



Universidade Federal do Amazonas



Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia

PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIOLOGIA TROPICAL E RECURSOS
NATURAIS

Influência da heterogeneidade ambiental e da distância geográfica na composição de espécies do gênero *Piper* (Piperaceae) em floresta de terra firme no interflúvio Madeira- Purus, Amazônia Central.

Carolina Bernardes

Dissertação apresentada ao PIPG-BTRN como parte dos requisitos para obtenção do título de Mestre em Ciências Biológicas, Área de Concentração em Ecologia.

**Manaus, AM
Março, 2007**

Carolina Bernardes

Influência da heterogeneidade ambiental e da distância geográfica na composição de espécies do gênero *Piper* (Piperaceae) em floresta de terra firme no interflúvio Madeira- Purus, Amazônia Central.

Orientadora: Flávia Regina Capelotto Costa

Dissertação apresentada ao PIPG-BTRN como parte dos requisitos para obtenção do título de Mestre em Ciências Biológicas, Área de Concentração em Ecologia.

**Manaus, AM
Março, 2007**

FICHA CATALOGRÁFICA:

Bernardes, Carolina

Influência da heterogeneidade ambiental e distância geográfica na composição de espécies do gênero *Piper* (Piperaceae) em floresta de terra firme no interflúvio Madeira-Purus, Amazônia Central, /Carolina Bernardes-
Manaus : INPA/UFAM
2007

59 pp. ilustr.

Dissertação de Mestrado - Área de concentração Ecologia

1. Ecologia de comunidades 2. Floresta de terra firme 3. *Piper* 4. Diversidade beta
5. Interflúvio Madeira-Purus 6. BR-319.

Sinopse:

Estudo sobre o efeito das variáveis ambientais e das variáveis bióticas na composição de espécies de *Piper* (Piperaceae) em meso escala (1 -100 km²) próximo ao km 158 da BR- 319 e efeito da distância geográfica e da variação ambiental na diversidade beta da comunidade de *Piper* em escala regional ao longo da BR-319 no interflúvio Madeira-Purus, Amazônia Central.

Palavras-chave: Ecologia de comunidades, *Piper*, Floresta de terra firme.

Agradecimentos

À Flávia Costa, minha orientadora, pelo apoio e paciência durante a dissertação nos momentos de RT, Patn, correções etc.....

Aos que leram meu projeto de mestrado, Bruce Nelson, Carolina Castilho e Maria Tereza F. Piedade.

Aos referees da minha dissertação Bruce Nelson, Carolina Castilho, Nigel Pitman, Jens-C. Svennig e Mirkka Jones, pelos válidos comentários e correções.

Ao CNPq pela bolsa de estudos.

À Fundação de Amparo a Pesquisa do Estado do Amazonas – FAPEAM (542/2004) pelo financiamento do projeto.

À Tânia Pimentel e os funcionários de seu laboratório pelas análises de solo, pelas análises do solo.

Um agradecimento especial ao Ricardo Callejas pela assistência na identificação dos espécimens.

Ao CNPq pela bolsa de estudos.

Ao Bruce Nelson pelo auxílio com as imagens de satélite.

Ao Ribamar por fornecer a estrutura do Hotel Tupana, onde passei a maior parte dos meus dias de coleta de dados.

Ao Manel, Deusiane, Tati, Taia, Charles, Paju, Denival, Dorival, arara, paquinha e toda a comunidade do Tupana pela companhia e pelas fantásticas histórias. Estas pessoas foram importante para minha formação como pessoa e permitiram que eu tivesse uma compreensão melhor do mundo e dos meus valores referente a ele. Além disso, eles foram essências para que meu campo fosse finalizado com sucesso.

Ao Zé pelo auxílio e companhia na coleta de dados.

Ao seu Gringo pelo melhor tucumã do mundo.

À Thaise pela sua determinação, auxílio e organização no campo e pelos dados de abundância de palmeiras.

Ao Lorival pela paciência nas viagens cheias de aventuras e imprevisibilidade.

À todas as pessoas mais “liefas” da minha família por serem tão presentes na minha vida e por serem tão viajantes....

Ao Marcos por todo apoio durante o mestrado estando tão longe , tão perto....

À todos meus queridos amigos e amigas de Manaus, que fizeram meus dias de mestrado muito felizes e inesquecíveis. Em especial à Angelita, Paulinha e Vivi, por estarem sempre presentes nos momentos felizes e nos menos felizes.

Resumo:

Mecanismos envolvidos na determinação do padrão de distribuição de plantas são em grande parte mediados pelo determinismo ambiental e/ou por processos históricos e limite de dispersão. No entanto, não existe um consenso de quais destes mecanismos tem uma a maior importância relativa na estruturação de comunidades de plantas nos trópicos. Este estudo tem como objetivo determinar os efeitos da porcentagem de abertura de dossel, profundidade da liteira, componentes edáficos e abundância de palmeiras na composição de espécies de *Piper* em meso-escala e determinar a importância relativa de distância geográfica e ambiental na variação da diversidade beta da comunidade de *Piper* em escala regional no interflúvio Madeira-Purus, Amazônia Central. Em meso-escala foram implementadas 41 parcelas de 250 x 5 m onde foram coletados os dados das variáveis ambientais, abundância de palmeiras e das espécies de *Piper*. Em escala regional foram estabelecidas 9 parcelas de 500 x 5 m, em floresta de terra firme, ao longo da BR-319 no interflúvio Madeira-Purus onde foram coletados dados edáficos e espécies de *Piper*. Em meso-escala, os principais fatores relacionados com a composição de espécies de *Piper* foram profundidade da liteira, textura do solo e abundância de *Lepidocaryum tenue* e *Oenocarpus bataua*. A influência de componentes edáficos na comunidade de plantas tropicais já foi documentada, porém, o forte efeito da variação da camada de liteira ainda não havia sido demonstrado, mesmo que esta tenha um efeito no desenvolvimento de espécies. O fato da composição de espécies de *Piper* estar significativamente relacionada com a abundância de palmeiras permite o uso destas como preditores da composição de espécies de *Piper* no lugar de variáveis ambientais. Em escala regional, o total de variação explicada da diversidade beta quantitativa da comunidade de *Piper* pela regressão múltipla com os componentes ambientais e geográfico foi de 22%. Destes, 6% foram explicados pela distância geográfica pura, 8% pela distância ambiental pura e 8% pela variação mista (RM), que é a porção de variação espacial que não é isolada da ambiental. Assim, 78% da variação não pode ser explicada pelas variáveis usadas para construir o modelo de regressão múltipla. O total de variação explicada da diversidade beta qualitativa da comunidade de *Piper* pela regressão múltipla com os componentes ambientais e geográfico foi de 23%. Destes, 22% foram explicados pela distância geográfica pura e a distância ambiental pura não contribui [par a explicação da variação. Assim, 77% da variação não pode ser explicada pelas variáveis usadas para construir o modelo de regressão múltipla. Este estudo difere de estudos recentes por não atribuir quase nenhuma importância às condições ambientais na explicação da variação da diversidade beta da comunidade de *Piper* e por destacar a importância de processos históricos e limite de dispersão na manutenção da diversidade beta da comunidade de *Piper* em escala regional (> 100 m).

Abstract:

Mechanisms involved in plant distribution patterns are mainly mediated by environmental determinism and/or by historical processes and dispersal limitation. However there is not a consensus regarding which of these have a higher relative importance in structuring plant communities in the tropics. This study aims to determine the effects of canopy openness, litter depth, soil cation and texture content and palm species abundances on *Piper* species composition at the mesoscale and to determine the relative importance of geographic and environmental distances in determining the variation of beta diversity of *Piper* community at the large scale of the Madeira-Purus interfluve in the Central Amazonia. At the mesoscale we inventoried *Piper* species composition and collected data on environmental variables and palm species in 41 plots of 250 x 5 m placed in terra firme forest. At the large scale we placed nine 500 x 5 m plots along the BR-319 in Madeira-Purus interfluve. In mesoescale, *Piper* species composition was significantly related to litter depth, soil texture and abundance of *Lepidocaryum tenue* and *Oenocarpus bataua*. Influence of edaphic components on tropical plant communities has already been documented. However, the strong effect of litter variation on plant community structure was not yet demonstrated, despite its known influence on species development. Given that *Piper* species composition had a significant relationship with palm species abundances. So palms can be used instead of environmental variables as predictors of *Piper* species composition. At the larger scale geographic distance alone was significantly related to beta diversity of the *Piper* community. At the regional scale, the total variance of the beta diversity of the *Piper* community explained by multiple regression on geographic and environmental components, based on quantitative data, was 22%. From which, 6 % were explained by pure geographic distance, 8 % by pure environmental distance and 8 % by the mixed environmental-geographic component. Yet, 78 % of the variation cloud not be explained by the variables used in the multiple regression models. The total variance of the beta diversity of the *Piper* community explained by multiple regression on geographic and environmental components, based on qualitative data, was 23%. From which, 22% were explained by pure geographic distance and pure environmental distance didn't contribute to explain its variation. Yet, 77 % of the variation cloud not be explained by the variables used in the multiple regression models. This study differs from previous studies as it gives almost no importance to environmental conditions in explaining the variation in *Piper* beta diversity, highlighting the importance of historical and dispersal limitation processes in the maintenance of *Piper* community beta diversity at the regional scale (> 100 km).

Lista de Figuras:

Artigo I :

- Figura 1: Localização em uma imagem Landsat do ano 2000 das 41 parcelas de 250 x 5 m, próximas ao km 158 da rodovia BR-319 no interfúvio Madeira-Purus, Amazônia Central..... 25
- Figura 2: Relação entre os parciais da composição da comunidade de *Piper*, representada pelo eixo I do NMDS em uma dimensão e os parciais de profundidade da liteira (a) e textura do solo (eixo I do PCA) (b)..... 26
- Figura 3: Distribuição da abundância das espécies ao longo de gradientes ambientais nas 41 parcelas localizadas próximas ao km 158 da rodovia BR-319 no interfúvio Madeira-Purus, Amazônia Central. A ordenação das espécies foi baseada nos gradientes ambientais parciais, que foram obtidos do modelo de regressão múltipla com cinco variáveis ambientais – profundidade da liteira, % de abertura de dossel, latitude, soma de bases e textura do solo (PCA I) como preditores da composição da comunidade de *Piper*..... 27
- Figura 4: Relação entre os parciais da composição da comunidade de *Piper*, representada pelo eixo I do NMDS em uma dimensão e os parciais da abundância de *L. tenue* (a) e *O. bataua* (b) 28

Artigo II :

- Figura 1.* Localização em uma imagem Landsat do ano 2000 das nove parcelas de 250 x 5 m, ao longo da rodovia BR-319 no interfúvio Madeira-Purus, Amazônia Central..... 45
- Figura 2.* Distribuição do teor de areia nas nove parcelas amostradas ao longo da rodovia BR-319 no interfúvio Madeira-Purus. O tamanho dos pontos representa a concentração de Ca^{2+} das parcelas..... 46
- Figura 3.* Importância relativa da distância ambiental e geográfica na explicação da variação da diversidade beta da comunidade de *Piper*, baseado na matriz de dados quantitativos das nove parcelas ao longo da rodovia BR-319, interfúvio Madeira-Purus, Amazônia Central. RG = variação geográfica pura; RE = variação ambiental pura e RM = variação espacial-ambiental mista..... 47
- Figura 4.* Relação entre a similaridade florística baseada numa matriz de distância construída sobre os dados qualitativos de *Piper* amostrados nas nove parcelas e a distância geográfica em quilômetros (km)..... 48

SUMÁRIO

1. Introdução Geral.....	01
2. Artigo I – Efeito de variáveis ambientais e bióticas, em meso-escala, sobre a composição da comunidade de <i>Piper</i> em floresta de terra firme no interflúvio Madeira - Purus, Amazônia Central.....	04
Resumo.....	04
Introdução.....	05
Métodos.....	07
Resultados.....	11
Discussão.....	14
Referências Bibliográficas.....	18
3. Artigo II – Influência da distância geográfica e da heterogeneidade ambiental, em escala regional, sobre a diversidade beta da comunidade de <i>Piper</i> em floresta de terra firme a longo do interflúvio Madeira – Purus, Amazônia Central.....	30
Resumo.....	30
Introdução.....	31
Métodos.....	33
Resultados.....	36
Discussão.....	38
Referências Bibliográficas.....	41
4. Conclusão Geral.....	50
5. Referências Bibliográficas Geral.....	51

Introdução Geral

A compreensão de quais fatores afetam a estrutura de comunidades vem sendo um tema para longos debates em estudos ecológicos.

Uma variedade de estudos empíricos relata o papel de características ambientais, como gradientes topográficos e edáficos, na determinação da mudança na composição de espécies em florestas neotropicais, em diferentes escalas (Costa *et al.* 2005, Gentry 1988, Poulsen *et al.* 2006, Ter Steege *et al.* 2006, Vormisto *et al.* 2000). Além disso, foi reportado que além de características edáficas, outros fatores ambientais como profundidade da liteira, disponibilidade de luz e estrutura da vegetação influenciam a distribuição e a composição de espécies de plantas de sub-bosque (Denslow *et al.* 1990, Farris-Lopez *et al.* 2004, Harms *et al.* 2004, Miyamoto *et al.* 2003, Xiong *et al.* 2003). Segundo a visão clássica de organização de comunidades, presume-se que as espécies têm sucesso de recrutamento diferenciado ao longo de um gradiente de condições ambientais e isto leva aos padrões de distribuição de espécies associados a estes gradientes.

Mesmo que a importância de fatores ambientais tenha sido bem documentada, outros estudos chamam a atenção para a importância de eventos estocásticos e históricos na explicação da estruturação de comunidades (Condit *et al.* 2002, Normand *et al.* 2006, Svenning *et al.* 2006). A teoria neutra presume que as espécies têm chances de recrutamento equivalentes e que esta é independente de condições ecológicas.

No entanto, ainda não se chegou a um consenso sobre a importância relativa de fatores determinísticos ou históricos na estruturação de comunidade tropicais. Estudos desenvolvidos por Condit *et al.* (2002) e Normand *et al.* (2006) sugerem que a importância relativa destes dois mecanismos seja dependente da escala.

Uma das maneiras de se medir o efeito dos mecanismos citados acima sobre as comunidades de plantas tropicais é entendendo a origem e a manutenção da diversidade beta, que é o termo usado para a variação em composição de espécies entre amostras. Estudos recentes avaliaram a variação de diversidade beta de plantas em diferentes partes do Neotrópico. No entanto existe uma falta de estudos na Amazônia central, principalmente em relação ao conhecimento de como a diversidade beta é mantida e estruturada na região do interflúvio Madeira Purus (Carvalho, 2006).

Sugeriu-se que esta área abrange uma alta biodiversidade e endemismo. No entanto existe uma escassez de áreas protegidas e de conhecimento científico para a região (Nelson *et*

al. 1990). O primeiro aspecto é um problema em diferentes regiões da Amazônia. Este problema se agrava na região do interflúvio Purus-Madeira, devido a projetos governamentais recentes que visam a expansão desenvolvimentista da região, com a pavimentação e modernização da BR-319. Este processo ameaça a biodiversidade da região, por estimular o aumento do desmatamento ilegal, especulação de terras e outras atividades ligadas à colonização da área (Fearnside & Graça 2006, Laurance *et al.* 2001). Considerando que a diversidade beta é uma medida chave para se entender como a vegetação está estruturada, seria uma medida eficaz para apoiar projetos de alocação e desenho de áreas protegidas, de forma que a maior parte da biodiversidade fosse representada nessas novas áreas propostas.

O gênero *Piper* foi escolhido como modelo para o atual estudo. Este é um gênero pantropical da família Piperaceae, com mais de 1000 espécies, tornando-o um dos maiores gêneros das angiospermas basais (Soltis *et al.*, 1999). Este gênero é comum e amplamente distribuído ao longo de uma variedade de habitats no sub-bosque de florestas tropicais, ocorrendo principalmente na região neotropical (700 spp.) e no sul da Ásia (300 spp.) (Fleming 1985, Greig 1991, Jaramillo & Manos, 2001). O gênero é constituído principalmente por arbustos, e em menor número por ervas e lianas.

Espécies do gênero *Piper* têm grande importância ecológica, por serem consideradas fundamentais na alimentação de morcegos frugívoros do sub-bosque, e também por servirem como fonte alternativa de recurso alimentar para aves e formigas (Fleming, 1985). Além disso, as espécies pioneiras têm um papel importante na dinâmica da vegetação, por estarem envolvidas no processo de regeneração e manutenção da biodiversidade da floresta (Thies & Kalko, 2004). Membros deste gênero também são economicamente importantes em diferentes partes do mundo, sendo usados para alimentação, perfumaria, óleos, especiarias e em estudos de bioprospecção.

Estudos baseados na relação de comunidades de plantas de sub-bosque e variáveis ambientais mostraram que as comunidades de ervas, de samambaias, de melastomatáceas e do gênero *Psychotria* respondem a gradientes de fertilidade e textura do solo (Costa *et al.* 2005, Costa 2006, Kinupp & Magnusson 2005, Tuomisto & Ruokolainen 2002). Apesar de ter sido demonstrado que a composição de *Piper* responde ao gradiente edáfico em uma área com heterogeneidade topográfica (Garcia, 2005), pouco se sabe sobre o efeito de outras variáveis ambientais na composição deste gênero em meso-escala e não há informações sobre os fatores que afetam a variação da diversidade beta em escala regional. Este gênero contribui para a biodiversidade do sub-bosque de florestas tropicais e tem uma importância econômica alta. Por isso, a compreensão do efeito de variáveis ambientais sobre este gênero gera informações

cruciais para a compreensão da biodiversidade amazônica e gera informações sobre o padrão de distribuição de espécies com potencial valor econômico.

Este estudo teve como objetivo determinar os efeitos de variáveis ambientais e bióticas na distribuição das espécies de *Piper* em meso-escala, levantando duas questões: A) Como a composição da comunidade de *Piper* responde às variáveis ambientais, como, disponibilidade de luz, profundidade da liteira, soma de bases e textura do solo? B) É possível prever a composição da comunidade de *Piper* a partir da abundância de três espécies comuns de palmeiras - *Lepidocaryum tenue* Mart., *Attalea speciosa* Mart. e *Oenocarpus bataua* Mart.?

Para entendermos como a variação da diversidade beta está estruturada na região, levantamos as seguintes questões: A) As distâncias geográfica e ambiental afetam a variação na diversidade beta da comunidade de *Piper*? B) Qual é a importância relativa de cada uma na determinação da variação da diversidade beta da comunidade de *Piper* ?

– Artigo I –

Efeito de variáveis ambientais e bióticas sobre a composição da comunidade de *Piper*, em meso-escala, em floresta de terra firme no interflúvio Madeira - Purus, Amazônia Central.

Resumo:

Este estudo teve como objetivo determinar os efeitos da abertura de dossel, profundidade da liteira, soma de bases e textura do solo e abundância de espécies de palmeiras sobre a composição de espécies de *Piper* em meso-escala. A composição de espécies de *Piper*, as variáveis ambientais e as espécies de palmeiras foram amostradas em 41 parcelas de 250 x 5m implementadas em floresta de terra firme no interflúvio Madeira – Purus, Amazônia Central. A ordenação das 41 parcelas com Escalonamento Multidimensional Não-Métrico (NMDS) em uma dimensão capturou 55% da variação florística e foi utilizada como variável dependente nos modelos de regressão múltipla. O modelo com as variáveis ambientais explicou 41% da variação na composição da comunidade de *Piper*, que esteve significativamente relacionada com a profundidade da liteira e com a textura do solo, mas não com a abertura de dossel ou soma de bases. A abundância das palmeiras *Lepidocaryum tenue* e *Oenocarpus bataua* explicou 36% da variação na composição da comunidade de *Piper*. Por outro lado, a abundância da palmeira *Attalea speciosa* não esteve relacionada com mudanças na composição de *Piper*. A influência de componentes edáficos sobre comunidades de plantas tropicais já foi previamente documentada. No entanto, o forte efeito da profundidade da liteira ainda não havia sido demonstrado, embora a influência da liteira sobre o desenvolvimento das espécies seja conhecida. O fato da composição de espécies de *Piper* ter uma relação significativa com a abundância de duas espécies de palmeiras permite o uso dessas palmeiras, além de variáveis ambientais, como preditores da composição de espécies de *Piper*.

Introdução

Uma variedade de estudos empíricos propuseram o papel de características ambientais, como gradientes edáficos e topográficos, na determinação da mudança da composição de espécies em florestas neotropicais, especialmente em pequena e larga escala (Gentry 1988, Poulsen *et al.* 2006, Ter Steege *et al.* 2006, Tuomisto & Ruokolainen 2002, Tuomisto *et al.* 2003, Vormisto *et al.* 2000, dentre muitos outros). No entanto, as características e os processos envolvidos na determinação da composição de comunidades de sub-bosque em meso-escala (1- 100 km²) são menos documentados (Costa *et al.* 2005, Duque *et al.* 2002, Svenning *et al.* 2004, Jones *et al.* 2006) e reportaram na sua maioria a importância relativa de gradientes edáficos e topográficos como os fatores ambientais que afetam a composição de comunidades. Mesmo que a importância de fatores ambientais tenha sido bem documentada, alguns destes estudos também destacam a importância de eventos estocásticos e históricos. Mesmo que modelos neutros e determinismo ambiental expliquem parte da variação da composição da comunidade, uma grande parte da mesma ainda permanece inexplicada. (Duivenvoorden *et al.* 2002, Normand *et al.* 2006, Tuomisto *et al.* 2003, Vormisto *et al.* 2004).

Também foi reportado que além de características edáficas outros fatores ambientais como liteira, disponibilidade de luz e estrutura de vegetação afetam a densidade e a composição de espécies no sub-bosque (Denslow *et al.* 1990, Farris-Lopez *et al.* 2004, Harms *et al.* 2004 Miyamoto *et al.* 2003, Xiong *et al.* 2003).

A estrutura do dossel e a profundidade da liteira podem criar uma variação no ambiente luminoso no nível do chão dentro de florestas tropicais (Denslow *et al.* 1990, Harms *et al.* 2004, Montgomery & Chazdon 2001, Vázquez-Yanes *et al.* 1990). Esta variação de condições de luminosidade afeta a germinação de espécies de *Piper* de maneiras diferentes, uma vez que cada espécie responde de maneira particular à quantidade e qualidade de luz (Daws *et al.* 2002, Denslow *et al.* 1990, Vázquez-Yanes *et al.* 1990). Portanto, padrões divergentes de germinação e estabelecimento podem ser parcialmente responsáveis pelo padrão de distribuição de espécies ao longo de gradientes de disponibilidade de luz ao nível do solo. A profundidade da liteira não só influencia o habitat luminoso ao nível do solo, mas também pode atuar como uma barreira física. Plântulas e brotos podem não conseguir emergir através da camada de liteira, devido à falta de energia estocada (Facelli & Pickett 1991,

Molofsky & Augspurger 1992). Logo, variações na disponibilidade de luz e na profundidade da liteira podem criar diferentes nichos, possibilitando a coexistência de espécies de *Piper* (Denslow *et al.* 1990, Daws *et al.* 2002). Portanto, podemos esperar uma melhor explicação da variação florística se incluirmos estas variáveis ambientais como preditoras.

A estrutura da vegetação tem um efeito de filtragem que altera condições ambientais, como disponibilidade de luz e deposição de liteira, os quais podem inibir a germinação e o estabelecimento de plantas, especialmente as com sementes pequenas (Denslow *et al.* 1990, de Souza & Valio 2001, Farris-Lopez *et al.* 2004, Montgomery & Chazdon 2001, Pearson *et al.* 2002, Vázquez-Yanes *et al.* 1990). Portanto, a estrutura da vegetação pode ser um fator chave para a determinação da comunidade de plantas de sub-bosque. Foi proposto que altas densidades de palmeiras reduzem o estabelecimento de algumas espécies (Daws *et al.* 2002, Denslow *et al.* 1990, Farris-Lopez *et al.* 2004). Considerando que a área de estudo é extensamente dominada por espécies de palmeiras, esperamos que estas tenham uma forte influência nas condições ambientais e conseqüentemente na estrutura da comunidade de *Piper*.

A densidade de algumas espécies arbóreas de palmeiras é detectável em imagens ópticas de satélite (Espírito-Santo & Shimabukuro 2005), e por isso, poderia ser uma característica útil para prever a composição de comunidades de sub-bosque na escala regional e de paisagem, se a relação destes grupos for forte. A alternativa de se usar palmeiras arbóreas como preditores da composição de outros grupos de plantas, em alternativa a variáveis ambientais, é especialmente interessante para estudos de larga escala na floresta Amazônica, onde muitas localidades são logisticamente inacessíveis e o levantamento de variáveis ambientais é muitas vezes trabalhoso e custoso.

O gênero *Piper* é um gênero pantropical da família Piperaceae, sendo um dos maiores gêneros dos neotrópicos, representado por mais de 700 espécies (Jaramillo & Manos 2001). O mesmo é um elemento importante no sub-bosque de florestas tropicais e é amplamente distribuído ao longo de uma variedade de ambientes no sub-bosque de florestas tropicais (Fleming 1985, Greig 1993). Espécies de *Piper* são de grande importância ecológica, por serem consideradas fundamentais na alimentação de morcegos frugívoros do sub-bosque, e também por servirem como fonte alternativa de recurso alimentar para aves e formigas (Fleming, 1985). Membros deste gênero também são economicamente importantes em diferentes partes do mundo, sendo usados para alimentação, especiarias e em estudos de bioprospecção (da Silva *et al.* 2002, Rahman *et al.* 1999, Reddy *et al.* 2004).

Estudos que relacionaram a comunidade de plantas de sub-bosque com variáveis ambientais demonstraram que samambaias, Melastomataceae, *Psychotria* e comunidades de herbáceas respondem à textura e fertilidade do solo (Costa *et al.* 2005, Costa 2006, Kinupp & Magnusson 2005, Tuomisto & Ruokolainen 2002). No entanto, não há informação de como espécies de *Piper* respondem a estes gradientes. Este estudo tem como objetivo compreender melhor os efeitos de fatores ambientais na distribuição de espécies de *Piper* em meso-escala, levantando as seguintes questões: A) Como a composição da comunidade de *Piper* responde às variáveis ambientais abertura de dossel, soma de base e textura do solo e profundidade da liteira,? B) A composição da comunidade de *Piper* pode ser prevista pela a abundância das três espécies mais abundantes de palmeiras levantadas na área, *Lepidocaryum tenue* Mart., *Attalea speciosa* Mart. e *Oenocarpus bataua* Mart.?

Métodos

Área de estudo

O estudo foi realizado em áreas de floresta de terra firme no interflúvio Madeira-Purus, na Amazônia Central, Brasil, próximo do quilômetro 158 da BR- 319, que liga Manaus (AM) a Porto Velho (RO) (04.788° S, 06.665° W). De acordo com o RadamBrasil (1978), esta área geomorfologicamente classificada como Planalto Rebaixado da Amazônia Ocidental. Geologicamente está localizada na formação Solimões, formada por depósitos de áreas alagadas do Neogene. Rossetti *et al.* (2005), no entanto, sugerem que estes sedimentos foram depositados muito recentemente, com idade de apenas 7.000 a 27.000 anos, e que o ambiente foi sujeito a alterações frequentes e a movimento tectônico local. Estas alterações históricas modularam a biodiversidade ao longo do tempo e podem ter sido fatores muito importantes na determinação da biodiversidade atual. Os solos no interflúvio são principalmente do tipo Latossolo Vermelho Amarelo, tendo abaixo sedimentos siltoso-argilosos. O terreno é caracterizado por uma topografia plana com altitudes variando de 25 a 50 metros. As árvores mais altas têm em média 40 metros de altura e espécies de palmeiras são elementos constantes, cobrindo extensas áreas da região.

Coleta de dados

Dados biológicos

As plantas foram amostradas em 41 parcelas de 250 x 5 m (total de 5.125 ha), distantes pelo menos 500 m entre si. Estas parcelas foram estabelecidas ao longo de duas trilhas pré-existentes, uma com 5 km e a outra com 16 km de comprimento, distantes pelo menos 1 km (Figura 1). As parcelas foram montadas com o auxílio de um clinômetro, buscando seguir a curva de nível, a fim de minimizar as variações topográficas e de solo em cada parcela (Magnusson et al. 2005). Todos os indivíduos arbustivos de *Piper* maiores que 10 cm foram contados e morfotipados dentro de cada parcela. Sabe-se que muitas espécies de *Piper* desenvolvem crescimento clonal. Portanto, as plantas foram contadas como sendo um indivíduo quando não havia uma conexão visual com outra planta. Os morfotipos foram identificados por comparação com material do Herbário do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA), consulta a chaves de identificação (Yuncker 1972) e a maioria ainda está sendo identificada até espécies pelo especialista do gênero, Dr. Ricardo Callejas, da Universidade de Antioquia, Colômbia.

Abertura do dossel

Fotos hemisféricas foram tiradas em seis pontos em cada parcela, distantes 50 metros entre si, como uma medida indireta de disponibilidade de luz. As fotos foram tiradas com uma máquina digital Nikon Coolpix 4500 com uma lente hemisférica FC-E8, montada num tripé nivelado a 1 m de altura. As medidas foram restritas a períodos imediatamente antes do nascer do sol e logo antes do pôr do sol, para evitar a incidência direta dos raios solares.

As fotografias foram transformadas em branco e preto e depois analisadas quanto a porcentagem de abertura de dossel baseada na proporção de pixels brancos, que representam céu, e pixels pretos, que representam qualquer outro objeto diferente de céu. Estas análises foram feitas no software Gap Light Analyzer (Frazer et al. 1999). A porcentagem de abertura

do dossel para cada parcela foi sumarizada como a média dos valores das 6 fotos hemisféricas por parcela.

Solo

As amostras de solo foram coletadas, de 0-10 cm de profundidade abaixo da camada de liteira, a cada 50 m ao longo de cada parcela. As seis coletas por parcela foram misturadas, para compor uma única amostra por parcela. Estas foram analisadas quanto à granulometria (porcentagens de silte, argila e areia) e macro-nutrientes (K^+ , Mg^{2+} , Ca^{2+}). As análises foram feitas no Laboratório Temático de Solos da Coordenação de Pesquisas em Agronomia do INPA.

Profundidade da liteira

A medida de profundidade da liteira foi obtida pela inserção de uma haste de ferro, na camada de liteira, a partir da superfície da liteira até atingir o solo. As medidas foram feitas a cada dois metros ao longo da linha central de cada parcela, e sumarizada como a média das 126 medidas por parcela. As medidas foram feitas em um intervalo de um mês durante a estação seca, a fim de diminuir a variação sazonal de deposição de liteira.

Análises de dados

Como houve correlação entre os elementos de textura de solo (% de areia, argila e silte), aplicamos uma análise PCA sobre estes elementos para reduzi-los e para capturar o maior gradiente de textura do solo. Terminamos usando o primeiro eixo desta ordenação (referente à textura de solo), o qual capturou 61% da variação na textura do solo, como variável nos modelos de regressão múltipla.

O teste de Mantel foi usado para avaliar a auto-correlação espacial das variáveis ambientais incluídas nos modelos de regressão múltipla. Todas as matrizes de distância foram construídas com distâncias Euclidianas.

A textura do solo, representada pelo PCA I, esteve significativamente auto-correlacionada no espaço e por isso incluímos uma variável independente representando distância geográfica no modelo de regressão múltipla usado para prever a composição da

comunidade. Escolhemos latitude em graus para representar a distância geográfica, uma vez que a maior variação das distâncias entre as parcelas ocorreu ao longo desta coordenada.

O padrão florístico das 41 parcelas foi descrito usando Escalonamento Multidimensional Não-Métrico (Non Metric Multidimensional Scaling - NMDS), baseado em matrizes construídas com o índice de dissimilaridade Bray-Curtis, as quais foram calculadas sobre dados quantitativos de plantas relativizados por parcela. A relativização envolveu a transformação da abundância total de cada espécie em abundância relativa por parcela. O NMDS foi feito em 1, 2 e 3 dimensões e foi calculada a variação capturada para cada solução. Desta forma, podemos decidir qual solução seria a melhor para representar a composição da comunidade. A solução do NMDS em 1 dimensão foi utilizada para representar a composição de espécies de *Piper* nos modelos de regressão múltipla, uma vez que descreveu mais de 55% da variação na composição de espécies. A solução em duas dimensões capturou apenas mais 15% da variação, e por isso consideramos que não estaria adicionando muito mais informação sobre a composição da comunidade.

Dois modelos de regressão múltipla linear foram construídos para testar a relação de variáveis ambientais e de variáveis bióticas com a comunidade de *Piper*. O modelo ambiental incluiu o eixo I do PCA de textura de solo, a soma de bases, a profundidade da liteira, a porcentagem de abertura de dossel e latitude como variáveis independentes e a solução do NMDS em uma dimensão como variável dependente.

Construímos um modelo de regressão com as três variáveis ambientais (latitude, profundidade da liteira e PCA I do solo), que tiveram uma relação significativa com o eixo I do MDS e modelos de regressão múltipla excluindo uma destas variáveis independentes de cada vez. A comparação do R^2 do modelo total com os modelos incompletos possibilita a estimativa do poder de previsão de cada variável.

O modelo biótico foi construído usando a abundância das três espécies mais abundantes (*L. tenue.*, *A. speciosa* , *O. bataua*) levantadas na área como variáveis independentes e a solução do NMDS em uma dimensão como variável dependente. As variáveis independentes foram transformadas para atingir a linearidade quando necessário.

As ordenações por NMDS foram feitas em PCord (McCune & Mefford 1999), os testes de Mantel em RT (Manly 1997) e PCA e as regressões múltipla em Systat 8.0 (Wilkinson 1999).

Resultados

Foram amostrados nas 41 parcelas 1.960 indivíduos de 26 espécies ou morfotipos arbustivos de *Piper*. *Piper bartlingianum*, *P. baccans* e *P. cyrtopodon* foram as espécies mais abundantes e representaram 55 % da abundância total. Estas foram também as espécies mais freqüentes e foram amostradas em mais de 80 % das 41 parcelas (Tabela 1).

Tabela 1. Abundância, porcentagem da abundância total e porcentagem de ocorrência de espécies ou morfotipos arbustivos de *Piper* amostrados nas 41 parcelas.

Espécies ou morfotipos	Abundância	Porcentagem de abundância	Porcentagem de ocorrência
<i>P. bartlingianum</i> C. DC.	473	24.13	85
<i>P. baccans</i> Steyern.	339	17.30	95
<i>P. cyrtopodon</i> C.DC.	277	14.13	78
<i>P. liesneri</i> Steyern.	162	8.27	63
<i>P. curtistilum</i> C. DC.	130	6.63	80
P.sp. 26	111	5.66	66
<i>P. gurupanium</i> Yunck.	99	5.05	37
<i>P. krukoffii</i> Yunk.	74	3.78	22
<i>P. consanguineum</i> (Kunth) Steud.	61	3.11	34
P. sp.27	61	3.11	27
P. sp.11	29	1.48	20
P. sp.8	16	0.82	22
P. sp.24	15	0.77	12
P. sp. 12	15	0.77	5
P. sp.14	14	0.71	20
P. sp.10	13	0.66	17
P. sp.25	12	0.61	2
P. sp.17	10	0.51	46
P. sp.20	10	0.51	15
P.sp.23	9	0.46	2
P.sp.9	7	0.36	5
P.sp. 22	7	0.36	5
P.sp.21	5	0.26	7
P.sp. 7	4	0.20	2
P.sp.25	3	0.15	5
P.sp.15	1	0.05	2
Total	1960	100	100

A amplitude da soma de bases foi de 28.0 a 167.0 mg/kg. Informações adicionais sobre os dados usados para o cálculo de soma de bases estão no Apêndice I. Os maiores valores do eixo I do PCA estiveram associados à parcelas com valores baixos de conteúdo de silte, que foi o componente de textura de solo de maior correlação com o eixo I do PCA ($r = -0.994$). Por outro lado, a correlação deste eixo com o conteúdo de areia e argila foi de 0.35 e de 0.71 respectivamente. A porcentagem de abertura de dossel teve uma amplitude de variação pequena, enquanto que a soma de bases teve uma alta amplitude de variação (Tabela 2).

Tabela 2.: Características das variáveis ambientais das 41 parcelas de 250 x 5 m, próximas ao km 158 da BR-319 no interflúvio Madeira-Purus, Amazônia Central.

Variáveis ambientais	Média	Desvio Padrão	Amplitude
Soma de bases (mg/kg)	66.5	25.4	28.0 -167.0
Profundidade da liteira (cm)	11.8	4.0	3.2 - 19.4
Porcentagem de abertura do dossel	7.7	1.9	3.2 – 10.7
Porcentagem de silte	57.2	10.3	38.2 – 74.9
Porcentagem de areia	25.0	10.0	8.5 – 53.6
Porcentagem de argila	17.8	8.7	3.5 – 42.5

Não houve correlação significativa entre a matriz de distância geográfica e cada uma das três matrizes, soma de bases, profundidade da liteira ou abertura de dossel. Isto indica que estas variáveis ambientais não estiveram auto-correlacionadas espacialmente. A correlação entre as matrizes de distância geográfica e a matriz de distância baseada nos valores do eixo I do PCA, representando textura do solo, foi significativa, sugerindo que esta variável ambiental está auto-correlacionada no espaço. No entanto, a correlação foi pequena, com um $r < 0.1$.

Tabela 3.: Coeficiente de correlação (R) e significância do teste de Mantel entre as matrizes de distância baseada nas variáveis ambientais e na distância geográfica.

Variáveis ambientais	R	P
Soma de bases (mg/kg)	0,039	0,13
Profundidade da liteira (cm)	- 0,094	0,98
% de abertura de dossel	0,067	0,33
Textura do solo (PCA eixo I)	0,095	0,007

A ordenação das 41 parcelas por NMDS em uma dimensão explicou 55 % da variação florística e foi usada como variável dependente nos modelos de regressão múltipla para representar a composição da comunidade de *Piper*.

A regressão múltipla com as variáveis ambientais e latitude, como variáveis independentes, foi significativa e explicou 75 % do eixo I do NMDS. Como o NMDS em uma dimensão explicou 55 % da variação florística, consideramos que 41 % (55 % * 75 %) da variação na composição da comunidade de *Piper*, representada pelo eixo I do NMDS foi explicada pelas variáveis incorporadas no modelo. A composição da comunidade de *Piper* esteve significativamente associada com profundidade da liteira (b std = 0,395, p = 0,002), latitude (b std = -0,352, p = 0,019), textura do solo (b std = -0,426, p = 0,002), (Figura 2). De todas as variáveis ambientais significativas, profundidade da liteira foi a que teve maior poder de previsão sobre a composição da comunidade de *Piper*. Resultados de regressões parciais, com as variáveis significativas, mostraram que a profundidade da liteira contribuiu 18 % para explicar a composição da comunidade de *Piper*, em quanto que a textura do solo e a latitude contribuíram 14 e 15 %, respectivamente. Abertura de dossel (b std = -0,038, p = 0,786) e soma de bases (b std = -0,127, p = 0,312) não tiveram um efeito significativo sobre a composição da comunidade de *Piper*.

A distribuição da abundância relativa das espécies ao longo do gradiente de liteira demonstrou que um grande número de espécies tem sua distribuição restrita a áreas com camada de liteira rasa, enquanto que poucas espécies ocupam preferencialmente áreas com camada de liteira mais profunda (Figura 3). Entretanto, algumas espécies (*P. bartlingianum*, *P. baccans*, *P. sp. 27*) tiveram maiores abundâncias em direção a áreas com camada de liteira mais profunda. O padrão encontrado ao longo do gradiente de textura do solo foi similar ao de liteira, mesmo que havendo alterações na posição das espécies (Figura 3).

A regressão múltipla com as variáveis ambientais e latitude, como variáveis independentes, foi significativa e explicou 75 % do eixo I do NMDS. Como o NMDS em uma dimensão explicou 55 % da variação florística consideramos que 41 % (55 % * 75 %) da variação na composição da comunidade de *Piper*, representada pelo eixo I do NMDS foi explicada pelas variáveis incorporadas no modelo. O resultado do modelo de regressão múltipla, com as espécies de palmeiras como variáveis independentes, foi significativo (p < 0,000) e explicou 65 % do eixo I do NMDS composição da comunidade de *Piper*. Como o NMDS em uma dimensão explicou 55 % da variação florística, consideramos que 36 % (65 %

* 75 %) da variação na composição da comunidade de *Piper*, representada pelo eixo I do NMDS foi explicada pelas variáveis incorporadas no modelo. A composição de espécies de *Piper* esteve significativamente associada com a abundância de *L. tenue* (b std = 0,277, p = 0,045), e *O. bataua* (b std = 0,461, p = 0,002), mas não com a abundância de *A. speciosa* (b std = -0,252, p = 0,076) (Figura 4).

Discussão

A composição de espécies esteve fortemente relacionada à profundidade da liteira. A importância da liteira como preditora (18 %) foi mais forte do que a textura do solo (14 %). Estudos recentes têm destacado a importância da influência de componentes edáficos sobre a comunidade de plantas tropicais (Costa *et al.* 2005, Poulsen *et al.* 2006, Tuomisto *et al.* 2002). O forte efeito da variação de liteira sobre a estrutura da comunidade de plantas, em meso-escala, ainda não havia sido demonstrado, apesar de se saber a influência da liteira sobre a estrutura de comunidades em escala local (Facelli & Pickett 1991, Miyamoto *et al.* 2003, Vázquez-Yanes *et al.* 1990). As características da liteira podem afetar fortemente a germinação e o crescimento de espécies de plantas, por influenciar a qualidade de luz, temperatura e disponibilidade de água (Facelli & Pickett 1991, Vázquez-Yanes *et al.* 1990), assim como propriedades químicas da camada superficial do solo por alterar C, N, pH, e soma de bases (Ponge *et al.* 2002). A liteira também atuar como barreira física para sementes e plântulas, afetando a germinação e o crescimento de plantas, por impedir que sementes pequenas atinjam o solo ou inibir a emergência de plântulas e brotos (Facelli & Pickett 1991, Molofsky & Augspurger 1992). Por isso, a liteira pode ter um impacto diferente sobre cada espécie dentro de uma comunidade de plantas, por afetar a germinação e crescimento das espécies. Isto gera uma variação da ocorrência e abundância relativa das espécies em pequena escala e contribui para a coexistência das espécies.

Chauvel *et al.* (1987) demonstrou que tipos de solo na Amazônia Central estão fortemente associados com a altitude local e que existe uma variação do tipo do solo ao longo do gradiente topográfico. Conseqüentemente, pode ser difícil avaliar a importância relativa de gradientes edáficos sobre a composição distribuição de espécies de plantas sem que haja a interferência do gradiente topográfico (Clark *et al.* 1999, Costa *et al.* 2005, Harms *et al.* 2001, Tuomisto & Ruokolainen 1994). É possível que as plantas tenham diferentes tolerâncias e

exigências associadas a estes gradientes e por isso é importante compreender o efeito destes separadamente para que possamos explicar melhor a diversidade de plantas em floresta de terra firme. Este estudo demonstrou que composição de espécies de *Piper* esteve fortemente associada com o gradiente de textura do solo, que provavelmente teve baixa influência do gradiente topográfico, uma vez que a área de estudo é caracterizada por uma baixa variação topográfica (25-50 m). Fatores ambientais como disponibilidade de água e aeração podem estar associados com textura do solo e, portanto podem ser os fatores causais que estariam influenciando a ocorrência de espécies em diferentes partes do gradiente de textura do solo. Contudo, não podemos concluir quais destes fatores ambientais estão influenciando a composição de espécies de *Piper*.

Silvertown *et al.* (1999) demonstrou que nichos hidrológicamente definidos são responsáveis por estruturar a comunidade de plantas em florestas temperadas e mostrou que plantas são sensíveis à hidrologia em fina escala. A área na qual o atual estudo foi desenvolvido é caracterizada por uma forte variação em microtopográfica que resulta na ocorrência de várias pequenas poças, que ficam inundadas durante vários meses do ano. Logo, sugerimos que a textura do solo pode estar associada com gradientes de disponibilidade de água e de oxigênio e, portanto as espécies de *Piper* estariam respondendo a variações no gradiente de textura do solo por haver diferenças específicas na tolerância quanto a disponibilidade de água ou retenção de água.

O efeito significativo da textura do solo e da profundidade da liteira sobre a composição de espécies de *Piper*, e a alta porcentagem de variação explicada por estas variáveis ambientais, sugere que as espécies de *Piper* estão segregadas ao longo de vários eixos de nichos ambientais, incluindo gradientes de umidade do solo, e portanto a segregação de nichos tem um papel significativo na estrutura de comunidade.

A soma de bases não esteve significativamente associada à composição de espécies de *Piper*, ao contrário do observado em outros estudos (Poulsen *et al.* 2006, Tuomisto *et al.* 2006, Vormisto *et al.* 2002). Tendo em vista que o desenvolvimento de algumas espécies de *Piper* não tem resposta significativa à fertilidade do solo (Fredeen *et al.* 1991), esperamos que esta variável ambiental não tenha um efeito sobre as espécies de *Piper* em meso-escala e, portanto não esteja estruturando a composição desta comunidade.

Não foi possível detectar neste estudo nenhuma relação significativa entre a composição de espécies de *Piper* e a disponibilidade de luz em meso-escala, embora estudos anteriores tenham demonstrado que a disponibilidade de luz tem um papel importante na germinação e desenvolvimento de espécies de *Piper* em floresta tropical (Daws *et al.* 2002,

Denslow *et al.* 1990, Vázquez-Yanes *et al.* 1990). A amplitude de variação de luz entre as parcelas foi pequena (3-10 %), e os estudos anteriores reportaram a segregação de luz pelas espécies ao longo de uma amplitude mais ampla de disponibilidade de luz, relacionada a habitats em diferentes estágios de sucessão (Denslow *et al.* 1990, Fleming 1985, Greig 1991).

Embora estudos tenham demonstrado que existe a segregação de alguns grupos de espécies ao longo de amplitudes restritas de luz (Chazdon & Kaufman 1993, Daws *et al.* 2002, Vázquez-Yanes *et al.* 1990), é importante salientar que os mesmos foram focados em medidas de luz localizadas e voltadas para plantas individuais. É possível que espécies de *Piper*, amostradas no atual estudo, respondam de forma diferente à variações de disponibilidade de luz em escala local, no entanto, pode ser que este efeito não seja mais detectado quando a variação de luz é integrada dentro de uma área de 250 x 5 m.

Além do tamanho da parcela, existem duas outras razões que tornam difícil a detecção da influência da disponibilidade de luz na estruturação da comunidade. Primeiro, a disponibilidade de luz varia ao longo do tempo devido à variação sazonal da cobertura do dossel e da sucessão florestal. Segundo, pode ser que as condições de luz medidas neste estudo não tenham um efeito sobre a atual comunidade de espécies de *Piper*, mas pode ser que estas medidas influenciem a germinação de espécies de *Piper*, que por sua vez, irão contribuir para futuros padrões na composição da comunidade.

Plantas de dossel, como espécies de palmeiras, podem ser um componente estrutural relacionado com o desenvolvimento do sub-bosque. Palmeiras tem um efeito inibitório significativo sobre algumas espécies por influenciarem o acúmulo da liteira, a disponibilidade de luz e, portanto, a densidade e diversidade de plântulas (Farris-Lopez *et al.* 2004, Harms *et al.* 2004). Visto que espécies de palmeiras são elementos constantes na área de estudo, esperamos que estejam influenciando consideravelmente os ambientes do sub-bosque, como a camada da liteira, afetando assim a composição de espécies de *Piper*.

O grande acúmulo da liteira sob manchas de *Lepidocaryum tenue* parece criar um ambiente inadequado para o estabelecimento e crescimento de plântulas, visto que pouquíssimas plântulas podem ser observadas nestas manchas. Portanto, é sugerido que este componente da vegetação possa ter um papel importante na modelagem da estrutura de diferentes comunidades de plantas, incluindo a de *Piper*. Porém, além do efeito das espécies de palmeiras sobre a composição de espécies resultante da produção de liteira, pode ser que haja um efeito competitivo das espécies de palmeiras, por água e espaço, e que este, por sua vez, afete a composição de espécies de *Piper*.

Baseado nos resultados presentes, concluímos que a composição de espécies de *Piper* esteve fortemente afetada, em meso-escala, pela profundidade da liteira e pela textura do solo. Isto apóia o ponto de vista de que, dentro de floresta de terra firme, em meso-escala, processos determinísticos relacionados com variáveis ambientais são importantes para explicar a estruturação da comunidade de *Piper*.

Os efeitos dos componentes edáficos sobre a estruturação da comunidade de plantas já foi previamente demonstrado para diferentes grupos de plantas, apesar disso, o forte efeito da profundidade da liteira, em meso-escala, ainda não havia sido destacado. Podemos esperar que a variação na profundidade da liteira, não só influencie a comunidade de *Piper*, mas também outros grupos de plantas na mesma área de estudo, visto que, esta variável ambiental tem um efeito direto ou indireto sobre a composição da comunidade. Todavia, será preciso a avaliação da importância relativa de vários fatores ambientais ligados a profundidade da liteira e textura do solo para compreender os mecanismos envolvidos na variação da ocupação de habitat por espécies de *Piper* em floresta tropical.

Uma parte considerável da variação da estrutura da comunidade de *Piper* pode ser prevista pela abundância de duas espécies de palmeiras, e por isso estas têm um potencial como preditores do padrão da comunidade em sub-bosque, em estudos de escala regional.

Referências Bibliográficas

- CHAUVEL, A., LUCAS, Y. & BOULET, R. 1987. On the genesis of the soil mantle of the region of Manaus, Central Amazonia, Brazil. *Experientia* 43: 234-241.
- CHAZDON, R.L. & KAUFMANN, S. 1993. Plasticity of leaf anatomy of two rain forest shrubs in relation to photosynthetic light acclimation. *Functional Ecology* 7: 385-394.
- CLARK, D.B., PALMER, M.W. & CLARK, D.A. 1999. Edaphic factors and the landscape-scale distributions of tropical rain forest trees. *Ecology* 80 2662–2675.
- COSTA, F. R. C., MAGNUSSON, W. E. & LUIZAO, R. C. 2005. Mesoscale distribution patterns of Amazonian understory herbs in relation to topography, soil and watersheds. *Journal of Ecology* 93: 863-878.
- COSTA, F. R. C. 2006. Mesoscale gradients of herb richness and abundance in Central Amazonia. *Biotropica* 38: 711-717.
- DA SILVA, R. V , NAVICKIENE, H. M. D., KATO, M. J., DA BOLZANI, V., ME, C. I., YOUNG, M. C. M. & FURLAN, M. 2002. Antifungal amides from *Piper arboreum* and *Piper tuberculatum*. *Phytochemistry* 59: 521-227.
- DAWS, M. I., BURSLEM, F. R. P., CRABTREE, L. M., KIRKMAN, P., MULLINS, C. E. & DALLING, W. 2002. Differences in seed germination responses may promote coexistences of four sympatric *Piper* species. *Functional Ecology* 16: 258-267.
- DENSLOW, J. S., VITOUSEK, P. M. & SCHULTZ, J. C. 1987. Bioassays of nutrient limitation in a tropical rain forest soil. *Oecologia* 74 : 370-376.
- DENSLOW, J.S., SCHULTZ J. C., VITOUSEK P.M. & STRAIN B.R. 1990. Growth responses of tropical shrubs to tree fall gap environments. *Ecology* 71: 165-179.

- DE SOUZA, R. P. & VALIO, I. F. M. 2001. Seed size, seed germination and seedling survival of Brazilian tropical trees species differing in successional status. *Biotropica* 33: 447-457.
- DUIVENVOORDEN, J. F., SVENNING J. -C. & WRIGHT, S. J. 2002. Beta diversity in tropical forests. *Science* 295: 636-637.
- DUQUE, A., SÁNCHEZ, M., CABELIER, J. & DUIVENVOORDEN, J. F. 2002. Different floristic patterns of woody understory and canopy plants in Colombian Amazonia. *Journal of Tropical Ecology* 18 : 499-525.
- ESPÍRITO-SANTO, F. D. B AND SHIMABUKURO, Y. E. 2005. Validação do mapeamento de uma área de floresta tropical com o uso de imagens de videografia aérea e dados de levantamento de campo. *Revista Árvore* 29 (2): 227-239.
- FACELLI, J.M. & PICKETT, S.T. A.1991. Plant litter: its dynamics and effects on plant community structure. *Botanical Review* 57: 1-32.
- FARRIS- LOPEZ, K., DENSLOW J. S., MOSER B. & PASSMORE H. 2004. Influence of a common palm, *Oenocarpus mapora*, on seedling establishment in a tropical moist forest in Panama. *Journal of Tropical Ecology* 20: 429-438.
- FINE, P. V. A., MESONES, I. & COLEY, P. 2004. Herbivores promote habitat specialization by trees in Amazonian forests. *Science* 305: 663-665.
- FLEMING, H.T. 1985. Coexistence of five sympatric *Piper* (Piperaceae) species in a tropical dry forest. *Ecology* 66: 688-700.
- FRAZER, G.W., CANHAM C.D. & LERTZMAN K. P.1999.Gap Light Analyser (GLA),Version 2.0:Imaging software to extract canopy structure and gap light transmission indices from true colour fisheye photographs, user manual and program documentation. Copyright 1999: Simon Frazer University, Burnaby, British Columbia and the Institute of Ecosystem Studies, Millbrook, New York.

FREEDEN A. L., GRIFFIN, K. & FIELD, C. B. 1991. Effects of light quantity and quality and soil nutrient on nitrate reductase activity in rain forest species of the genus *Piper*. *Oecologia* 86:441-446.

GENTRY, A.H. 1988. Changes in plant community diversity and floristic composition on environmental and geographical gradients. *Annal of the Missouri Botanical Garden* 75: 1-34.

GREIG, N. 1993. Regeneration mode in neotropical *Piper*: habitat and species comparisons. *Ecology* 74: 2125-2135.

HARMS, K. E., POWERS, J. S. & MONTGOMERY, R. A. 2004. Variation in small sampling density, understory cover, and resource availability in four Neotropical forests. *Biotropica* 36: 40-51.

JARAMILLO, M. A. & MANOS, P. S. 2001. Phylogeny and patterns of floral diversity in the genus *Piper* (Piperaceae). *American Journal of Botany* 88: 706–716.

JONES, M. M., TUOMISTO T., CLARK, D. B. & OLIVAS, P. 2006. Effects of mesoscale environmental heterogeneity and dispersal limitation on floristic variation in rain forests ferns. *Journal of Ecology* 94: 181-195.

KARST, J., GILBERT, B. & LECHOWICZ, M. J. 2005. Fern community assembly : the roles of chance and the environment at local and intermediate scales. *Ecology* 86: 2473-2486.

KINUPP, V. F. & MAGNUSSON, W. E. 2005. Spatial patterns in the understory shrub genus *Psychotria* in central Amazonia: effects of distance and topography. *Journal of Tropical Ecology* 21: 363-374.

MAGNUSSON, W. E.; LIMA, A. P.; LUIZÃO, R.; LUIZÃO, F.; COSTA, F. R. C.; DE CASTILHO, C. V.; KINUPP, V. P. 2005. RAPELD: a modification of the Gentry method for biodiversity surveys in long-term ecological research sites. *Biota Neotropica* 5(2). <http://www.biotaneotropica.org.br/v5n2/pt/abstract?point-of-view+bn01005022005>

- MANLY, B.F.J. 1997. RT – a Program for Randomization Testing, Version 2.1. Centre for Applications of Statistics and Mathematics, University of Otago, Otago, New Zealand.
- MCCUNE, B., MEFFORD, M. J. 1999. PC-ORD. Multivariate analysis of ecological data. Version 4.0. MjM software, USA.
- MIYAMOTO, K., SUZUKI, E., KOHYAMA, T., SEINO, T., MIRMANTO, E. & SIMBOLON, H. 2003. Habitat differentiation among tree species with small-scale variation of humus depth and topography in a tropical heath forest of Central Kalimantan, Indonesia. *Journal of Tropical Ecology* 19: 43-54.
- MOLOFSKY, J & AUGSPURGER, C. K. 1992. The effect of leaf litter on early seedlings establishment in tropical forest. *Ecology* 73 : 68-77.
- MONTGOMERY, R. A. & CHAZDON, R. L. 2001. Forest structure, canopy architecture, and light transmittance in tropical wet forests. *Ecology* 82: 2707-2718.
- NICOTRA, A. B., CHAZDON, R. L. & IRIARTE, V. B. 1999. Spatial heterogeneity of light and woody seedlings regeneration in tropical wet forests. *Ecology* 80: 1908-1926.
- NORMAND, S., VORMISTO, J., SVENNING, J. –C., GRÁNDEZ, C. & BALSLEV, H. 2006. Geographical and environmental controls of palm beta diversity in paleo-riverine terrace forests in Amazonian Peru. *Plant Ecology* 186: 161-176.
- PEARSON, T. R. H., BURSLEM, D. F. R. P., MULLINS, C. E. & DALLING, J. W. 2002. Germination ecology of neotropical pioneers: interacting effects of environmental conditions and seed size. *Ecology* 83: 2798-2807.
- PONGE, J., CHEVALIER, R. & LOUSSOT, P. 2002. Humus index: an integrated tool for the assessment of forest floor and topsoil properties. *Soil Science Society of American Journal* 66:1996-2001.
- POULSEN, A. D., TUOMISTO, H. & BASLEV, H. 2006. Edaphic and floristic variation within a 1-ha plot of lowland Amazonian rain forest. *Biotropica* 38: 468- 478.

RADAMBRASIL, 1978. Levantamento de Recursos Naturais. Vol.17, Folha SC 20, Purus: Geologia, geomorfologia, pedologia, vegetação e uso potencial da terra. Ministério das Minas e Energia. Departamento Nacional de Produção Mineral, Rio de Janeiro.

RAHMAN, N. N. N. A., FURUTA, T., KOJIMA, S., TAKANE, K. & MOHD, M. A. 1999. Antimalarial activity of extracts of Malaysian medicinal plants. *Journal of Ethnopharmacology* 64: 249-254.

REDDY, S.V., SRINIVAS, V., PRAVEEN, B., KISHORE, K.H., RAJU B.C., MURTHY, U.S. & RAO J.M. 2004. Antibacterial constituents from the berries of *Piper nigrum*. *Phytomedicine* 11 697-700.

RICKLEFS, R. 2004. A comprehensive framework for global patterns in biodiversity. *Ecology Letters* 7: 1-15.

ROSSETTI, D. F., DE TOLEDO, P. M & GOÉS, A. M. 2005. New geological framework for Western Amazonia (Brazil) and implications for biogeography and evolution. *Quaternary Research* 63: 78-89.

SILVERTOWN, J., DODD, M. E., GOWING D. J. G. & MOUNTFORD, O. 1999. Hydrologically defined niches reveal a basis for species richness in plant communities. *Nature* 400: 61-63.

SVENNING, J. -C., KINNER, D. A., STALLARD, R. F., ENGELBRECHT, B. M. J. & WRIGHT S. J. 2004. Ecological determinism in plant community structure across a tropical forest landscape. *Ecology* 85: 2526- 2538.

SVENNING, J. C., ENGELBRECHT, B. M. J., KINNER, D. A., KURSAR, T. A., STALLARD, R. F. & WRIGHT, S. J. 2006. The roles of environment, history and local dispersal in controlling the distributions of common tree and shrub species in a tropical forest landscape, Panama. *Journal of Tropical Ecology* 22: 575-586.

TER STEEGE H., PITMAN, N. C. A, PHILLIPS O. L., CHAVE, J., SABATIER, D., DUQUE A., MOLINO J.-F., PRÉVOST, M.-F., SPICHIGER, R., CASTELLANOS, H., VON HILDEBRAND, P. AND VÁSQUEZ, R. 2006. Continental-scale patterns of canopy tree composition and function across Amazonia. *Nature* 443: 444-447.

TUOMISTO, H. & RUOKOLAINEN, K. 1994. Distribution of Pteridophyta and Melastomataceae along an edaphic gradient in an Amazonian rain forest. *Journal of Vegetation Science* 5: 25–34.

TUOMISTO, H. & RUOKOLAINEN, K. 2002. Distribution and diversity of pteridophytes and Melastomataceae along edaphic gradients in Yasuní national park, Ecuadorian Amazonia. *Biotropica* 34: 516-533.

TUOMISTO, H., RUOKOLAINEN, K., AGUILAR, M. & SARMIENTO, A. 2003. Floristic patterns along a 43-km long transect in an Amazonian rain forest. *Journal of Ecology* 91: 743–756.

TUOMISTO H. 2006. Edaphic niche differentiation among *Polybotrya* ferns in western Amazonia: implications for coexistence and speciation. *Ecography* 29:273-284.

VÁZQUEZ-YANES, C., OROZCO-SEGOVIA A., RINCÓN E., SÁNCHEZ-CORONADO M. E., HUANTE P., TOLEDO J. R. & BARRADAS V. L.1990. Light beneath litter in a tropical forest: effect on seed germination. *Ecology* 71:1952-1958.

VORMISTO, J., PHILLIPS, O.L., RUOKOLAINEN, K., TUOMISTO, H. & VÁSQUEZ, R. 2000. A comparison of fine-scale distribution patterns of four plant groups in an Amazonian rainforest. *Ecography* 23: 349-359.

VORMISTO, J. 2002. Palms as rain forest resources: how evenly are they distributed in Peruvian Amazonia? *Biodiversity and Conservation* 11: 1025-1045.

VORMISTO, J., SVENNING, J. –C., HALL, P. & HENRIK, B. 2004. Diversity and dominance in palm (Arecaceae) communities in terra firme forests in the western Amazon basin. *Journal of Ecology* 92: 577-588.

WRIGHT, S. J. 2002. Plant diversity in tropical forests: a review of mechanisms of species coexistence. *Oecologia* 130 : 1-14.

WILKINSON, L. 1990. SYSTAT: The system for statistics. Evanston, Illinois, USA. SYSTAT Inc.

XIONG, S., JOHANSSON, M. E., HUGHES, F. M .R., HAYES, H., RICHARDS, K. S. & NILSSON, C. 2003. Interactive effects of soil moisture, vegetation canopy, plant litter and seed addition on plant diversity in a wetland community. *Journal of Ecology* 91:976-986.

YUNCKER, T. 1972. The Piperaceae of Brazil. *Hoehnea* 2: 17 -366.

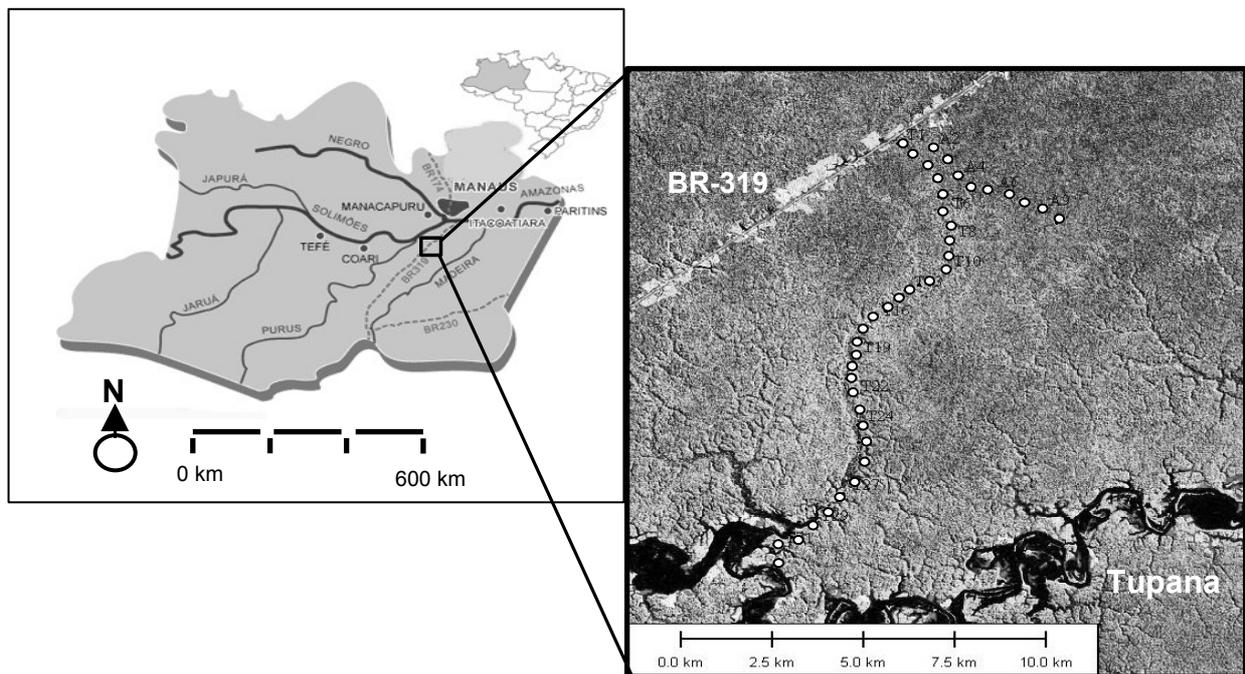


Figura 1: Localização em uma imagem Landsat do ano 2000 das 41 parcelas de 250 x 5 m, próximas ao km 158 da rodovia BR-319 no interfúvio Madeira-Purus, Amazônia Central.

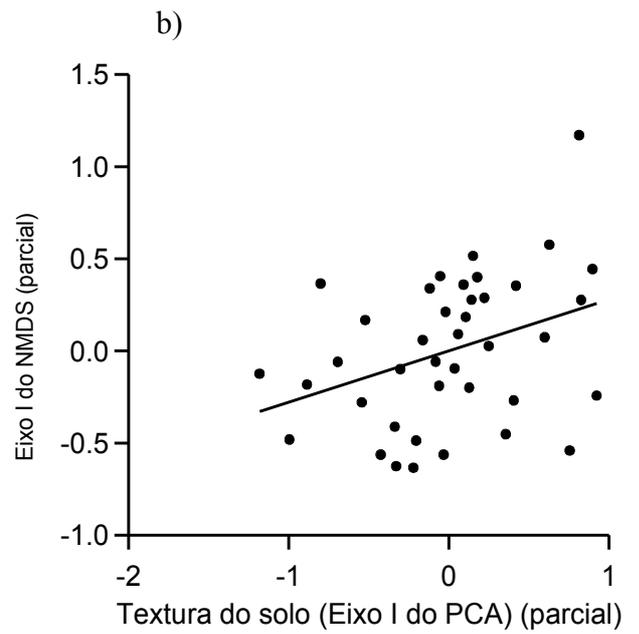
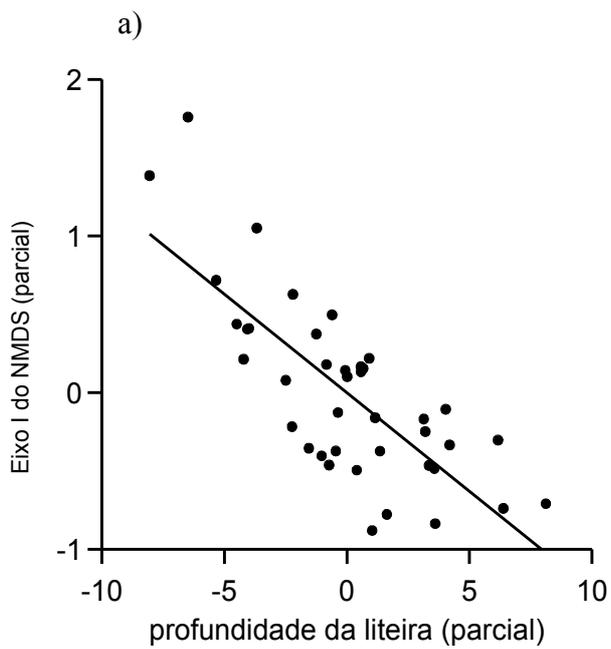


Figura 2: Relação entre os parciais da composição da comunidade de *Piper*, representada pelo eixo I do NMDS em uma dimensão e os parciais de profundidade da liteira (a) e textura do solo (eixo I do PCA) (b).

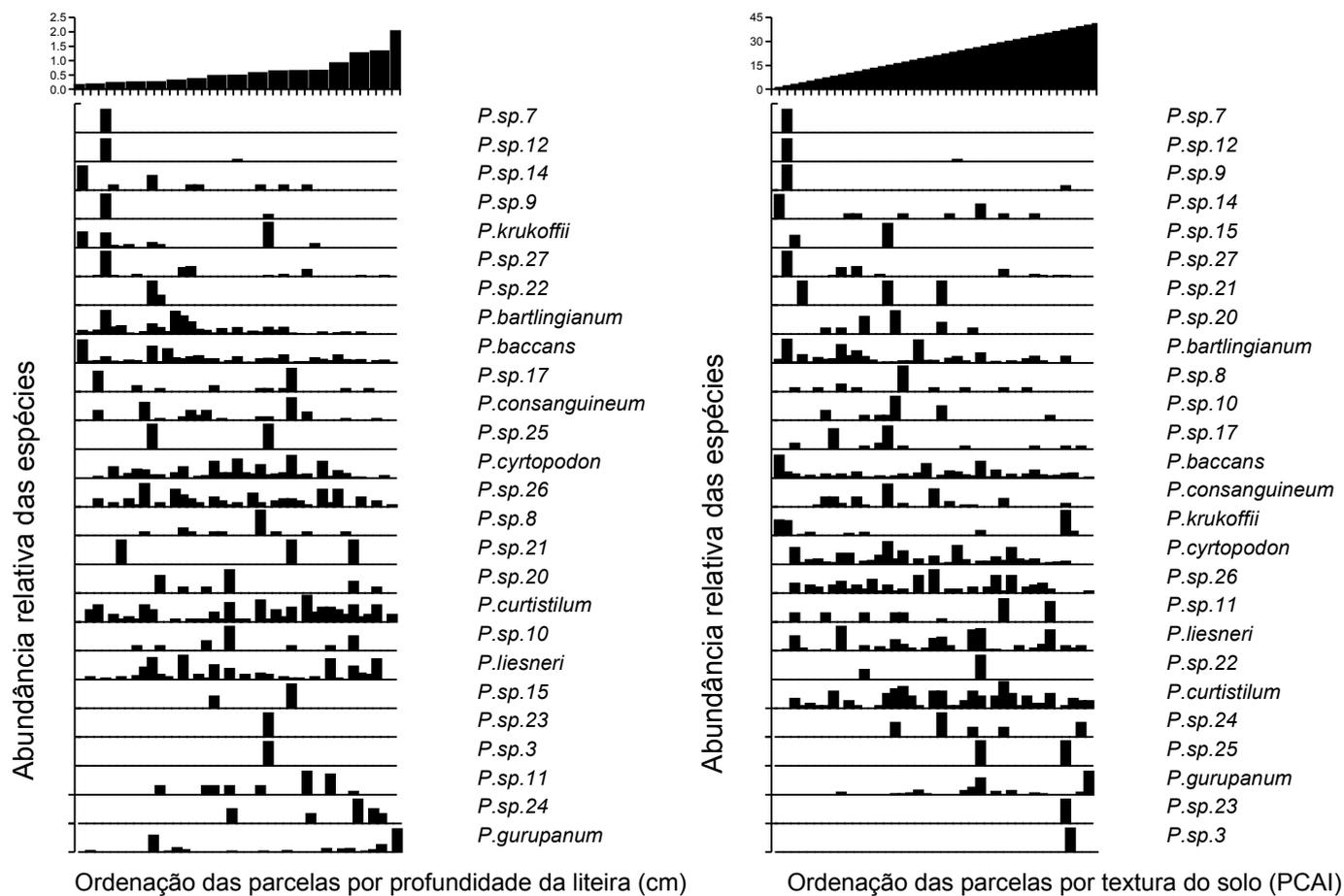


Figura 3: Distribuição da abundância das espécies ao longo de gradientes ambientais nas 41 parcelas localizadas próximas ao km 158 da rodovia BR-319 no interfúvio Madeira-Purus, Amazônia Central. A ordenação das espécies foi baseada nos gradientes ambientais parciais, que foram obtidos do modelo de regressão múltipla com cinco variáveis ambientais – profundidade da liteira, % de abertura de dossel, latitude, soma de bases e textura do solo (PCA I) como preditores da composição da comunidade de *Piper*.

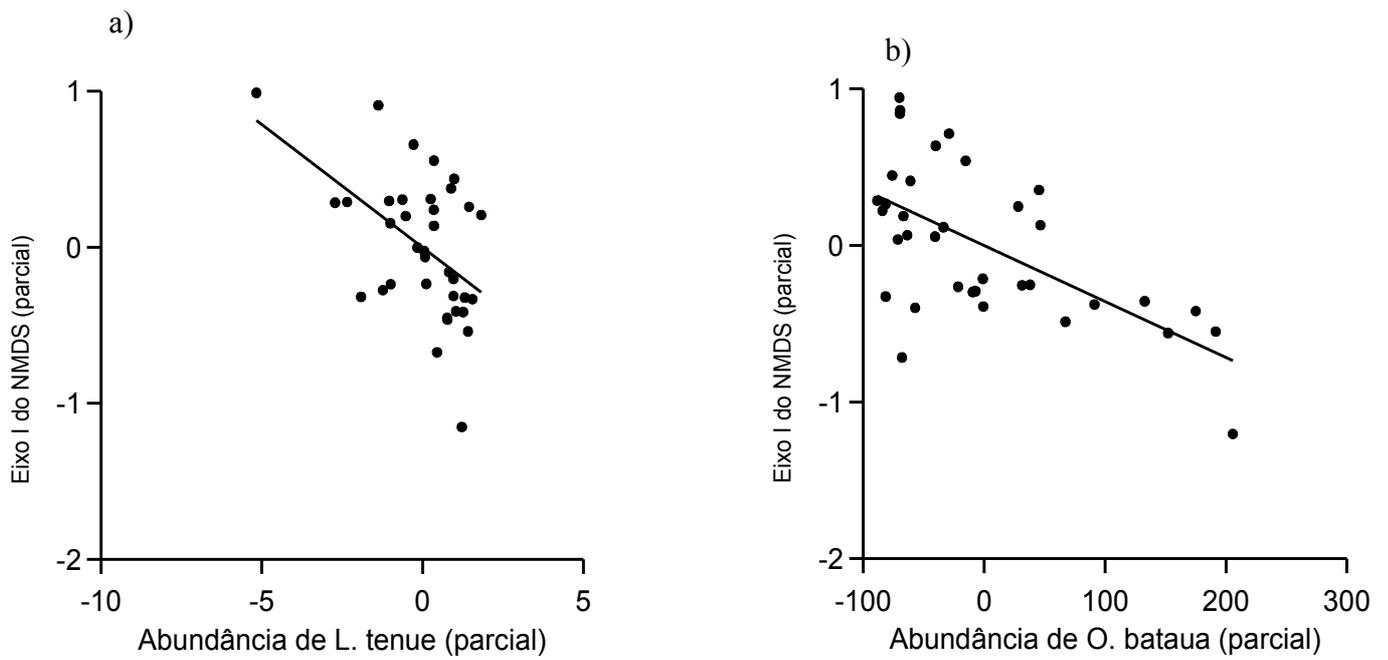


Figura 4: Relação entre os parciais da composição da comunidade de Piper, representada pelo eixo I do NMDS em uma dimensão e os parciais da abundância de L. tenue (a) e O. batua (b).

Apêndice I

Concentração de bases trocáveis (K^+ , Ca^{2+} e Mg^{2+}) analisadas para as 41 parcelas de 250 x 5 m, localizadas próximas ao km 158 da rodovia BR-319 no interfúvio Madeira-Purus, Amazônia Central.

Bases (mg/kg)	Média	DP	Amplitude
K+	39.0	17.7	6.5 – 90.0
Ca ²⁺	9.7	4.1	3.5 – 25.5
Mg ²⁺	17.8	8.6	8.5 – 51.5

– Artigo II –

Influência da distância geográfica e da heterogeneidade ambiental, em escala regional, na diversidade beta da comunidade de *Piper* em floresta de terra firme ao longo do interflúvio Madeira-Purus, Amazônia Central.

Resumo

O padrão de distribuição de plantas pode estar associado ao determinismo ambiental e/ou processos históricos e limite de dispersão. No entanto, não existe um consenso sobre qual destes componentes tem uma maior importância relativa na estruturação de comunidades de plantas em floresta tropical. Este estudo teve como objetivo a determinação da importância relativa dos componentes ambiental e geográfico na determinação da variação da diversidade beta da comunidade de *Piper* no interflúvio Madeira-Purus, Amazônia Central. Nove parcelas de 500 x 5 m espaçadas de 20 até 180 km foram estabelecidas perpendiculares à rodovia BR-319. Espécies de *Piper* foram amostradas e amostras de solo foram coletadas para análises físicas e químicas. Foram amostrados, nas nove parcelas, um total de 780 indivíduos de 24 espécies ou morfotipos de *Piper* arbustivos. A importância relativa dos componentes geográfico e ambiental (variação ambiental baseada nas características de textura e conteúdo de bases trocáveis do solo) sobre a diversidade beta da comunidade de *Piper* foi calculada a partir de regressões múltiplas de matrizes de associação. O total de variação explicada da diversidade beta quantitativa da comunidade de *Piper* pela regressão múltipla com os componentes ambientais e geográfico foi de 22 % . Destes, 6 % foram explicados pela distância geográfica pura, 8 % pela distância ambiental pura e 8 % pela variação mista (RM), que é a porção de variação espacial que não é isolada da ambiental .Assim, 78% da variação não pode ser explicada pelas variáveis usadas para construir o modelo de regressão múltipla . O total de variação explicada da diversidade beta qualitativa da comunidade de *Piper* pela regressão múltipla com os componentes ambientais e geográfico foi de 23 % .Destes, 22 % foram explicados pela distância geográfica pura e a distância ambiental pura não contribui [par a explicação da variação. Assim, 77 % da variação não pode ser explicada pelas variáveis usadas para construir o modelo de regressão múltipla . A maioria dos estudos que tiveram como objetivo explicar a variação da composição de plantas em escala regional concluíram que o componente ambiental é em grande parte responsável por esta variação. Este estudo demonstrou um resultado similar para dados quantitativos, mas não descartou a importância do componente espacial como fator de explicação da variação da diversidade beta. Por outro lado os resultados baseados em dados qualitativos atribuem uma grande importância para o componente espacial, mas nenhuma importância ao componente espacial, destacando a importância de processos históricos e de limite de dispersão na manutenção da diversidade beta da comunidade de *Piper* em escala regional (> 100 km).

Introdução

A compreensão de quais fatores afetam a estrutura de comunidades vem sendo um tema para longos debates em estudos ecológicos. O padrão de distribuição de plantas tem sido principalmente explicado por determinismo ambiental e/ou por processos históricos e limite de dispersão. Os mecanismos relacionados com o determinismo ambiental presumem que espécies têm sucesso de recrutamento diferente ao longo de condições ambientais e por isso o padrão de distribuição das espécies está associado a condições ambientais.

Por outro lado, mecanismos relacionados com processos históricos e limite de dispersão presumem que espécies têm a mesma chance de recrutamento, independente das condições ecológicas. Ambos os mecanismos são conhecidos por explicar parte da variação na composição de espécies de comunidades de plantas tropicais (Duivenvoorden et al. 2002; Svenning et al. 2004, 2006; Tuomisto et al. 2003a). Entretanto, não existe um consenso sobre qual destes tem uma maior importância relativa na estruturação de comunidades de plantas nos trópicos. Alguns autores enfatizam que o determinismo ambiental tem uma importância relativa maior (Duque et al. 2002; Jones et al. 2006; Tuomisto et al. 2003a, 2003b), enquanto outros detectaram uma maior importância relativa de limite de dispersão e processos históricos na estruturação de comunidades em florestas tropicais (Condit et al. 2002; Svenning et al. 2006; Vormisto et al. 2004). Além disso, estudos feitos por Condit et al. (2002) e Normand et al. (2006) sugeriram que a importância relativa destes dois mecanismos seja dependente da escala.

O estudo da diversidade beta pode ser uma maneira de se determinar os efeitos dos mecanismos mencionados acima sobre comunidades de plantas de florestas tropicais. Se a diversidade beta for resultado de processos históricos randômicos, e da capacidade de dispersão restrita das espécies, então esperamos que a similaridade na composição de espécies esteja autocorrelacionada no espaço e que esta flutue de maneira aleatória. De acordo com esta teoria, diferentes partes da floresta Amazônica têm diferente composição de espécies por motivos históricos e variações na capacidade de dispersão das espécies (Hubbell 2001). Por outro lado, a diversidade beta pode ser resultado de variações de nicho ecológico das espécies associados à fatores ambientais. Neste caso, a composição de espécies irá variar em resposta a variação nas condições ambientais (Clark et al. 1999; Gentry 1988; Tuomisto et al. 2003a).

Estudos recentes avaliaram a variação na diversidade beta em diferentes partes dos neotrópicos (Condit et al. 2002; Duivenvoorden et al. 2002; Jones et al. 2006; Tuomisto et al. 2003a). No entanto, existe uma escassez de estudos de estudos na Amazônia Centra (mas veja

Costa et al. 2005) e nenhum conhecimento de como a diversidade beta esta estruturada e mantida no interflúvio Madeira-Purus.

Foi sugerido que esta área tem uma alta biodiversidade e endemismo, entretanto existe uma escassez de coleta botânica para a área (Nelson et al. 1990) e poucas áreas protegidas. O ultimo aspecto é um problema em diferentes regiões da floresta Amazônica. No entanto, este problema tem maior impacto sobre a biodiversidade desta região por causa de projetos governamentais de desenvolvimento da região. Programas governamentais recentes de reconstrução e pavimentação da rodovia BR-319 podem ameaçar a biodiversidade, uma vez que estradas levam ao aumento no desflorestamento ilegal, especulação de terra, extração de madeira e outras atividades associadas com a colonização da área (Fearnside e Graça 2006; Laurence et al. 2001). Levando em consideração que a diversidade beta fornece informação chave sobre como comunidades de plantas estão estruturadas, esta é uma medida útil para ser usada como critério para o estabelecimento e desenho de áreas de preservação, de forma que a maior parte da biodiversidade esteja representada nas novas áreas protegidas.

Este estudo focaliza a diversidade beta do gênero *Piper* (Piperaceae) em um transecto de 177 km ao longo da rodovia BR-319, que cruza o interflúvio Madeira-Purus na Amazônia Central. *Piper* é um gênero comum e rico em espécies no sub-bosque de florestas tropicais (700 spp), e por isso a compreensão de sua diversidade beta contribui para explicar a diversidade de plantas na Amazônia (Jaramillo e Manos 2001). Para compreender como a diversidade beta da comunidade de *Piper* está estruturada na região, levantamos as seguintes questões: A) A distância ambiental e a geográfica afetam a diversidade beta da comunidade de *Piper* ? e B) Qual é a importância relativa da distância geográfica e da ambiental na determinação da variação da diversidade beta da comunidade de *Piper* ?

Métodos

Área de estudo

O estudo foi realizado em áreas de floresta de terra firme no interflúvio Madeira-Purus, na Amazônia Central, Brasil, próximo do quilômetro 158 da BR- 319, que liga Manaus (AM) a Porto Velho (RO) (04.788° S, 06.665° W). De acordo com o RadamBrasil (1978), esta área geomorfologicamente classificada como Planalto Rebaixado da Amazônia Ocidental. Geologicamente está localizada na formação Solimões, formada por depósitos de áreas inundadas do Neogene. Rossetti *et al.* (2005), no entanto, sugerem que estes sedimentos foram depositados muito recentemente, com idade de apenas 7.000 a 27.000 anos, e que o ambiente foi sujeito a alterações frequentes e a movimento tectônico local. Estas alterações históricas modularam a biodiversidade ao longo do tempo e podem ter sido fatores muito importantes na determinação da biodiversidade atual. Os solos no interflúvio são principalmente do tipo Latossolo Vermelho Amarelo, tendo abaixo sedimentos siltoso-argilosos. O terreno é caracterizado por uma topografia plana com altitude variando de 25 a 50 metros. As árvores mais altas têm em média 40 metros de altura e espécies de palmeiras são elementos constantes, cobrindo extensas áreas da região.

Desenho amostral

Foram instaladas nove parcelas de 500 x 5 m, distantes pelo menos 20 km entre si, totalizando 2,25 hectares amostrados. A distância entre os pares de parcelas variou de 20 até 180 km. As parcelas foram estabelecidas pelo menos a 100 metros de distância da rodovia para evitar o efeito de borda (Figura 1). As coordenadas geográficas foram tomadas no início e no fim de cada parcela com o GPS modelo Garmin GPSMap 76S.

Coleta de material biológico

Foram amostradas e morfotipadas todas as espécies arbustivas de *Piper* com altura maior que 10 cm. Uma planta foi considerada como um indivíduo quando não existia visualmente uma ligação entre grupos de caules separados. Os morfotipos foram identificados por comparação com material do Herbário do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA), consulta a chaves de identificação (Yuncker 1972) e a maioria ainda esta sendo identificada até espécies pelo especialista do gênero, Dr. Ricardo Callejas, da Universidade de Antioquia, Colômbia.

Solo

As amostras de solo foram coletadas, de 0-10 cm de profundidade abaixo da camada de liteira, em 11 pontos a cada 50 m ao longo de cada parcela. Cada amostra foi analisada quanto à granulometria (porcentagens de silte argila e areia) e bases trocáveis (K^+ , Mg^{2+} , Ca^{2+}). As análises foram feitas no Laboratório Temático de Solos da Coordenação de Pesquisas em Agronomia do INPA. Cada variável foi sumarizada como a média das 11 medidas por parcela.

Análise de dados

A importância relativa das distâncias geográfica e ambiental sobre a variação diversidade beta da comunidade de *Piper* foi determinada com o uso de regressões múltiplas entre matrizes de associação. Foram construídas duas matrizes de associação ambientais com distâncias Euclidianas, uma baseada em dados padronizados das variáveis químicas (K^+ , Mg^{2+} , Ca^{2+}) e a outra em dados físicos do solo (porcentagem de silte, areia e argila). As variáveis foram padronizados pelo valor máximo, para que todas tivessem uma amplitude de variação de 0-1. A matriz de associação usada para representar a distância geográfica foi construída com distâncias Euclidianas baseadas em dados de latitude e longitude em graus. Foram construídas duas matrizes de associação de distância florística baseadas, uma a partir de dados quantitativos e a outra a partir de dados qualitativos. A matriz baseada em dados quantitativos foi construída com o índice de dissimilaridade de Bray-Curtis e foi aplicada sobre dados padronizados. A padronização dos dados envolveu o cálculo da proporção da

abundância de cada espécie em relação a soma total de indivíduos levantados em cada parcela. A matriz baseada em dados qualitativos foi construída com o índice de dissimilaridade de Sorensen.

O teste de Mantel foi usado para avaliar a auto-correlação entre as variáveis ambientais e a distância geográfica. Os testes de Mantel e as regressões múltiplas entre matrizes de associação foram feitos em RT (Manly 1997), com a significância testada com 1000 permutações.

Aplicamos uma análise PCA sobre os elementos de textura do solo e base trocáveis para reduzi-los e para capturar o maior gradiente de textura do solo a fim de visualizar a variação do solo dentre as nove parcelas. Terminamos usando o teor de areia para ilustrar a variação em condições ambientais, uma vez que este elemento esteve mais correlacionado com o eixo I do PCA, o qual capturou 59% da variação na textura do solo.

A partição de variância foi calculada com base nos coeficientes de determinação (R^2) obtidos a partir das regressões múltiplas entre matrizes. Assim, o total de variação explicada (RT), foi baseado no R^2 da regressão múltipla que incluiu como matrizes independentes duas matrizes de distância ambiental, referentes aos componentes de textura e bases trocáveis do solo, e uma de distância geográfica e a matriz de distância florística como matriz dependente. O total de variação explicada (RT) foi dividido em três componentes de variação explicada: variação explicada pura ($RA = RT - RG$), variação geográfica pura ($RG = RT - RA$) e variação espacial-ambiental mista ($\{RM = RT - (RA + RG)\}$), que se refere a quantidade de variação compartilhada pelas distâncias ambiental e geográfica (RG e RA) foram obtidas com base em regressões que incluíram apenas a distância ambiental ou a distância geográfica.

Resultados

Foram amostrados, nas 9 parcelas, um total de 780 indivíduos de 24 espécies ou morfotipos arbustivos de *Piper*. *Piper* sp. 8, *P.curtistilum* e *P. baccans* foram as espécies mais abundantes e representaram 50 % da abundância total. Estas foram também as espécies mais freqüentes e foram amostradas em pelo menos 6 das 9 parcelas (Tabela 1).

Tabela 1. Abundância, porcentagem da abundância total e freqüência de espécies ou morfotipos arbustivos de *Piper* amostrados nas 9 parcelas.

Espécies e morfotipos	Abundância	Porcentagem de abundância total	Freqüência
P. sp.8	165	21.2	6
<i>P.curtistilum</i> C.DC.	124	15.9	9
<i>P.baccans</i> Steyern.	102	13.1	9
<i>P.bartlingianum</i> C.DC.	72	9.2	5
<i>P.gurupanium</i> Yunck.	50	6.4	6
P. sp.11	47	6.0	5
<i>P.liesneri</i> Steyern.	42	5.4	8
<i>P.cyrtopodon</i> C.DC.	31	4.0	5
<i>P.consanguineum</i> (Kunth) Steud	24	3.1	6
P. sp.20	21	2.7	4
P. sp.17	21	2.7	6
P. sp.26	20	2.6	4
P. sp.23	19	2.4	1
P. sp.14	9	1.2	2
P. sp.7	7	0.9	2
P. sp.24	6	0.8	4
P. sp.22	6	0.8	4
P. sp.21	4	0.5	4
<i>P. krukoffii</i> Yunk.	3	0.4	2
P. sp.10	3	0.4	3
P. sp.19	1	0.1	1
P. sp.27	1	0.1	1
P. sp.15	1	0.1	1
P. sp.13	1	0.1	1
Total	780	100.0	9

Características do solo

As análises de PCA produziram um primeiro eixo que determinou 59 % da variação das variáveis de solo. Os dados referentes aos elementos do solo podem ser consultados no Apêndice II. O teor de areia e Ca^{2+} foram as variáveis que mais contribuíram para a formação do primeiro eixo do PCA (Figura 2). O segundo eixo determinou 32 % da variação e esteve mais correlacionado com o teor de argila e K^+ .

Dados quantitativos

O total de variação explicada (RT) pela regressão múltipla com os componentes ambientais e geográfico foi de 22 % da diversidade beta da comunidade de *Piper*. Destes, 6 % foram explicados por distância geográfica pura (RG); 8 % pela distância ambiental pura (RA), relacionada significativamente com matriz de distância baseada na textura do solo ($p = 0,02$), e 8 % pela variação mista (RM), que é a porção de variação espacial que não é isolada da ambiental. A maior parte da variação na diversidade beta da comunidade de *Piper* (78 %) não pode ser explicada pelas variáveis usadas para construir o modelo de regressão múltipla (Figura 3).

Dados qualitativos

O total de variação explicada (RT) pela regressão múltipla com os componentes ambiental e geográfico explicou 23 % da diversidade beta, baseada em dados qualitativos da comunidade de *Piper*. A relação entre a diversidade beta qualitativa da comunidade de *Piper* e as matrizes de distância referentes a características químicas e físicas do solo não foi significativa ($RE = 0,1$; $p = 0,08$; $p = 0,7$). A distância geográfica sozinha (RG) esteve significativamente relacionada com a diversidade beta qualitativa da comunidade de *Piper* ($p = 0,04$) e explicou 22 % de sua variação. Foi possível observar um decréscimo da similaridade florística com o aumento da distância geográfica linear (Figura 4). Assim como para os dados quantitativos, a maior parte da variação (77 %) não pode ser explicada pelas variáveis utilizadas para construir as matrizes de distância usadas no modelo de regressão múltipla.

Discussão

A porção de variação da diversidade beta da comunidade de *Piper* explicada pelos componentes ambiental e geográfico diferiu em relação a dados qualitativos ou quantitativos. A variação total explicada quando a distância florística esteve baseada em dados quantitativos foi um pouco maior (26%) que a variação explicada para dados qualitativos (22 %). O índice de Bray-Curtis utilizado para criar a matriz de distância leva em consideração as diferenças quantitativas de abundâncias das espécies e, portanto, nossos resultados indicam que apenas a distribuição das abundâncias relativas das espécies de *Piper* estão parcialmente sob controle ambiental, enquanto a distribuição da ocorrência das espécies depende de processos históricos e de dispersão, ou de fatores ambientais não considerados neste estudo.

O componente ambiental explicou praticamente a mesma proporção de variância (8 %) que o componente espacial (6 %), para os dados quantitativos. Portanto, não podemos inferir que o ambiente seja um forte preditor da variação da diversidade beta da comunidade de *Piper*. A variação da matriz de similaridade florística explicada pelo componente ambiental esteve relacionada principalmente com a matriz de textura do solo, confirmando a relação existente entre este componente ambiental e a composição de espécies de *Piper* demonstrado no artigo I.

A distância geográfica esteve significativamente associada à variação da diversidade beta da comunidade de *Piper*, baseada em dados qualitativos, e foi responsável por explicar um quinto de sua variação. Este resultado está de acordo com outros estudos de diferentes grupos de plantas tropicais, que detectaram uma forte importância da distância geográfica na explicação da variação da composição de espécies em escala regional (Condit et al. 2002; Normand et al. 2006; Vormisto et al. 2004). Entretanto, nossos resultados diferem dos obtidos em estudos mais recentes, por não detectar uma grande importância do componente ambiental na explicação da variação na diversidade beta de *Piper*.

Jones et al. (2006) mostrou que a inclusão de outros dados ambientais (topografia e abertura de dossel) ajuda a explicar melhor a variação florística de comunidades de samambaias em florestas tropicais. Portanto, poderíamos esperar que a adição de variáveis ambientais no nosso modelo de regressão explicaria melhor a variação na diversidade beta da comunidade de *Piper*. Sugerimos que a profundidade da liteira poderia ser uma destas variáveis, tendo em vista que no primeiro artigo a profundidade da liteira esteve relacionada com a composição de espécies de *Piper* em meso-escala. A disponibilidade de água é outra

variável importante, uma vez que as parcelas estiveram localizadas em uma região de paleo-várzea, que tem características de um terreno plano, com baixa variação topográfica (25-50 m) e sofre forte influência da dinâmica hidrológica (lençol freático raso e alagamento) ao longo do ano.

Dalling et al. (2002) propôs a importância do limite de dispersão na determinação dos padrões de abundância e distribuição de espécies de plantas tropicais e apoia a importância da dispersão auto-correlacionada espacialmente como um importante fator estruturante da distribuição de espécies pioneiras. Muitas espécies de *Piper* tem características de pioneiras e são principalmente dispersas por morcegos, que são considerados vetores de dispersão de longa distância. Consequentemente seria esperado que espécies de *Piper* não sofressem um forte efeito do limite de dispersão. No entanto, não há um consenso do que é considerado limite de dispersão, havendo diferentes interpretações para este termo. Nathan (2000) propôs que a dispersão de longa distância varia de 250-500 m e que morcegos são vetores de dispersão de longa distância. Este ponto de vista é consistente com estudos empíricos da ecologia de morcegos frugívoros que demonstraram que sua capacidade de dispersão varia em torno de uma centena de metros (Bernard et al. 2003; Heithaus and Fleming 1978).

Considerando que as parcelas amostradas estão a pelo menos 20 km de distância entre si, é de se esperar que exista limite de dispersão do fluxo de espécies de *Piper*. Isto poderia ser um dos aspectos que influenciando a auto-correlação espacial da diversidade beta de *Piper*, que esteve refletida no decaimento monotônico da similaridade florística com o aumento da distancia geográfica.

Processos históricos têm recebido uma crescente atenção como sendo um fator importante na explicação da estrutura de comunidades (Svenning et al. 2004, 2006) e pode ser um dos processos por trás da relação encontrada entre a distância geográfica e a similaridade florística. Considerando que a área de estudo é uma paleo-várzea, geologicamente nova e que sofre uma forte influência espacialmente estruturada da dinâmica fluvial (Rossetti et al. 2005), podemos esperar que mudanças históricas, que moldaram a biodiversidade ao longo do tempo podem ter sido um fator importante na determinação da biodiversidade encontrada atualmente na área.

Estudos que buscam compreender a importância relativa do ambiente e de processos históricos podem contribuir para o desenvolvimento de políticas associadas a alocação e desenho de áreas prioritárias pra conservação, de forma que seja incluída nesta áreas grande parte da biodiversidade encontrada na região. Embora, nossos resultados tenham explicado apenas uma pequena fração da variação na diversidade beta da comunidade de *Piper*,

sugerimos que o futuro estabelecimento de áreas protegidas leve em consideração que a variação ambiental não necessariamente é o único fator responsável por manter a biodiversidade na região e que a distancia geográfica pode ser um fator mais relevante para a alocação de novas reservas. Consequentemente, as reservas deveriam ser alocadas sistematicamente ao longo da região de interesse para que a maior parte da variação na composição de espécies, relacionada a processos históricos e estocásticos, fosse contemplada.

Além disso, estudos similares com diferentes grupos vegetais estão sendo desenvolvidos na mesma área e em breve poderemos determinar se diferentes grupos de planta produzem padrões similares ao encontrado para *Piper* em relação aos componentes ambiental e geográfico e assim, poderemos dar um auxílio mais substancial quanto a compreensão de como as comunidades de plantas estão estruturadas ao longo do interflúvio Madeira-Purus.

Referências Bibliográficas

- Bernard, E. and Fenton, M. B. 2003. Bat mobility and roots in a fragmented landscape in Central Amazonia, Brazil. *Biotropica* 35: 262-277.
- Clark, D.B., Palmer, M.W. and Clark, D. A. 1999. Edaphic factors and the landscape-scale distributions of tropical rain forest trees. *Ecology* 80: 2662–2675.
- Condit, R., N. Pitman N., Leigh Jr. E. G., Chave J., Terborgh J., Foster R. B., Núñez P., Aguilar S., Valencia R., Villa G., Muller- Landau H. C., Losos E. and S. P. Hubbell. 2002. Beta-diversity in tropical forest tree. *Science* 295: 666-669.
- Costa, F. R. C., Magnusson, W. E. and Luizao, R. C. 2005. Mesoscale distribution patterns of Amazonian understory herbs in relation to topography, soil and watersheds. *J. Ecol.* 93: 863-878.
- Dalling, J. W., Muller-Landau, H. C., Wright, S. J. and Hubbell, S. P. 2002. Role of dispersal in the recruitment limitation of neotropical pioneer species. *J. Ecol.* 90: 714-727.
- Duivenvoorden, J. F., Svenning J. –C. and Wright, S. J. 2002. Beta diversity in tropical forests. *Science* 295: 636-637.
- Duque, A., Sánchez, M., Cabelier, J. and Duivenvoorden, J. F. 2002. Different floristic patterns of woody understory and canopy plants in Colombian Amazonia. *J. Trop. Ecol.* 18: 499-525.
- Espírito-Santo, F. D. B and Shimabukuro, Y. E. 2005. Validação do mapeamento de uma área de floresta tropical com o uso de imagens de videografia aérea e dados de levantamento de campo. *R. Árvore.* 29 (2): 227-239.
- Fearnside, P. M. and Graça P. M. L. A. 2006. O corte profundo na floresta: reconstrução de estrada na Amazônia conectara trechos de floresta intocada e áreas de desmatamento. *Sci Am Brasil nov:* 10-11.

Gentry, A.H.1988. Changes in plant community diversity and floristic composition on environmental and geographical gradients. *Ann. Miss. Bot. Garden* 75: 1-34.

Heithaus, E. R. and Fleming, T. H. 1978. Foraging movements of a frugivorous bat, *Carollia perspicillata* (Phyllostomatidae). *Ecol. Monogr.* 48: 127-143.

Hubbell S.P. 2001. The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography. *Monographs in Population Biology* 32. Princeton University Press, Princeton and Oxford.

Jaramillo, M.A. and Manos P.S. 2001. Phylogeny and patterns of floral diversity in the genus *Piper* (Piperaceae). *Am. J. Bot.* 88: 706–716.

Jones, M. M., Tuomisto T., Clark, D. B. and Olivas, P. 2006. Effects of mesoscale environmental heterogeneity and dispersal limitation on floristic variation in rain forests ferns. *J. Ecol.* 94: 181-195.

Laurance, W. L, Cochrane, M. A., Scott, B., Fearnside, P. M., Delamônica, P., Barber, C., D'Angelo, S. and Fernandes, T. 2001. The future of the Brazilian Amazon. *Science* 291: 438-439.

Manly, B.F.J. 1997. *RT – a Program for Randomization Testing, Version 2.1*. Centre for Applications of Statistics and Mathematics, University of Otago, Otago, New Zealand.

Nathan, R. 2006. Long distance dispersal of plants. *Science* 313: 786-788.

Nelson, B. W., Ferreira, C. A. C., da Silva, M. F. and Kwasaki, M. L. 1990. Endemism centres, refugia and botanical collection density in Brazilian Amazonia. *Nature* 345: 714-716.

Normand, S., Vormisto, J., Svenning, J. –C., Grández, C. and Balslev, H. 2006. Geographical and environmental controls of palm beta diversity in paleo-riverine terrace forests in Amazonian Peru. *Pl. Ecol.* 186: 161-176.

RADAMBRASIL, 1978. Levantamento de Recursos Naturais. Vol.17, Folha SC 20, Purus: Geologia, geomorfologia, pedologia, vegetação e uso potencial da terra. Ministério das Minas e Energia. Departamento Nacional de Produção Mineral, Rio de Janeiro.

Rossetti, D. F., de Toledo P. M and Goés A. M. 2005. New geological framework for Western Amazonia (Brazil) and implications for biogeography and evolution. *Quat. Research* 63: 78-89.

Svenning, J. -C., Kinner, D. A., Stallard, R. F., Engelbrecht, and Wright, S. J. 2004. Ecological determinism in plant community structure across a tropical forest landscape. *Ecology* 85: 2526- 2538.

Svenning, J. -C., Engelbrecht, B. M. J., Kinner, D. A., Kursar, T. A., Stallard, R. F. and Wright, S. J. 2006. The roles of environment, history and local dispersal in controlling the distributions of common tree and shrub species in a tropical forest landscape, Panama. *J. Trop. Ecol.* 22: 575-586.

Ter Steege H., Pitman, N. C. A, Phillips O. L., Chave, J., Sabatier, D., Duque A., Molino J.-F., Prévost, M.-F., Spichiger, R., Castellanos, H., von Hildebrand, P. and Vásquez, R. 2006. Continental-scale patterns of canopy tree composition and function across Amazonia. *Nature* 443: 444-447.

Tuomisto, H., Ruokolainen, K., Kalliola, R., Linna, A. Danjoy, W. and Rodriguez Z. 1995. Dissecting Amazonian biodiversity. *Science* 269: 63-66.

Tuomisto, H and Poulsen, A. D. 1996. Influence of edaphic specialization on pteridophyte distribution in neotropical rain forest. *J. Biog.* 23: 283-293.

Tuomisto H., Ruokolainen K. and 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. *J. Ecol.* 91: 743–756.

Vormisto, J., Svenning, J. -C., Hall, P. and Balslev. 2004. Diversity and dominance in palm (Arecaceae) communities in terra firme forests in the western Amazon basin. *J. Ecol.* 92: 577-588.

Yuncker, T. 1972. The Piperaceae of Brazil. *Hoehnea* 2: 17 -366.

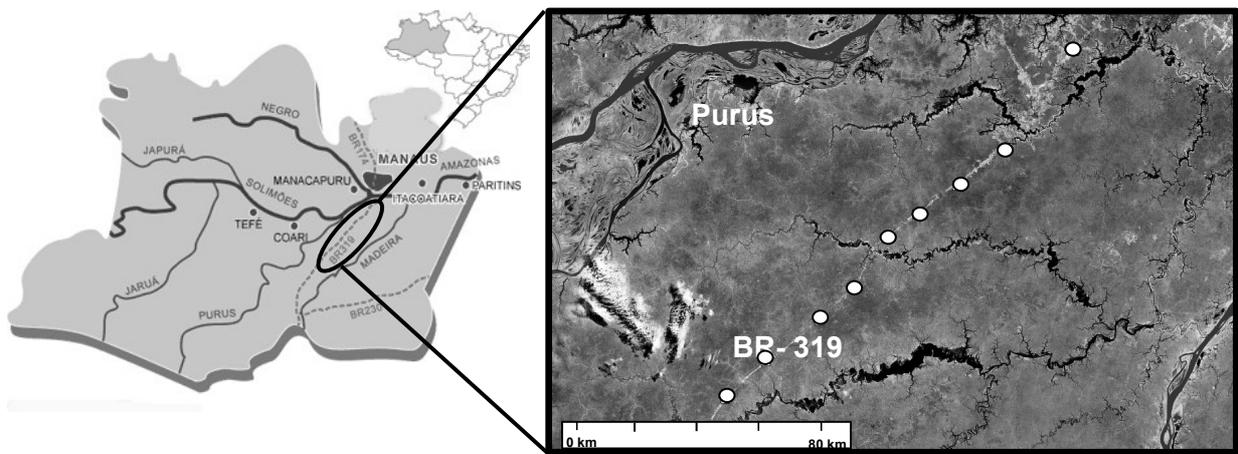


Figura 1. Localização em uma imagem Landsat do ano 2000 das nove parcelas de 250 x 5 m, ao longo da rodovia BR-319 no interfúvio Madeira-Purus, Amazônia Central.

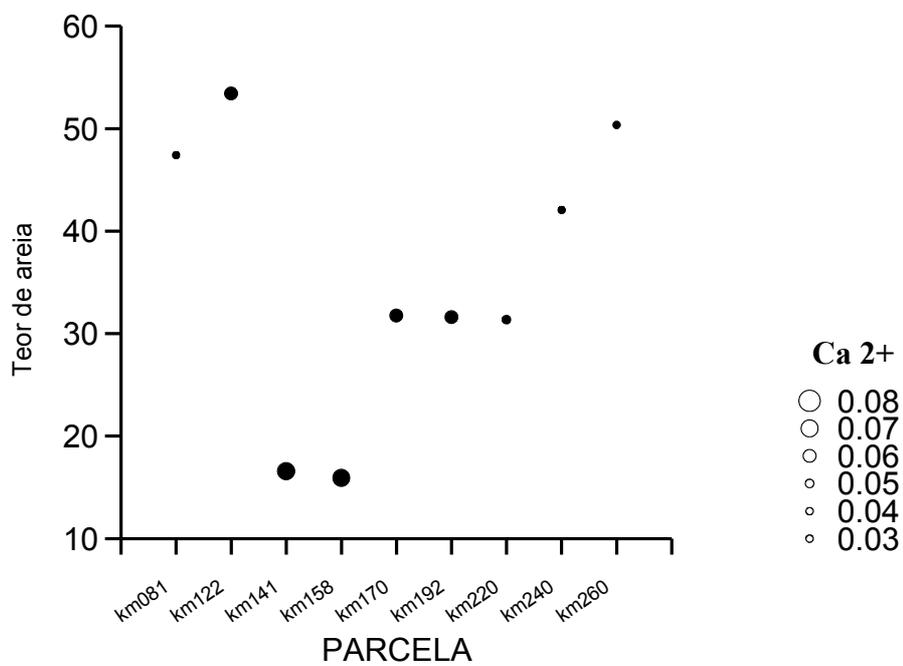


Figura 2. Distribuição do teor de areia nas nove parcelas amostradas ao longo da rodovia BR-319 no interfúvio Madeira-Purus. O tamanho dos pontos representa a concentração de Ca²⁺ das parcelas.

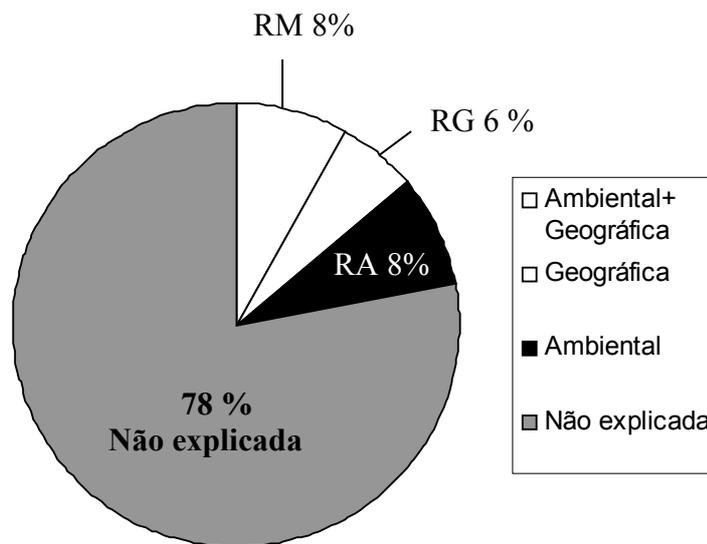


Figura 3. Importância relativa da distância ambiental e geográfica na explicação da variação da diversidade beta da comunidade de *Piper*, baseado na matriz de dados quantitativo amostrados nas nove parcelas ao longo da rodovia BR-319 no interfúvio Madeira-Purus, Amazônia Central. RG = variação geográfica pura; RE = variação ambiental pura e RM = variação espacial-ambiental mista.

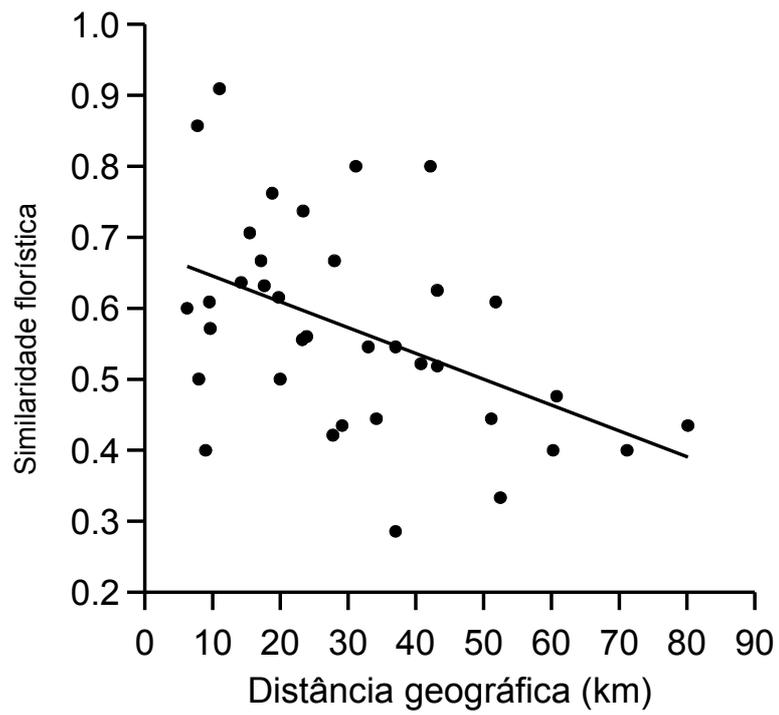


Figura 4. Relação entre a similaridade florística baseada numa matriz de distância construída sobre os dados qualitativos de *Piper* amostradas nas nove parcelas e a distância geográfica em quilômetros (km).

Apêndice II

Características das bases analisadas para as nove parcelas de 500 x 5 m, localizadas ao longo da rodovia BR-319 no interfúvio Madeira-Purus, Amazônia Central.

Componente do solo	Média	DP	Amplitude
% de silte	64.4	13.8	46.6 – 84.1
% de areia	21.7	11.7	6.4 – 40.9
% de argila	13.9	7.0	7.5 – 27.9
K+	0.150	0.032	0.1 – 0.2
Ca ²⁺	0.055	0.013	0.04 – 0.07
Mg ²⁺	0.154	0.054	0.0.8 – 0.2

Conclusão geral

Nosso estudo demonstrou um forte efeito da profundidade da liteira e da textura do solo na composição de espécies de *Piper* em meso-escala. Estudos recentes reportaram que em meso-escala, os componentes edáficos tem um forte efeito na estruturação de comunidade de vários grupos de plantas. No entanto, nesta escala, a importância da profundidade de liteira na estruturação de comunidades de plantas não havia sido reportado. Nós sugerimos que a variação da profundidade da liteira não influencia somente a comunidade de *Piper*, mas outros grupos de plantas na área de estudo. Assim, esta variável ambiental teria um efeito direto ou indireto na distribuição de espécies e na composição de comunidades.

Uma grande parte da variação na estrutura da comunidade de *Piper* pode ser prevista pela abundância de espécies mais abundantes de palmeiras, com isso, estes elementos estruturais da vegetação tem um grande potencial como preditores de padrões de distribuição de espécies de sub-bosque em grande escala.

Muito dos estudos que buscaram explicar a variação na composição de espécies de plantas em escala regional concluíram que condições ambientais são fortemente responsáveis pela variação na composição de espécies em florestas tropicais. Entretanto, nosso estudo difere destes estudos por demonstrar uma importância relativa pequena de condições ambientais na explicação da variação da diversidade beta de *Piper*. Além disso, o estudo atribuiu uma maior importância à processos históricos e limite de dispersão na manutenção da diversidade beta qualitativa da comunidade de *Piper* em escala regional (>100km), sugerindo que estes processos são importantes na estruturação da composição de espécies nesta escala.

Referências Bibliográficas Geral

- Bernard, E. and Fenton, M. B. 2003. Bat mobility and roots in a fragmented landscape in Central Amazonia, Brazil. *Biotropica* 35: 262-277.
- Carvalho, F. A. 2006. Diversidade beta no interflúvio Purus - Madeira: determinantes da estrutura das comunidades de Marantaceae, Araceae e pteridófitas ao longo da BR- 319 , Amazonas, Brasil.. Dissertação de Mestrado. Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia/Universidade Federal do Amazonas.
- Chauvel, A; Lucas, Y. & R. Boulet. 1987. On the genesis of the soil mantle of the region of Manaus, Central Amazonia, Brazil. *Experientia*, 43: 234-241.
- Chazdon, R. L. & S. Kaufmann. 1993. Plasticity of leaf anatomy of two rain forest shrubs in relation to photosynthetic light acclimation. *Functional Ecology* 7: 385-394.
- Clark, D .B., Palmer, M.W. & Clark, D. A. 1999. Edaphic factors and the landscape-scale distributions of tropical rain forest trees. *Ecology*, 80: 2662–2675.
- Condit, R., N. Pitman N., Leigh Jr. E. G., Chave J., Terborgh J., Foster R. B, Núñez P., Aguilar S., Valencia R., Villa G., Muller- Landau H. C., E. Losos & S. P. Hubbell. 2002. Beta-diversity in tropical forest tree. *Science*, 295: 666-669.
- Costa, F. R. C., Magnusson, W. E. & Luizao, R. C. 2005. Mesoscale distribution patterns of Amazonian understory herbs in relation to topography, soil and watersheds. *Journal of Ecology*, 93: 863-878.
- Costa, F. R. C. 2006. Mesoscale gradients of herb richness and abundance in Central Amazonia. *Biotropica*, 38: 711-717.
- Dalling, J. W., Muller-Landau, H. C., Wright, S. J. & Hubbell, S. P. 2002. Role of dispersal in the recruitment limitation of neotropical pioneer species. *Journal of Ecology*, 90: 714-727.

- Da Silva, R. V. , H. M.D.Navickiene , M. J.Kato , V. da S.Bolzani, C. I. Me , M. C. M.Young & M. Furlan.2002. Antifungal amides from *Piper* arboreum and *Piper* tuberculatum. *Phytochemistry*, 59: 521-227.
- Daws, M.I., D.F.P.Burslem, L.M. Crabtree, P.Kirkman, C.E. Mullins & J. W. Dalling.2002.Differences in seed germination responses may promote coexistence of four sympatric *Piper* species. *Functional Ecology*, 16: 258-267.
- Denslow, J. S., Vitousek, P. M. & Schultz, J. C. 1987. Bioassays of nutrient limitation in a tropical rain forest soil. *Oecologia* 74 : 370-376.
- Denslow, J.S., Schultz J. C., Vitousek P.M. & Strain B.R.1990. Growth responses of tropical shrubs to tree fall gap environments. *Ecology* 71: 165-179.
- Duque, A., Sánchez, M., Cabelier, J. & Duivenvoorden, J. F. 2002. Different floristic patterns of woody understory and canopy plants in Colombian Amazonia. *Journal of Tropical Ecology*, 18 : 499-525.
- Denslow, J.S., P.M. Vitousek & J.C. Schultz.1987.Bioassays of nutrient limitation in a tropical rain forest soil.*Oecologia*, 74: 370-376.
- Denslow, J.S., J.C. Schultz, P.M. Vitousek & B.R. Strain.1990. Growth responses of tropical shrubs to treefall gap environments. *Ecology*, 71: 165-179.
- De Souza, R. P. & Valio, I. F. M. 2001. Seed size, seed germination and seedling survival of Brazilian tropical trees species differing in successional status. *Biotropica*, 33: 447- 457.
- Duivenvoorden, J. F., Svenning J. –C. & Wright, S. J. 2002. Beta diversity in tropical forests. *Science*, 295: 636-637.
- Duque, A., Sánchez, M., Cabelier, J. & Duivenvoorden, J. F. 2002. Different floristic patterns of woody understory and canopy plants in Colombian Amazonia. *Journal of Tropical Ecology*, 18 : 499-525.

- Facelli, J.M. & S.T. A. Pickett. 1991. Plant litter: its dynamics and effects on plant community structure. *Botanical Review*, 57: 1-32.
- Farris- Lopez, K, Denslow J. S., Moser B. & Passmore H. 2004. Influence of a common palm, *Oenocarpus mapora*, on seedling establishment in a tropical moist forest in Panama. *Journal of Tropical Ecology*, 20: 429-438.
- Fine, P. V. A., Mesones, I. & Coley, P. 2004. Herbivores promote habitat specialization by trees in Amazonian forests. *Science*, 305: 663-665.
- Fearnside, P. M. and Graça P. M. L. A. 2006. O corte profundo na floresta: reconstrução de estrada na Amazônia conectara trechos de floresta intocada e áreas de desmatamento. *Sci Am Brasil nov*: 10-11.
- Fleming, H.T. 1985. Coexistence of five sympatric *Piper* (Piperaceae) species in a tropical dry forest. *Ecology*, 66 : 688-700.
- Frazer, G.W., C.D. Canham & K. P. Lertzman. 1999. Gap Light Analyser (GLA), Version 2.0: Imaging software to extract canopy structure and gap light transmission indices from true colour fisheye photographs, user manual and program documentation. Copyright 1999: Simon Frazer University, Burnaby, British Columbia and the Institute of Ecosystem Studies, Millbrook, New York.
- Fredeen A.L., K. Griffin & C.B Field. 1991. Effects of light quantity and quality and soil nutrient on nitrate reductase activity in rain forest species of the genus *Piper*. *Oecologia*, 86:441-446.
- Garcia , M. A. R. 2005. Distribuição e abundância de arbustos do gênero *Piper* (Piperaceae), na Reserva Florestal Adolpho Ducke-Manaus, Amazonas -Brasil. Dissertação de Mestrado. Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia/Universidade Federal do Amazonas.

- Gentry, A.H.1988. Changes in plant community diversity and floristic composition on environmental and geographical gradients. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 75: 1-34.
- Greig, N.1993. Regeneration mode in neotropical *Piper*: habitat and species comparisons. *Ecology* 74: 2125-2135.
- Harms, K. E., Powers, J. S. & Montgomery, R. A. 2004. Variation in small sampling density, understory cover, and resource availability in four Neotropical forests. *Biotropica* 36: 40-51.
- Heithaus, E. R. and Fleming, T. H. 1978. Foraging movements of a frugivorous bat, *Carollia perspicillata* (Phyllostomatidae). *Ecological Monograph* 48: 127-143.
- Hubbell S.P. 2001. The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography. *Monographs in Population Biology* 32. Princeton University Press, Princeton and Oxford.
- Jaramillo, M.A. & Manos P.S. 2001. Phylogeny and patterns of floral diversity in the genus *Piper* (Piperaceae). *American Journal of Botany*, 88: 706–716.
- Jones, M. M., Tuomisto T., Clark, D. B. & Olivas, P. 2006. Effects of mesoscale environmental heterogeneity and dispersal limitation on floristic variation in rain forest ferns. *Journal of Ecology*, 94: 181-195.
- Karst, J., Gilbert, B. & Lechowicz, M. J. 2005. Fern community assembly : the roles of chance and the environment at local and intermediate scales. *Ecology*, 86: 2473-2486.
- Kinupp, V. F. & W. E. Magnusson. 2005. Spatial patterns in the understory shrub genus *Psychotria* in central Amazonia: effects of distance and topography. *Journal of Tropical Ecology*, 21: 363-374.

- Laurance, W. L., Cochrane, M. A., Scott, B., Fearnside, P. M., Delamônica, P., Barber, C., D'Angelo, S. & Fernandes T. 2001. The future of the Brazilian Amazon. *Science*, 291: 438-439.
- Magnusson, W. E.; Lima, A. P.; Luizão, R.; Luizão, F.; Costa, F. R. C.; De Castilho, C. V.; Kinupp, V. P. 2005. RAPELD: a modification of the Gentry method for biodiversity surveys in long-term ecological research sites. *Biota Neotropica* 5(2). <http://www.biotaneotropica.org.br/v5n2/pt/abstract?point-of-view+bn01005022005>
- Manly, B.F.J. (1997) RT – a Program for Randomization Testing, Version 2.1. Centre for Applications of Statistics and Mathematics, University of Otago, Otago, New Zealand.
- McCune, B., Mefford, M. J. 1999. PC-ORD. Multivariate analysis of ecological data. MjM software, USA.
- Miyamoto, K., Suzuki, E., Kohyama, T., Seino, T., Mirmanto, E. & Simbolon, H. 2003. Habitat differentiation among tree species with small-scale variation of humus depth and topography in a tropical heath forest of Central Kalimantan, Indonesia. *Journal of Tropical Ecology* 19: 43-54.
- Molofsky, J & Augspurger, C. K. 1992. The effect of leaf litter on early seedlings establishment in tropical forest. *Ecology*, 73 : 68-77.
- Montgomery, R. A. & Chazdon, R. L. 2001. Forest structure, canopy architecture, and light transmittance in tropical wet forests. *Ecology*, 82: 2707-2718.
- Nathan, R., & Muller-Landau, C. 2000. Spatial patterns of seed dispersal, their determinants and consequences for recruitment. *Trends in ecology and evolution*, 15 : 278-285.
- Nathan, R. 2006. Long distance dispersal of plants. *Science*, 313: 786-788.
- Nelson, B. W., Ferreira, C. A. C., da Silva, M. F. & Kwasaki, M. L. 1990. Endemism centres, refugia and botanical collection density in Brazilian Amazônia. *Nature*, 345: 714-716.

- Nicotra, A. B., Chazdon, R. L. & Iriarte, V. B. 1999. Spatial heterogeneity of light and woody seedlings regeneration in tropical wet forests. *Ecology*, 80: 1908-1926.
- Normand, S., Vormisto, J., Svenning, J. -C., Grández, C. & Balslev, H. 2006. Geographical and environmental controls of palm beta diversity in paleo-riverine terrace forests in Amazonian Peru. *Plant Ecology*, 186: 161-176.
- Ozinga, W. A, Schaminée J. H. J., Bekker, R. M., Bonn, S., Poschlod, P., Tackenberg, O., Bakker, J. & van Groenendael, J. M. 2005. Predictability of plant species composition from environmental conditions is constrained by dispersal limitation. *Oikos*, 108: 555-561.
- Pearson, T. R. H., D. F. R. P. Burslem, C. E. Mullins, & J. W. Dalling. 2002. Germination ecology of neotropical pioneers: interacting effects of environmental conditions and seed size. *Ecology*, 83(10): 2798-2807.
- Ponge, J., Chevalier, R. & Loussot, P. 2002. Humus index: an integrated tool for the assessment of forest floor and topsoil properties. *Soil Science Society of American Journal*, 66:1996-2001.
- Poulsen, A. D., Tuomisto, H. & Balslev, H. 2006. Edaphic and floristic variation within a 1-ha plot of lowland Amazonian rain forest. *Biotropica*, 38: 468- 478.
- RADAM-BRASIL, 1978. Levantamento de Recursos Naturais. Vols.17, Folha SC 20, Purus: Geologia, geomorfologia, pedologia, vegetação e uso potencial da terra. Ministério das Minas e Energia. Departamento Nacional de Produção Mineral, Rio de Janeiro.
- Rahman, N. N. N. A., T. Furuta, S. Kojima, K. Takane & M. A. Mohd. 1999. Antimalarial activity of extracts of Malaysian medicinal plants. *Journal of Ethnopharmacology*, 64: 249-254.
- Reddy, S.V., V.Srinivas, B.Praveen, K.H. Kishore, B.C. Raju, U.S. Murthy & J.M. Rao. 2004. Antibacterial constituents from the berries of *Piper nigrum*. *Phytomedicine*, 11 697-700.

- Rossetti, D. F., de Toledo P. M & Goés A. M. 2005. New geological framework for Western Amazonia (Brazil) and implications for biogeography and evolution. *Quaternary Research*, 63: 78-89.
- Silvertown, J., Dodd, M. E., Gowing, D. J. G. & Mountford, O. 1999. Hydrologically defined niches reveal a basis for species richness in plant communities. *Nature*, 400: 61-63.
- Svenning, J.-C., Kinner, D. A., Stallard, R. F., Engelbrecht, & Wright, S. J. 2004. Ecological determinism in plant community structure across a tropical forest landscape. *Ecology*, 85: 2526- 2538.
- Svenning, J.-C., Engelbrecht, B. M. J., Kinner, D. A., Kursar, T. A., Stallard, R. F. & Wright, S. J. 2006. The roles of environment, history and local dispersal in controlling the distributions of common tree and shrub species in a tropical forest landscape, Panama. *Journal of Tropical Ecology*, 22: 575-586.
- Ter Steege H., Pitman, N. C. A, Phillips O. L., Chave, J., Sabatier, D., Duque A., Molino J.-F., Prévost, M.-F., Spichiger, R., Castellanos, H., von Hildebrand, P. and Vásquez, R. 2006. Continental-scale patterns of canopy tree composition and function across Amazonia. *Nature* 443: 444-447.
- Tuomisto, H. & Ruokolainen, K. 1994. Distribution of Pteridophyta and Melastomataceae along an edaphic gradient in an Amazonian rain forest. *Journal of Vegetation Science*, 5: 25 –34.
- Tuomisto, H., Ruokolainen, K., Kalliola, R., Linna, A. Danjoy, W. and Rodriguez Z. 1995. Dissecting Amazonian biodiversity. *Science* 269: 63-66.
- Tuomisto, H and Poulsen, A. D. 1996. Influence of edaphic specialization on pteridophyte distribution in neotropical rain forest. *Journal of Biogeography* 23: 283-293.
- Tuomisto, H. & Ruokolainen, K. 2002. Distribution and diversity of pteridophytes and Melastomataceae along edaphic gradients in Yasuni National Park, Ecuadorian Amazonia. *Biotropica*, 34: 516-533.

- Tuomisto H., Ruokolainen K. & 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.
- Tuomisto H. 2006. Edaphic niche differentiation among *Polybotrya* ferns in western Amazonia: implications for coexistence and speciation. *Ecography* 29:273-284.
- Vázquez-Yanes, C., A. Orozco-Segovia, E. Rincón, M. E. Sánchez-Coronado, P. Huante, J. R. Toledo & V. L. Barradas. 1990. Light beneath litter in a tropical forest: effect on seed germination. *Ecology*, 71:1952-1958.
- Vormisto, J., Phillips, O.L., Ruokolainen, K., Tuomisto, H. & Vásquez, R. 2000. A comparison of fine-scale distribution patterns of four plant groups in an Amazonian rainforest. *Ecography* 23: 349-359.
- Vormisto, J. 2002. Palms as rain forest resources: how evenly are they distributed in Peruvian Amazonia? *Biodiversity and Conservation* 11: 1025-1045.
- Vormisto, J. Svenning, J. –C., Hall, P. & Balslev. 2004. Diversity and dominance in palm (*Areaceae*) communities in terra firme forests in the western Amazon basin. *Journal of Ecology*, 92: 577-588.
- Wilkinson, L. 1990. SYSTAT: The system for statistics. Evanston, Illinois, USA. SYSTAT Inc.
- Wright, S. J. 2002. Plant diversity in tropical forests: a review of mechanisms of species coexistence. *Oecologia*, 130 : 1-14.
- Xiong, S. Johansson, M. E., Hughes, F. M .R., Hayes, H., Richards, K. S. & Nilsson, C. 2003. Interactive effects of soil moisture, vegetation canopy, plant litter and seed addition on plant diversity in a wetland community. *Journal of Ecology*, 91:976-98.

Yuncker, T. 1972. The Piperaceae of Brazil. *Hoehnea*, (2): 17 -366.