1996. Influence of edaphic specialization on pteridophyte distribution in neotropical rain forests. *Journal of Biogeography* 23: 283-293.
- Tuomisto, H.; Ruokolainen, Yli-Halla, M. 2003a. Dispersal, Environment, and floristic variation of western Amazonian forests. *Science*, 299:241-244.
- Tuomisto, H., Ruokolainen, K. Aguilar, M., Sarmiento, A. 2003b. Floristic patterns along a 43-km long transect in an Amazonian rain forest. *Journal of Ecology* 91: 743-756.
- Valencia, R., Foster, R., Villa, G., Condit, R., Svenning, J.-C., Hernández, C., Romoleroux, K., Losos, E., Magard, E., Balslev, H. 2004. Tree species distributions and local habitat variation in the Amazon: large forest plot in eastern Ecuador. *Journal of Ecology* 92: 214-229.
- Van Den Berg, V., Oliveira-Filho, A.T. 2000. Composição florística e estrutura fitossociológica de uma floresta ripária em Itutinga, MG, e comparação com outras áreas. *Rev. bras. Bot.* 23 (3): 1-11.
- Waterloo, M. J., Oliveira, S. M., Drucker, D. P., Nobre, A. D., Cuartas, L. A., Hodnett, M. G., Langedijk, I., Jans, W. W. P., Tomasella, J., Araújo, A. C., Pimentel, T. P., Munera, J. C. 2005. Export of carbon in runoff from an Amazonian rainforest catchment. 22p. *No prelo*.
- Webb, C.O. & Peart, D.R. 2000. Habitat associations of trees and seedlings in a Bornean rain forest. *Journal of Ecology*. 88, 464-478.
- Wiens, J.A. 1989. Spatial scaling in ecology. *Functional Ecology* 3: 385-397.
- Wilkinson, L. 1998. *SYSTAT: the system for statistics*. SYSTAT Inc., Evanston, Illinois.
- Windisch, P.G. 1996. *Pteridófitas do estado do Mato Grosso: Hymenophyllaceae*. Bradea, vol. VI no 47
- Worbes, M. 1997. The forest ecosystem of the floodplains. in: *Ecological Studies*, Vol. 126. Junk (ed.) The Central Amazon Floodplain. Springer-Verlag Belin Heidelberg. p. 223-265.
- Wright, S.J. 2002. Plant diversity in tropical forests: a review of mechanisms of species coexistence. *Oecologia* 130: 1-14.
- Zakia, M.J.B. 1998. Identificação e caracterização de zona ripária em uma microbacia experimental: implicações no manejo de bacias hidrográficas e na recomposição de florestas. *Tese de doutorado*. Escola de Engenharia de São Carlos.
- Zobel, M. 1997. The relative role of species pools in determining plant species richness: an alternative explanation of species coexistence? *Tree* 12(7): 266 - 269.