



Universidade Federal do Amazonas



Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia

PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIOLOGIA TROPICAL E RECURSOS
NATURAIS

**DIVERSIDADE BETA DA COMUNIDADE DE
PTERIDÓFITAS DE FLORESTAS DE TERRA FIRME NA
AMAZÔNIA CENTRAL**

GABRIELA DE P. S. ZUQUIM

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

MANAUS, AMAZONAS

2006

Universidade Federal do Amazonas

Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia

PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIOLOGIA TROPICAL E RECURSOS
NATURAIS

**DIVERSIDADE BETA DA COMUNIDADE DE
PTERIDÓFITAS DE FLORESTAS DE TERRA
FIRME NA AMAZÔNIA CENTRAL**

GABRIELA DE P. S. ZUQUIM

Orientadora: Flávia Regina Capellotto Costa

Co-Orientador: Jefferson Prado

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

MANAUS, AMAZONAS

2006

FICHA CATALOGRÁFICA:

Zuquim, Gabriela

**Diversidade Beta da Comunidade de Pteridófitas de Florestas
de Terra-Firme da Amazônia Central / Gabriela Zuquim**

11 x 52 f. *enc* 2006

Dissertação (mestrado) – INPA/UFAM, Manaus, 2006.

1. Estrutura de Comunidades 2. Diversidade Beta 3.

Pteridófitas

Floresta de Terra Firme 5. Amazônia Central I. Título

XXX XX. ed. XXX.XXXX

SINOPSE: Para entender como a comunidade de pteridófitas está distribuída ao longo dos gradientes ambientais e geográficos, foram instaladas 38 parcelas de 0,0625 ha totalizando 2,375 ha amostrados. Foram encontradas 60 espécies, sendo 24 epífitas, 5 hemiepífitas e 34 terrestres. A composição de espécies na parcela é determinada pelo teor de argila e pela entrada de luz no subosque. Os resultados apresentados indicam que a comunidade é estruturada por nichos e contrapõem-se à visão de que comunidades são estruturadas por limitações de dispersão.

Palavras-Chave: Heterogeneidade ambiental, Limitação de dispersão, Pteridófitas, Amazônia Central.

Keywords: Environmental heterogeneity, Dispersal limitation, Pteridophytes, Central Amazon

Para Bia, Mario, Zezão, Dani, Mari, Antônio e Saci.

“O ouvido serve pra não ver”

Antônio de Paula Souza Masetti

AGRADECIMENTOS

À minha orientadora, Flávia Costa pela orientação 24 horas por dia, 365 dias por ano, no dia de aniversário, no domingo de carnaval e assim vai.

Ao meu co-orientador, Jefferson Prado cujo prefixo (co) foi meramente burocrático. Pela ajuda nas identificações e pelo conhecimento em Botânica.

À Coordenação de Pesquisas em Ecologia pela infra-estrutura.

Aos financiadores deste projeto a Fundação O Boticário de Proteção à Natureza (FBPN), ao Projeto Dinâmica Biológica de Fragmentos Florestais (PDBFF) e ao Projetos Ecológicos de Longa Duração (PELD) pela incentivo e confiança

À CAPES pela bolsa de estudo de quase 400 dólares.

Ao Bill Magnusson, por sua didática surpreendente. Por paradigmas quebrados e pelas portas que se abrem.

Ao Saci, por me fazer chorar nas horas de chorar, me fazer rir muito, me fazer feliz sempre, sempre. Por crescer comigo. Por sermos dois sendo um e, principalmente, por ser profundo e verdadeiro em seus sentimentos. E por todo o resto também.

Ao meu irmão, Trupico, fera da mata, por dividir casa, tristeza, café, violão, churrasco e histórias de campo... Pelas aulas de ecologia, de educação animal e de relacionamentos.

Ao Serginho, Bogão, por dividir casa, carinho e amizade e por me ensinar que paciência é um dom inquestionável. Ao Oda Beleléu de Santo Silva pelas viagens imortais.

Ao Guga por não respeitar as fronteiras da amizade, nem do amor e nem da distância.

À Luisinha e à Maria, por fazerem chover só porque a gente quer tomar chuva.

Ao Mateus Paciência, pelo empurrão, pelo bom gosto musical, pelas reboladas no Rio Cuieiras e pelas parcerias futuras.

As minhas queridas amigas da BIO, fisicamente distantes, só fisicamente mesmo, Cata, Noni, Dani, Kika, trilhando caminhos não tão diferentes.

Ao Paguá e ao Txai, pelo carinho, paz e risadas. Ao Maguila, ao Kim, Cazuza e Ditinha, bicharada que amo.

A todos que moraram horas, dias, meses ou anos em casa e dividiram muito mais do que um canto pra viver ou contas a pagar.

A Manaus por me acolher e me fazer conhecer pessoas incríveis e idealistas.

A algumas dessas pessoas incríveis: Marininha, Angelita, Karl, Dadão, Gonçalo, Anselmo, Carol Castilho, Carolzinha, Ana, Manô, Helder, Santi, Ocírio, Whaldener, cada uma por um motivo especial.

Ao Juruna, Osmaílido, Junior, Seu Totó, Seu Cardoso e Zé Adailton pelos ensinamentos no mato. Pelos banhos de chuva, de suor e de ygarapé pelas florestas da ZF-3.

À Maria Luziene pelas análises de solo que eu nunca teria terminado sozinha.

Á Luziene, Daniel Munari, Débora, Thaise, Rodrigo Fadini e Manô pela força no mato.

A toda a mais que eficiente equipe do PDBFF e do PDBSS, especialmente à Rosely, Ary e à Kaká. Parabéns a todos vocês, trabalhar no Projeto é muito bom!

Aos moleques do laboratório de comunidades, pelos cafés com conversas, quando a cabeça quer descanso (e cafeína).

A minha mamãe, que me apóia incondicionalmente e confia nas minhas escolhas, mesmo preferindo que eu estivesse mais perto e mais carinhosa. Ao meu irmãozinho Antônio, por um dia crescer e entender que eu queria estar mais perto. Ao meu pai por mostrar que pode ser mais fácil. À minha mana, Mari, por ser a maior companheira pra vida toda. Só que isso é só um pedacinho do que tenho a agradecer a eles.

À toda a minha família, que é grande, Vó Bisa, Vó Mila, Vô João, Vó Vera e todos tios, tias, primos e primas

Ao meu eterno professor de biologia Maurício Mogilnik e à todos os professores do Brasil

À USP, ao IB, ao CA, à AAABIO, ao INTERBIO e todas as siglas que fazem uma universidade viva.

À Amazônia e ao Rio Negro

Ao meu sistema imune.

Resumo

Planejar a conservação na Amazônia é um grande desafio. A heterogeneidade de habitats é grande mesmo em escalas pequenas. Para planejar a conservação, é necessário entender como a variação nas comunidades biológicas está relacionada com a variação ambiental e geográfica. Neste estudo, usando pteridófitas (samambaias e plantas afins) com modelo, foram investigadas as diferenças na composição da comunidade entre as parcelas em relação à algumas características ambientais locais e à distância entre as parcelas. Foram amostradas 38 parcelas de 0,0625 ha distribuídas em 150 km² de floresta nativa da Amazônia Central. Os resultados mostram que o teor de argila é o principal fator que determina substituição gradual de espécies ao nesta escala e que a abertura do dossel influencia a composição de maneira sutil. A abertura do dossel está negativamente relacionada à riqueza, provavelmente porque muitas espécies de pteridófitas são susceptíveis a pequenas variações na entrada de luz no subosque. A distância florística entre as parcelas não esteve relacionada à distância geográfica entre elas, sugerindo que samambaias não são limitadas pela dispersão nessa escala. A heterogeneidade da comunidade de pteridófitas pode estar sendo mal representada em reservas pequenas, pois a Amazônia é um complexo mosaico de habitats e organismos.

Abstract

Conservation planning in Amazon is a big challenge. The heterogeneity of habitats is high even in small scales. The understanding of the relationships of biological communities and environmental and geographic variation is needed for conservation planning. The differences of the composition of pteridophytes (ferns and fern allies) between plots due to some local environmental characteristics and geographic distance between plots were evaluated. Thirty eight plots of 0,0625 ha in 150 km² of undisturbed forest in Central Amazon were sampled. The results show that clay content is the main gradient determining species turnover. Canopy openness is negatively related with richness, probably because many species of pteridophytes are susceptible to small increases of light penetration in the understory. The floristic distance between plots was not related to geographical distance, suggesting that ferns are not dispersal limited at this scale. The heterogeneity of pteridophyte communities maybe misrepresented in small reserves because the Amazon is a complex mosaic of habitats and organisms.

SUMÁRIO

Introdução Geral	01
Capítulo 1 <i>Diversidade Beta de Pteridófitas Efeitos Ambientais e Espaciais</i>	03
I. Introdução	04
II. Métodos	08
Área de estudo	08
Delineamento Amostral	10
Inventário de Pteridófitas	11
Estimativas dos dados abióticos	12
Análises Estatísticas na Escala das Parcelas	14
Análises Estatísticas Em Escala Fina	16
III. Resultados	17
1. Diversidade da área de Estudo	17
2. Distância Espacial e Ambiente	19
3. Composição Florística	20
4. Riqueza e Abundância	29
5. <i>Selaginella pedata</i>	31
6. Composição Florística em Fina Escala	32
IV. Discussão	34
V. Conclusões	39
Capítulo 2. <i>Redução de Esforço X Retenção de Informação – Teste da Largura da Parcela</i>	40
I. Introdução	41
II. Métodos	42
Delineamento Amostral	42
Análises estatísticas	43
III. Resultados	43
IV. Discussão e Conclusões	46
Referências Bibliográficas	48

INTRODUÇÃO GERAL

Parte das florestas de terra firme sobre solos argilosos da Amazônia central são consideradas homogêneas nos grandes mapas de cobertura vegetal, porém, existem variações na composição das comunidades biológicas ao longo dos gradientes ambientais desta região. As unidades de conservação na Amazônia central não podem ser pensadas como áreas isoladas e de igual valor para conservação, e sim como um mosaico representativo da diversidade deste bioma. Mesmo em áreas fisionomicamente semelhantes e, portanto, consideradas relativamente homogêneas, as variações ambientais e limitações na dispersão destas plantas podem gerar padrões de distribuição das espécies em manchas, ocorrendo uma substituição gradual na composição em áreas próximas geograficamente (Tuomisto 2003a, b).

Os estudos sobre Diversidade beta (diversidade entre locais) têm sugerido que o ambiente pode ser mais determinante do que efeitos espaciais que surgem em consequência de dispersão, especialmente para pteridófitas (Tuomisto *et al.* 2003a, Karst *et al.* 2005, Jones *et al.* 2006). Isto contrasta com a Teoria Neutra de Hubbell (2001) que atribui a estruturação de comunidades aos efeitos estocásticos associados à dispersão. Apenas em escala muito ampla (até 1.400km de distância entre os pontos de amostragem) Tuomisto *et al.* 2003a demonstraram que para pteridófitas há suporte parcial à Teoria Neutra no oeste da Amazônia. Segundo os autores, tanto o ambiente como as plantas estão estruturadas espacialmente. Isto traz incertezas sobre a escala espacial em que os efeitos do ambiente e da dispersão são relevantes à distribuição de espécies e composição de comunidades. Estes dois efeitos podem ser independentes ou sinérgicos.

Pteridófitas têm sido muito utilizadas em estudos dos fatores determinam a distribuição de espécies. Trata-se de um grupo de plantas relativamente fácil de ser inventariado, por possuir muitos representantes herbáceos, fácil de ser coletado, além existirem bons taxonomistas em todo mundo. Barrington (1993) constatou que patógenos e herbívoros exercem pouca influência na distribuição e abundância de samambaias, mas há necessidade de estudos mais aprofundados *in situ*, pois a interação entre plantas e herbívoros pode variar de acordo com o tipo de ambiente (Fine *et al.* 2004). Outra vantagem é a de que as formas de reprodução por esporos ou propagação vegetativa são mais simples se compararmos às formas de reprodução da maioria das plantas com sementes. De modo geral, a dispersão não está associada aos padrões de deslocamento de animais e não há polinizadores.

Karst *et al.* (2005) mencionou a possibilidade de haver um balanço entre fatores estocásticos e determinísticos dependendo da escala espacial, mas afirmou que a forte importância de características do ambiente (ex. solo, inclinação do terreno, altitude, abertura

do dossel) na determinação da comunidade de pteridófitas ocorre em qualquer escala. Portanto, a capacidade dos estudos em captar os possíveis efeitos de dispersão está diretamente associada à escala do estudo, devido à autocorrelação espacial do ambiente (ex. 10 km²; Jones *et al.* 2006). Trabalhos como o de Duivenvoorden *et al.* (2002), Tuomisto *et al.* (2003) e Jones *et al.* (2005) que tentam particionar os efeitos de diferenças no ambiente e distância geográfica em plantas com técnicas de partição de variância, concluíram que entre 25% e 60% da variação não pode ser explicada por processos espaciais e nem por variáveis ambientais frequentemente medidas (características físicas e químicas do solo, altitude, inclinação do terreno, abertura de dossel). Esta porção não explicada da variação na comunidade pode estar associada a eventos estocásticos de distúrbios ou dispersão, interação com outras plantas herbáceas ou múltiplos fatores ambientais limitantes (Jones *et al.* 2006).

O debate em torno dos fatores determinantes da distribuição de espécies continua sendo um campo fértil e é o enfoque do capítulo 1 deste trabalho. O volume de dados que está sendo gerado utilizando pteridófitas como grupo focal tem permitido análises em múltiplas escalas e em diversos tipos de ecossistemas. Apesar disso, há grande variação nos métodos e o esforço amostral empregados por cada autor, o que restringe as comparações entre os estudos. Os efeitos de redução na largura da parcela são discutidos no capítulo 2.

A compreensão de como as espécies estão distribuídas espacialmente é a base para o desenvolvimento de teorias em ecologia de comunidades, como a Teoria Neutra de Hubbell (2001) e da auto-similaridade de Harte *et al.* (1999). Em florestas mega-diversas dos neotrópicos, essas teorias ajudam no entendimento da distribuição das espécies e da diversidade em escalas relevantes para a conservação (Condit *et al.* 2002).

A complementaridade entre as reservas é de extrema importância para o êxito dos objetivos conservacionistas (Margules *et al.* 2002), e a determinação desta depende de estudos sobre a diversidade e os efeitos do ambiente e da dispersão na determinação da distribuição espacial dos organismos em escala regional.

O objetivo geral desta dissertação foi determinar os padrões de distribuição das espécies de pteridófitas (samambaias e plantas afins) e suas relações com o ambiente e com a composição regional, em três reservas distantes menos de 10 km entre si em florestas de terra firme da Amazônia Central, bem como avaliar a adequação da amostragem utilizada para responder às questões propostas.

CAPÍTULO 1.

Diversidade beta de Pteridófitas – Efeitos ambientais e espaciais.

I. INTRODUÇÃO

A heterogeneidade ambiental e limitações na dispersão causam distribuições de espécies não homogêneas em grandes escalas. Mesmo em áreas fisionalmente semelhantes pode ocorrer uma substituição gradual de espécies na comunidade (Tuomisto *et al.* 2003a). Portanto, locais geograficamente próximos e aparentemente homogêneos, podem apresentar variações na distribuição de espécies de pteridófitas em função de limites de dispersão ou de variações ambientais sutis.

Pteridófitas são plantas vasculares comuns no sub-bosque da floresta amazônica, possuindo capacidade fotossintética em baixas quantidades de incidência luminosa e alta capacidade de resistência a doenças em ambientes com alta umidade relativa do ar (Page 2002). A maioria das espécies possui algum nível de especialização edáfica (Tuomisto & Poulsen 1996). O ciclo reprodutivo apresenta alternância de gerações e dependência da água e envolve intensa produção de esporos que são dispersos pelo vento (Tryon 1989). Dependendo do grupo, um único indivíduo produz entre 100 mil e 30 milhões de esporos (Kramer 1995 *apud* Ponce 2002). O termo *pteridophyta* é utilizado genericamente para plantas vasculares que não produzem flores nem sementes, porém, trata-se de um agrupamento artificial e parafilético. Pryer *et al.* (2001) consideraram a existência de dois grupos monofiléticos. O primeiro grupo inclui as Lycophyta (Selaginellaceae, Isoetaceae e Lycopodiaceae). O segundo inclui as Psilotophyta (Psilotaceae), as Equisetophyta (Equisetaceae, cavalinhas) e as Monilophyta (demais samambaias). Este último grande grupo é estreitamente relacionado às plantas vasculares com sementes, mas as relações filogenéticas continuam sob investigação.

Os processos que influenciam a distribuição das espécies vegetais variam desde escalas biogeográficas até microambientais. Na **escala local**, a maioria das teorias em ecologia considera que espécies podem coexistir devido aos *trade-offs* entre estratégias de dispersão, estabelecimento e sobrevivência (Kneitel & Chase 2004), o que propicia alta diversidade alfa em florestas tropicais (Leigh Jr. *et al.* 2004). Os *trade-offs* também podem determinar que espécies raras em certos tipos de ambiente sejam comuns em outros locais. Murray & Lepschi (2004) demonstraram que 91% das espécies raras no sudeste da Austrália são abundantes em algum outro local da amplitude geográfica de distribuição.

Na **escala regional**, a diversidade é determinada pela heterogeneidade de habitats e por um balanço entre as taxas de extinção e especiação+imigração. Diferentes espécies se originam em diferentes locais, e se propagam por uma distância limitada. A abundância varia de acordo com o seu sucesso em determinadas condições do ambiente. A estratégia reprodutiva é uma das possíveis causas de variações na amplitude de distribuição de uma espécie. Kessler (2002) tentou correlacionar a presença ou ausência de clorofila nos esporos (esporos clorofilados possuem menor longevidade, portanto menor amplitude de dispersão) à importância da reprodução vegetativa para cada espécie, mas não obteve nenhuma relação estatisticamente significativa. O autor apontou que há uma tendência das espécies de amplitude baixa serem localmente mais frequentes do que as espécies de ampla distribuição no centro da Bolívia, na base dos Andes. Entretanto, para as árvores, Pitman *et al.* (2002) mostraram que as espécies de maior amplitude são localmente mais frequentes, talvez por serem mais generalistas.

Porém, há uma relação entre as escalas locais e regionais. Quanto maior a diversidade local, maior a regional e vice-versa (Ricklefs 2004). A relação entre distância geográfica e variações no ambiente também depende da escala de estudo.

Dois maneiras extremas de interpretar os fatores que estruturam comunidades têm sido recorrentes na literatura. A **escola neutralista** enfatiza a importância do acaso e da chance de colonização dos indivíduos (Hubbell & Foster 1986), e, portanto, comunidades seriam **estruturadas por dispersão**. A **escola determinista** considera que a heterogeneidade ambiental é a principal causa para a substituição gradual de espécies em escala regional logo, comunidades seriam **estruturadas por nichos** (Jones *et al.* 2006).

A idéia de que as comunidades sejam estruturadas pela dispersão está baseada principalmente na Teoria Neutra de Hubbell (2001), em que a composição local da comunidade não é dependente das propriedades ecológicas do sítio, mas da composição da metacomunidade do entorno e da taxa de migração desta. A Teoria Neutra de Hubbell (2001) considera que todos os indivíduos têm potencialmente a mesma capacidade de colonizar um determinado local, portanto, a abundância das espécies depende do acaso e da chance. Hubbell (2001) abandona a idéia de que comunidades são estruturadas de acordo com características individuais, que tornam um indivíduo superior competitivamente em um determinado ambiente.

A previsão deste modelo é a de que a dissimilaridade florística aumenta com o aumento na distância espacial entre os sítios, independente das diferenças ambientais entre eles. Porém, a dissimilaridade pode aumentar com distância tanto por limitações de

dispersão como pela maior probabilidade de que locais mais distantes tenham condições ambientais diferentes (Jones *et al* 2006), portanto é necessário que as condições do ambiente sejam estatisticamente bem controladas (Ricklefs 2004).

Condit *et al.* (2002), por exemplo, demonstraram que a dissimilaridade na composição de espécies de árvores aumenta à medida que a distância aumenta, mas foram fortemente criticados por Ruokolainen & Tuomisto (2002) por negligenciar as diferenças ambientais entre as parcelas. Ainda assim, em estudo feito com pteridófitas e melastomataceas da Amazônia oriental, Tuomisto *et al.* (2003a) mostraram que, mesmo isolando-se estatisticamente os efeitos da diferença ambiental entre as parcelas, há uma parte da variação na composição da comunidade que está exclusivamente correlacionada com a distância geográfica. Esse resultado suporta parcialmente o modelo de estruturação das comunidades por dispersão e diferenças de composição relacionadas a eventos históricos. A substituição gradual de espécies ao longo do espaço, em ambientes similares, reflete a importância de limitações na dispersão, amplitude de distribuição das espécies, taxas de imigração e de extinção local, entre outros, na composição da comunidade.

Poucas evidências têm sido encontradas favorecendo o modelo neutro. Uma importante crítica à Teoria Neutra é a evidência de espécies atualmente comuns na América que dispersaram da África para os neotrópicos a apenas 25 milhões de anos (ex. *Symphonia globulifera*). De acordo com a teoria neutra, não haveria tempo suficiente para que tais espécies fossem abundantes em locais recém colonizados, portanto, deve ter havido a exploração de uma oportunidade de nicho (uso de recursos abundantes, resistência a herbívoros e patógenos etc) que propiciou o rápido estabelecimento e dispersão local da espécie. A contribuição de fatores históricos na estruturação de comunidades de plantas ainda permanece obscura, especialmente por ser difícil avaliar efeitos ocorridos no passado e por ser dependente da escala de interesse (Leigh *et al* 2004).

Por outro lado, características que geram heterogeneidade ambiental trazem conseqüências para a composição da comunidade de plantas nas florestas tropicais. De maneira geral, quanto maior o gradiente ambiental, maior o poder explanatório das variáveis ambientais. Dentre os fatores ambientais, os mais comumente relacionados à distribuição de plantas tropicais em diversas escalas são a topografia, textura, drenagem e fertilidade do solo (ex. Tuomisto & Ruokolainen, 1994, Svenning, 1999, Vormisto, 2004). Estudos em pequenas escalas espaciais (1 ha) foram capazes de descrever forte

relação entre a distribuição de espécies vegetais e solo (Young & Léon, 1989; Poulsen & Baslev, 1991). Em macroescala, Tuomisto *et al* (1995) e Ruokulainen e Tuomisto (1998), demonstraram que os padrões de similaridade florísticas de sete sítios em uma área de 200 x 300 km podem ser agrupados em três grandes grupos que correspondem a habitats de areia branca, solo argiloso e terraços. Os fatores edáficos podem também caracterizar fisionomias, como é o caso das formações florestais e arbustivas sobre areia da bacia do Rio Negro (Veríssimo *et al.* 2001).

Em linhas gerais, a relação entre qualidade de solo e diversidade é positiva, quanto mais fértil, maior a diversidade (Clark, 2002). Para alguns autores, os solos mais pobres da Amazônia, constituídos por areia branca, apresentam menor diversidade de plantas (Duivenvoorden 1996 – árvores, Tuomisto e Poulsen 1996 e Costa 2006 - pteridófitas), porém essa relação não é constante e depende do intervalo do gradiente edáfico (Tuomisto *et al.* 2003c).

Apesar de diversos estudos terem afirmado que pteridófitas são especialistas edáficas (Ranal, 1995; Tuomisto e Poulsen 1996; Tuomisto *et al.* 2003b), o papel da qualidade do solo na determinação da distribuição das espécies nem sempre é tão evidente, pois existem fatores que encobrem essa relação. Em áreas adjacentes a riachos, em que há forte influência da umidade, o efeito da fertilidade do solo pode ser encoberto pelo efeito da umidade, que é um importante fator para o desenvolvimento de pteridófitas (Page 2002).

A incidência luminosa no interior da floresta também pode ser um fator limitante para as plantas de subosque. Apesar de ambientes mais iluminados fornecerem mais energia para fotossíntese, pteridófitas são sensíveis ao ressecamento e dependem de umidade para reprodução (Tryon, 1989). Variações na abertura do dossel determinam diferenças locais na quantidade de energia luminosa. Áreas mais abertas geralmente estão associadas a alterações humanas, clareiras naturais e cursos de água. Algumas espécies de pteridófitas da Amazônia Central colonizam com grande sucesso áreas onde a abertura do dossel é grande e há maior incidência de luz, como é o caso de *Pteridium aquilinum*, *Gleichnella pectinata* e *Sticherus remotus* (Prado 2005a, b). Porém, pouco se sabe sobre a influência relativa da luz na comunidade de pteridófitas, principalmente na restrita amplitude de variação do subosque das florestas de Terra-Firme da Amazônia.

Neste estudo, eu avalio as seguintes questões: 1) Quais os fatores que determinam padrões de distribuição das espécies da comunidade de pteridófitas de três áreas de floresta de terra firme, 2) quais são os efeitos relativos das variáveis ambientais (teor de

argila no solo, inclinação, abertura do dossel) e da distância geográfica sobre a composição, riqueza e abundância da comunidade de pteridófitas, e 3) se a dissimilaridade da comunidade de pteridófitas entre locais de estudo aumenta à medida que se aumenta a distância entre as unidades amostrais.

II. MÉTODOS

Área de estudo

O estudo foi feito em florestas de terra-firme da Amazônia Central com dossel de 35 m de altura e emergentes ocasionais de até 55 m, e sub-bosque dominado por palmeiras (Pires & Prance, 1985). A pluviosidade média anual na região é de 2200 mm e a temperatura média anual é de 26,7°C (RADAMBRASIL, 1978). Os dados foram coletados nas Reservas do Km 41 (1501), Cabo Frio (3402) e Gavião (1401), pertencentes ao Projeto Dinâmica Biológica de Fragmentos Florestais. A escala do estudo corresponde a, aproximadamente, 150 km² de floresta tropical úmida a 80 km ao norte de Manaus. Cada uma das três reservas possui cerca de 10 km² e o acesso é feito através da vicinal ZF-3 da BR-174. Os solos dominantes da Amazônia central são os latossolos arenosos a argilosos, derivados de depósitos aluviais do terciário fortemente lixiviados (Laurence, 2001). Nas áreas do Projeto Dinâmica Biológica de Fragmentos Florestais (PDBFF), os solos são tipicamente ácidos, com elevada concentração de alumínio e pobre em fósforo, Cobre e Potássio (Chauvel *et al.* 1987). A biomassa acima do solo de árvores na região aumenta ao longo de um gradiente de aumento no teor de argila, Nitrogênio, Carbono orgânico e no total de bases trocáveis. A diminuição da biomassa está associada ao aumento no teor de areia e na concentração de alumínio (Laurence, 2001).

Apesar de estarem geograficamente próximas (Fig. 1), as reservas apresentam algumas características particulares. A reserva do Gavião está localizada em uma área de menor altitude (Fig. 2) e possui solo em média, mais arenoso (Fig. 3).

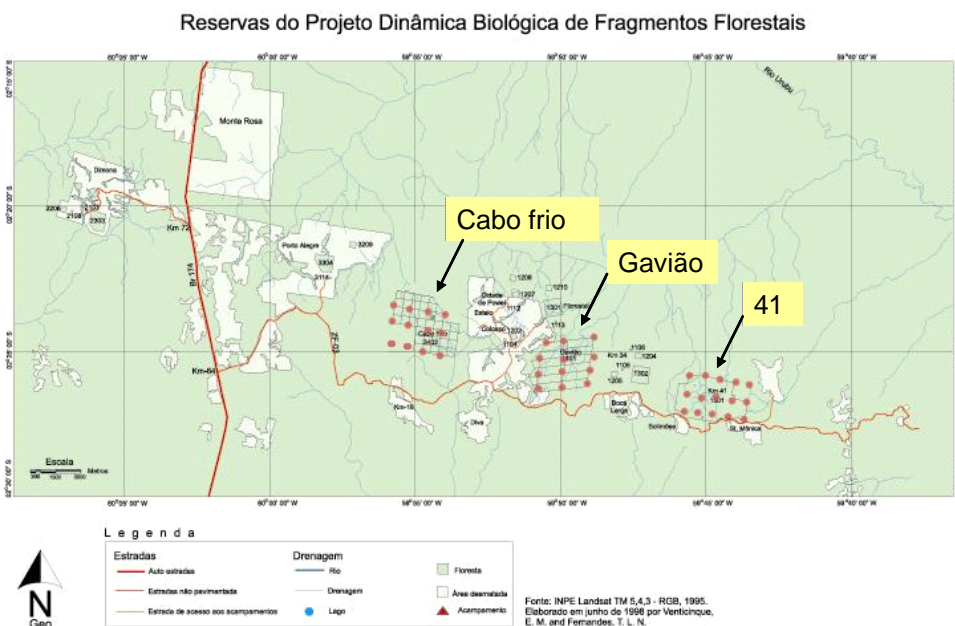


Figura 1: Imagem Landsat (1995) com a Localização das 38 parcelas instaladas nas Reservas do Km 41, Cabo Frio e Gavião no PDBFF, Manaus, Brasil. Modificado de E. M. Venticinque e T. L. N. Fernandes. Fonte: www.inpa.gov.br/pdbff

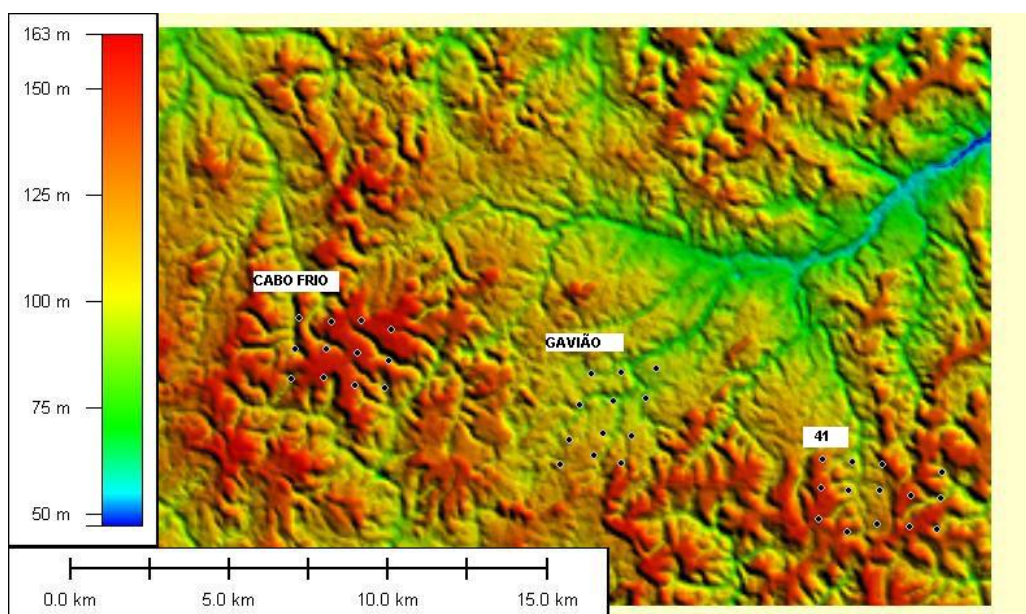


Figura 2. Imagem SRTM da altitude na área de estudo. Os pontos pretos referem-se às 38 parcelas instaladas nas reservas do Km 41, Cabo Frio e Gavião no PDBFF, Manaus, Brasil.

Diversidade Beta de Pteridófitas da Amazônia Central

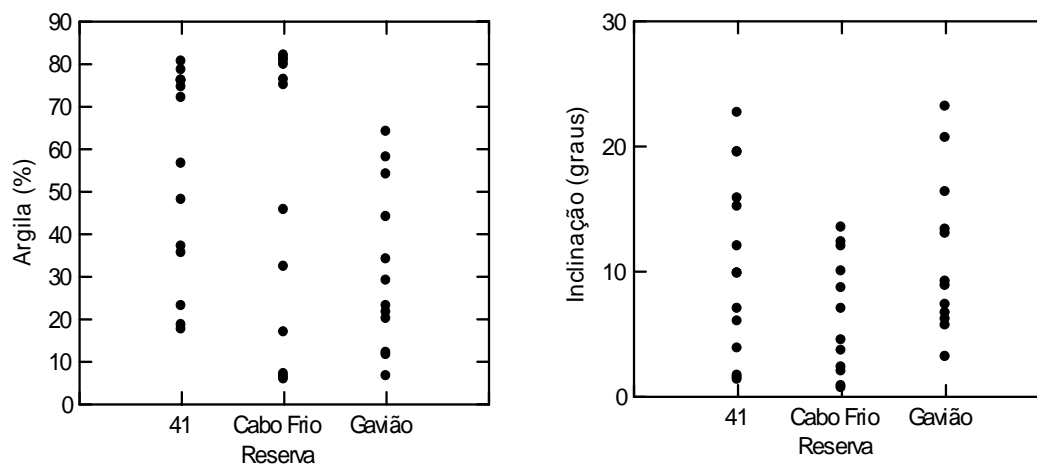


Figura 3. Gráficos de dispersão do teor de argila e graus de inclinação nas 38 parcelas das Reservas do Km 41, Cabo Frio e Gavião do PDBFF, Manaus, Brasil.

Delineamento amostral

- Grade de Trilha e Parcelas

Para a coleta de dados, foram estabelecidos ou recuperados três sistemas regulares de trilhas em formato de grade; dois medindo 2 x 3 km (nas reservas do Cabo Frio e Gavião) e um maior, medindo 2 x 4 km (na Reserva do km 41). As grades foram estabelecidas nas maiores reservas de mata contínua do Projeto Dinâmica Biológica de Fragmentos Florestais, distantes aproximadamente 5 km entre si. Próximo a cada cruzamento de trilhas da grade, foi estabelecida uma parcela de 250 x 2,5 m, totalizando, por reserva, 12 a 14 parcelas permanentemente espaçadas a cada quilômetro e 38 parcelas em toda a área de interesse deste estudo. Embasado nos estudos de Chauvel et al. (1987) e Mertens (2004) que demonstram que na Amazônia Central há uma forte correlação entre solo e altitude, as parcelas foram estabelecidas acompanhando a curva de nível, o que minimiza a variação do solo dentro de uma mesma parcela. Rikclefs (2004) reforça a importância de fatores ambientais bem controlados em investigações de padrões de distribuição espacial de organismos.

O procedimento de montagem das parcelas seguiu as seguintes etapas:

- A 10 m para Oeste e 2 m para Norte em relação ao local exato do cruzamento de duas trilhas da grade, foi estabelecido o piquete 0m. Esse cuidado foi tomado para evitar o impacto das trilhas sobre a parcela. O piquete foi feito com tubo de PVC de 50 cm de altura.
- A partir do primeiro piquete (Piquete 0m), verificou-se o sentido e direção da curva de nível.

- Determinou-se, arbitrariamente, que o piquete seguinte (Piquete 10m) seria estabelecido na direção mais ao Norte possível da curva de nível, a 10 metros do anterior.
- A partir desse piquete, foram instalados outros 24 piquetes, um a cada 10 m, sempre acompanhando a curva de nível. Verificou-se a curva de nível usando um clinômetro.
- Os piquetes foram numerados de acordo com a distância em relação ao início da parcela (0m, 10m, 20m 30m etc.) e ligados por uma fita plástica colorida que representa a linha de base da parcela.

Em locais perfeitamente planos, os piquetes foram instalados em linha reta. A adequação da grade de trilhas e instalação das parcelas foi feita entre outubro de 2004 e abril de 2005. Este delineamento foi desenvolvido com base em módulos do sistema RAPELD (Magnusson *et al* 2005) que está sendo adotado pelo Programa de Pesquisa em Biodiversidade (PPBio) do Ministério de Ciência e Tecnologia do Brasil.

Inventário de Pteridófitas

O inventário quantitativo das pteridófitas terrestres, hemiepífitas e epífitas fixadas a até 2 m de altura foi feito entre novembro de 2004 e maio de 2005. Foram excluídas plantas com folhas menores que 5 cm e hemiepífitas sem frondes abaixo de 2 m de altura, mesmo que o rizoma estivesse em contato com o solo. Em campo, os espécimes de pteridófitas foram agrupados em morfotipos e coletados alguns exemplares para posterior identificação. Para cada parcela obteve-se o número de indivíduos por espécie. No caso das espécies do gênero *Selaginella* foram contados os caules, pois a reprodução assexuada de *Selaginella* spp. resulta na formação de grandes manchas, tornando impossível determinar o que é um indivíduo. Este gênero foi excluído das análises gerais de composição florística. Foram consideradas epífitas plantas que utilizam outras plantas como suporte sem, contudo, parasitá-las (Ferri *et al.* 1981), e hemiepífitas espécies cuja maioria dos indivíduos inicia o ciclo de vida com hábito terrestre, tornando-se epífitos quando adultos.

As identificações foram feitas no Herbário do Instituto de Botânica do Estado de São Paulo (IBot-SP) junto ao Dr Jefferson Prado em agosto de 2005, com base em chaves da Flora da Reserva Ducke (Costa & Prado, 2005; Freitas & Prado, 2005; Prado, 2005; Prado & Freitas 2005) da Flora das Guianas (Lellinger, 1994 -

Hymenophyllaceae) e em revisões do gênero *Lomariopsis* (Moran, 2000) e *Polybotrya* (Moran, 1987).

Estimativas dos dados abióticos

As coletas de **solo** foram feitas em seis pontos de cada uma das 38 parcelas entre janeiro e maio de 2005, em dias sem chuvas. Ao longo da linha de base da parcela, foram obtidas amostras próximas aos piquetes correspondentes a 0, 50, 100, 150, 200 e 250m de distância do início da parcela, sendo, portanto, cada ponto distante 50 m do seguinte. As coletas não foram feitas no local exato dos piquetes, mas distantes um metro perpendicularmente a linha de base da parcela. Esse cuidado foi tomado para que a coleta representasse o ponto mais central da parcela. Porém, evitou-se o pisoteamento além de um metro de distância da linha de base. Desta maneira, a partir de um metro de largura, a parcela foi pouco alterada pela atividade de pesquisa e poderá ser reinventariada no futuro. O solo foi coletado com o auxílio de um trado de mão de 3 cm de diâmetro. Foram feitas quatro perfurações superficiais (até 5 cm) por ponto. O solo foi armazenado em sacos plásticos e transportado até o Laboratório Temático de Solos e Plantas (LTSP) do INPA onde foi deixado para secagem ao ar por 72 horas. Amostras muito argilosas foram destorroadas. A Terra Fresca Seca ao Ar (TFSA) foi peneirada em peneira de 2 mm e analisada quanto ao pH, macronutrientes (Ca, Mg, K) e micronutrientes (Fe, Zn e Mn), segundo protocolo detalhado por Silva (1999). A relação Carbono/Nitrogênio (C/N) e granulometria (teor de areia, argila e silte) foram feitas segundo protocolo do LTSP, que se baseia nos métodos aplicados pela Embrapa. As análises transcorreram entre junho e agosto e o controle dos procedimentos laboratoriais foi feito através da análise simultânea de solo padrão com características físico-químicas conhecidas fornecido pela EMBRAPA.

As estimativas de **abertura do dossel** foram feitas através de fotos hemisféricas do dossel da floresta, obtidas nos mesmos pontos de coleta de solo. No total, foram obtidas 6 fotos distantes 50 m entre si, em cada uma das 38 parcelas. As fotos foram tiradas entre junho e outubro de 2005. A 90 cm de distância, perpendicularmente a cada piquete, uma foto foi obtida através de uma câmera digital Nikon Coolpix 4500 acoplada a uma lente conversora hemisférica Nikon FC-E8, que permite que o ângulo da foto seja de 180°. A câmera foi apoiada em tripé a 0.5 metros do solo. Para evitar a incidência direta de raios solares na lente, as fotos foram obtidas no início das manhãs (das 5:30 às 8:30 horas) e nos finais de tarde (das 16:00 às 18:00 horas). A abertura do

diafragma é o produto da divisão da distância focal pelo diâmetro do diafragma ($f = \text{distância focal}/\text{diâmetro}$). A abertura do diafragma foi determinada pelas condições de luz, sendo priorizado o maior valor de f possível em geral, $f5.3$, pois isso garante melhor qualidade da foto quanto à profundidade de campo. A velocidade do obturador foi determinada automaticamente pelo fotômetro da própria câmera. Não foram obtidas fotos com velocidade do obturador acima de 2 segundos, pois em testes preliminares as fotos acima desta velocidade saíram tremidas. A abertura do sítio é a porcentagem de área em que a luz incidente não é obstruída por folhas, galhos ou até pelo próprio relevo (no caso de áreas muito inclinadas), sendo, portanto, uma medida indireta da quantidade de luz que atinge o ponto da parcela em que foi obtida a foto. A abertura do sítio foi estimada através do programa de análises de imagem GLA-Gap Light Analyzer 2.0 (Frazer & Canham, 1999). O GLA classifica o gradiente de cores da foto em preto e branco, considerando pontos brancos como céu e pretos como objetos que obstruem a luz (folhas, galhos, etc.). Todos os pixels da foto com valor na escala de cinza abaixo de 138 de brilho foram considerados brancos e acima; pretos. Antes de ser analisada, cada foto foi observada individualmente. Em determinados locais da foto foi necessário diminuir o brilho para que folhas claras não fossem classificadas como céu. Troncos com luz direta incidente ficam muito claros nas fotos, sendo necessário pintá-los de preto. O tratamento das fotos apresenta certa subjetividade e deve, portanto, ser feito pelo mesmo pesquisador. Após tratadas, foi feita a contagem automatizada da proporção entre pixels brancos e pretos de cada foto. O tratamento e análise das fotos foram feitos em outubro e novembro de 2005.

As medidas da **inclinação do terreno** foram feitas com clinômetro a cada 50 m ao longo da linha de base (piquetes 0m, 50m, 100m, 150m, 200m e 250m) entre os meses de janeiro e maio de 2005. As medidas foram feitas com duas balizas, uma posicionada ao lado do piquete na linha de base da parcela e a outra perpendicular à primeira. A distância entre as balizas foi de 2,5 m, correspondendo à largura total da parcela. A média das seis medidas foi utilizada para caracterizar a inclinação de cada uma das 38 parcelas.

As **coordenadas geográficas** foram obtidas próximas ao início de cada uma das 38 parcelas, na intersecção entre as trilhas das reservas. Foi utilizado um aparelho de GPS (Global Position System) Modelo Garmim 12XL, entre junho e outubro de 2005.

Análises Estatísticas na escala das parcelas

A Análise de Coordenadas Principais (PCoA) foi utilizada para resumir a composição de espécies das parcelas. A matriz de dissimilaridade foi calculada com o índice de Bray-Curtis, após relativização das unidades amostrais (parcelas). A PCoA é uma técnica de ordenação multivariada que procura reduzir a dimensionalidade da matriz de dados através da localização de eixos que representem as maiores extensões da nuvem de objetos no espaço N-dimensional. O primeiro eixo sintetiza a maior parte da informação dos atributos, os demais eixos são ortogonais entre si e captam proporções decrescentes de variação. Essa técnica é similar à Análise de Componentes Principais (PCA), a principal diferença é a de que a PCoA pode ser feita com diversas medidas de distância, incluindo medidas não euclidianas. Portanto, a linearidade entre as variáveis não é uma premissa da PCoA, o que a torna uma técnica de ordenação adequada a dados de abundância de espécies.

Foram feitas regressões múltiplas para avaliar a influência das variáveis ambientais sobre a riqueza (número de espécies), abundância (número de indivíduos) e composição de espécies (reduzida por PcoA) das parcelas. A regressão múltipla representa a soma dos efeitos lineares das variáveis inclusas no modelo. Os efeitos mostrados no resultado de uma regressão múltipla são parciais, portanto, corrigidos para excluir a variação que é devida aos outros fatores (Magnusson & Mourão, 2003). O resíduo da regressão múltipla representa a variabilidade não explicada pelas variáveis inclusas no modelo.

A Variância Total (VT) na composição de espécies foi particionada em variância ambiental pura (VAP), variância mista (VM) e variância espacial pura (VEP). A VM é a porção da variação ambiental que não pode ser isolada da variação na distância geográfica. Para quantificar a proporção da VT na composição florística que pode ser explicada pela influência da distância geográfica ou das variáveis ambientais medidas, foram feitas as regressões múltiplas multivariadas com os seguintes modelos: (i) Modelo Completo: $PCoA1, PCoA2 = \text{constante} + \text{teor de argila} + \text{inclinação} + \text{abertura de dossel} + \text{latitude} + \text{longitude}$; (ii) Modelo ambiental: $PCoA1, PCoA2 = \text{constante} + \text{teor de argila} + \text{inclinação} + \text{abertura de dossel}$ e (iii) Modelo geográfico: $PCoA1, PCoA2 = \text{constante} + \text{latitude} + \text{longitude}$.

O R^2 do modelo (i) fornece a VT, o R^2 do modelo (ii) fornece a Variância Ambiental Mista (VAM) e o R^2 do modelo (iii) fornece a Variância Espacial Mista (VEM). Portanto, temos que:

$$VAP = VT - VEM;$$

$$VEP = VT - VAM \text{ e}$$

$$VM = VT - (VEP + VAP).$$

Uma abordagem similar é usada por Tuomisto et al (2003), Duivenvoorden et al (2002) e Jones *et al.* (2006) com a importante diferença de que as regressões são feitas sobre as matrizes de distância e não sobre os dados originais. O uso de regressões entre matrizes de distância permite que a distância geográfica seja incluída no modelo como variável única e não como coordenadas de latitude e longitude separadamente. Por outro lado, Legendre et al. (2005) questiona a interpretação destes resultados como proporções da variação entre sítios e afirma que mais estudos e simulações são necessários para determinar a validade e os limites de aplicação deste método.

O teste de Mantel foi usado para testar se a variação da composição da comunidade está relacionada com distância geográfica entre as parcelas. A matriz de dissimilaridade entre as parcelas foi construída utilizando o índice de distância de Bray-Curtis sobre a matriz dos dados de abundância das espécies relativizada por unidade amostral (divisão da abundância de cada espécie pelo total de indivíduos na parcela) para que se elimine o efeito do número total de indivíduos na parcela. A correlação entre as duas matrizes triangulares é testada por permutação.

Para entender como possíveis interações entre as variáveis ambientais afetavam a composição das parcelas, foi feita uma análise de árvore de regressão. Esta análise separa as unidades amostrais em grupos, com base nas variáveis preditoras. A variável preditora capaz de separar grupos com a menor soma dos quadrados dos desvios é retida para a primeira separação do primeiro par de grupos da variável resposta. O mesmo procedimento é aplicado sucessivamente sobre os sub-grupos formados, até que se atinja o limite de parada estabelecido a priori. É uma análise basicamente exploratória, capaz de captar relações ecológicas difíceis de serem captadas pelos modelos estatísticos lineares convencionais (McCune & Grace, 2002). A partir das quatro categorias de ambiente determinadas pela análise de Árvore de regressão, foi feita uma análise de espécies indicadoras para determinar quais espécies estavam mais relacionadas a determinado tipo de ambiente. O Valor Indicador (IV) é uma medida de associação da espécie a determinada categoria de ambiente. Espécies pouco frequentes

possuem IV baixo, mesmo que estejam presente em apenas uma categoria de ambiente, pois são estatisticamente pouco informativas (McCune & Grace, 2002).

As espécies do gênero *Selaginella* foram excluídas das análises de composição. Essa espécie possui crescimento vegetativo, formando grandes manchas nas florestas. Essa característica do gênero dificulta a definição de indivíduos. Para tais espécies, foi feita a contagem do número de caules. Essa abordagem é quantitativamente incomparável com a medida de número de indivíduos utilizada para estimativa de abundância das demais espécies. Para estas espécies foram feitas análises em separado.

As espécies cujos adultos possuem frondes menores que 5 cm também foram excluídas das análises. Nas análises incluindo a variável abertura de dossel, uma parcela teve que ser excluída devido à ausência das estimativas de abertura.

Análises Estatísticas em Escala Fina

Dado que os valores das estimativas de abertura do dossel e a inclinação representam uma média ao longo dos 250 m da parcela, foram feitas análises mais refinadas dos efeitos das variáveis ambientais na densidade das espécies amostradas. Centrado no piquete em que foi obtida a foto do dossel e a medida de inclinação do terreno, um segmento de parcela com apenas 20 m de comprimento foi utilizado para estimativas de riqueza, abundância e composição, totalizando 37 parcelas de 50 m² (20 X 2,5 m). A escolha do piquete a ser analisado por parcela foi feita por sorteio. Uma das parcelas foi excluída por ausência de plantas. O dado pontual do teor de argila não está disponível, pois as análises laboratoriais de solo foram feitas utilizando uma amostra composta de todas seis coletas de cada parcela.

Os efeitos das variáveis ambientais solo, inclinação e luz sobre a composição, riqueza ou abundância por sub-parcela foram realizadas da mesma forma como descrito para as análises na escala das parcelas.

As ordenações por PCoA e os testes de Mantel foram feitos em PATN (Belbin, 1992). As ordenações por NMDS e as análises de Espécies Indicadoras foram feitas em PC-ORD (McCune & Mefford, 1999). As regressões foram feitas em Systat (Wilkinson, 1998).

III. RESULTADOS

1. Diversidade da área de Estudo

Foram encontradas 60 espécies de pteridófitas nas parcelas e outras três espécies fora das parcelas (Tab. 1). Apenas três morfotipos não puderam ser identificados até o nível de espécie. Dentre as 63 espécies encontradas, 24 são epífitas, 5 são hemiepífitas e 34 são terrestres. Os resultados mostrados a seguir referem-se apenas às espécies terrestres e hemiepífitas, consideradas como um único grupo.

Tabela 1. Famílias, gêneros e espécies encontradas nas 37 parcelas ou arredores das parcelas, nas Reservas do Gavião, Cabo Frio e km 41 do PDBFF, Manaus, Brasil.

Família	Gênero	Espécie	Autor	Hábito	Indiví- duos	Frequência
Aspleniaceae	<i>Asplenium</i>	<i>Angustum</i>	Sw.	Epífita	2	2
	<i>Asplenium</i>	<i>Serratum</i>	L.	Epífita	60	18
Blechnaceae	<i>Salpichlaena</i>	<i>volubilis</i>	(Kaulf.) Hook.	Hemiepífita	21	1
Cyatheaceae	<i>Cyathea</i>	<i>microdonta</i>	(Desv.) Domin	Terrestre	101	6
	<i>Cyathea</i>	<i>surinamensis</i>	(Miq.) Domin	Terrestre	1	1
Davalliaceae	<i>Oleandra</i>	<i>articulata</i>	(Sw.) C. Presl	Epífita	2	1
	<i>Nephrolepis</i>	<i>rivularis</i>	(Vahl) Mett. ex Krug	Epífita	1	1
	<i>Nephrolepis</i>	sp.1		Epífita	3	2
Dennstaedtiaceae	<i>Saccoloma</i>	<i>inaequale</i>	(Kunze) Mett.	Hemiepífita	20	4
	<i>Lindsaea</i>	<i>dubia</i> ^b	Spreng.	Terrestre	0	
	<i>Lindsaea</i>	<i>guianensis</i>	(Aubl.) Dryand.	Terrestre	15	5
	<i>Lindsaea</i>	<i>falcata</i>	(Dryand.) Rosenst.	Terrestre		
	<i>Lindsaea</i>	<i>lancea</i> var. <i>lancea</i>	(L.) Bedd.	Terrestre	547 ^a	38
	<i>Lindsaea</i>	<i>stricta</i> ^b	(Sw.) Dryand.	Terrestre	0	
Dryopteridaceae	<i>Polybotrya</i>	<i>osmundacea</i>	Willd.	Hemiepífita	119	19
	<i>Cyclodium</i>	<i>meniscioides</i>	(Willd.) C. Presl	Hemiepífita	124	9
Grammitidaceae	<i>Cochlidium</i>	<i>Serrulatum</i>	(Sw.) L.E. Bishop	Epífita	4	4
Hymenophyllaceae	<i>Trichomanes</i>	<i>ankersii</i>	Parker ex Hook. & Grev.	Epífita	357	38
	<i>Trichomanes</i>	<i>arbuscula</i>	Desv.	Terrestre	2	1
	<i>Trichomanes</i>	<i>Cellulosum</i>	Klotzsch	Terrestre	51	5
	<i>Trichomanes</i>	<i>Cristatum</i>	Kaulf.	Terrestre	1	1
	<i>Trichomanes</i>	<i>elegans</i>	Rich.	Terrestre	58	3
	<i>Trichomanes</i>	<i>kappelleurianum</i>	J.W. Sturm	Epífita	2	1
	<i>Trichomanes</i>	<i>martiusii</i>	C. Presl.	Terrestre	3	1
	<i>Trichomanes</i>	<i>ovale</i>	(Fourn.) W. Boer	Epífita	^c	
	<i>Trichomanes</i>	<i>pinnatum</i>	Hedw.	Terrestre	5035	38
	<i>Trichomanes</i>	sp. 1		Epífita	3	3
	<i>Trichomanes</i>	<i>trollii</i>	Bergdolt	Terrestre	151	3
	<i>Trichomanes</i>	<i>tuerckheimii</i>	Christ	Epífita	68	21
	<i>Hymenophyllum</i>	<i>polyanthos</i>	(Sw.) Sw.	Epífita	3	3
	Lomariopsidaceae	<i>Lomariopsis</i>	<i>prieuriana</i>	Fée	Hemiepífita	724
<i>Elaphoglossum</i>		<i>Flaccidum</i>	(Fée) T.M. Moore	Epífita	18	4
<i>Elaphoglossum</i>		<i>Glabellum</i>	J. Sm.	Epífita	2	1

Diversidade Beta de Pteridófitas da Amazônia Central

	<i>Elaphoglossum</i>	<i>Luridum</i>	(Fée) H. Christ	Epífita	4	4
	<i>Elaphoglossum</i>	<i>Obovatum</i>	Mickel	Epífita	3	2
	<i>Elaphoglossum</i>	<i>Styriacum</i>	Mickel	Epífita	40	12
Marattiaceae	<i>Danaea</i>	<i>elliptica</i>	Sm.	Terrestre	120	3
	<i>Danaea</i>	<i>simplicifolia</i>	Rudge	Terrestre	52	8
	<i>Danaea</i>	<i>trifoliata</i>	Kunze	Terrestre	30	6
Metaxyaceae	<i>Metaxya</i>	<i>rostrata</i>	(Kunth) C. Presl	Terrestre	53	7
Polypodiaceae	<i>Polypodium</i>	<i>bombycinum</i>	Maxon	Epífita	2	2
	<i>Microgramma</i>	<i>baldwinii</i>	Brade	Epífita	5	4
	<i>Microgramma</i>	<i>megalophylla</i>	(Desv.) de la Sota	Epífita	5	4
	<i>Microgramma</i>	<i>thurnii</i>	(Baker) R. M. Tryon	Epífita	4	3
	<i>Dicranoglossum</i>	<i>desvauxii</i>	(Klotzsch) Proctor	Epífita	1	1
Pteridaceae	<i>Adiantum</i>	<i>cajennense</i>	Willd. ex Klotzsch	Terrestre	101	30
	<i>Adiantum</i>	<i>cinnamomeum</i>	Lellinger & J. Prado	Terrestre	88	4
	<i>Adiantum</i>	<i>multisorum</i>	Sampaio	Terrestre	17	2
	<i>Adiantum</i>	<i>Obliquum</i>	Wild.	Terrestre	1	1
	<i>Adiantum</i>	<i>paraense</i>	Hieron.	Terrestre	147	22
	<i>Adiantum</i>	<i>tomentosum</i>	Klotzsch	Terrestre	52	9
Schizaeaceae	<i>Schizaea</i>	<i>elegans</i>	(Vahl) Sw.	Terrestre	2	2
	<i>Schizaea</i>	<i>fluminensis</i>	Miers ex J.W. Sturm	Terrestre	12	6
	<i>Schizaea</i>	<i>stricta</i>	Lellinger	Terrestre	2	1
Selaginellaceae	<i>Selaginella</i>	<i>asperula</i>	Spring	Terrestre	121 ^d	2
	<i>Selaginella</i>	<i>breynii</i>	Spring	Terrestre	281 ^d	1
	<i>Selaginella</i>	<i>conduplicata</i> ^b	Spring	Terrestre	0 ^d	
	<i>Selaginella</i>	<i>palmiformis</i>	Alston ex Crabbe & Jermy	Terrestre	369 ^d	1
					2717 ^d	8
	<i>Selaginella</i>	<i>parkeri</i>	(Hook. & Grev.) Spring	Terrestre	8460 ^d	23
	<i>Selaginella</i>	<i>pedata</i>	Klotzsch	Terrestre	^d	
Tectariaceae	<i>Triplophyllum</i>	<i>dicksonioides</i>	(Fée) Holttum	Terrestre	385	25
	<i>Triplophyllum</i>	<i>Funestum</i>	(Kunze) Holttum	Terrestre	125	18
Vittariaceae	<i>Polytaenium</i>	<i>guayanense</i>	(Hieron.) Alston	Epífita	4	4
	<i>Hecistopteris</i>	<i>pumila</i>	(Spreng.) J. Sm.	Epífita	281	31

^a Refere-se ao número total de *Lindsaea lancea* amostrado, independente da variedade

^b Encontrada apenas fora das parcelas

^c Não foi feita amostragem quantitativa de *Trichomanes ovale*, pois as frondes não atingem 5cm.

^d Número de caules

A família mais diversa foi Hymenophyllaceae, com 13 espécies, sendo 12 espécies do gênero *Trichomanes* e uma do gênero *Hymenophyllum*. Dentre as espécies epífitas, *Dicranoglossum desvauxii*, *Elaphoglossum glabellum*, *Nephrolepis rivularis*, *Oleandra articulata* e *Trichomanes kappleurianum* estiveram presentes em apenas uma parcela, mas *Trichomanes ankersii* esteve presente em todas as parcelas. Dentre as espécies terrestres ou hemiepífitas, *Adiantum obliquum*, *Cyathea surinamensis*, *Salpichlaena volubilis*, *Schizaea stricta*, *Trichomanes arbuscula*, *T. cristatum* e *T. martiusii* foram encontrados em apenas uma parcela. *Trichomanes pinnatum* (popularmente conhecida como Língua de Tucano) foi observada em todas as parcelas,

totalizando 5.035 indivíduos amostrados. É, provavelmente, a espécie mais comum na região. As espécies do gênero *Selaginella* tiveram que ser analisadas separadamente. A reprodução por brotamento e a formação de grandes aglomerados dificulta a determinação em campo de o que é um indivíduo. As análises de abundância de *Selaginella* spp. foram feitas utilizando-se número de caules como medida de abundância das espécies. Porém, essa medida não é comparável à medida de número de indivíduos obtida para as demais espécies nas parcelas.

Apesar de ter sido feito um inventário quantitativo completo, apenas as plantas terrestres e hemiepífitas foram incluídas nas análises.

2. Relações entre a Distância Espacial e as Variáveis Ambientais das Parcelas.

As matrizes de distâncias das variáveis ambientais medidas (teor de argila do solo, abertura média do dossel e inclinação do terreno) não apresentaram relação com a matriz de distância geográfica entre as parcelas (Tab. 2).

O pH do solo esteve correlacionado ao teor de argila ($R^2 = -0.661$, $p < 0,000$). Teores de argila e de areia estiveram negativamente correlacionados ($R^2 = -0,992$; $p < 0,000$) e, portanto optou-se por inserir apenas argila nos modelos. As análises de correlação simples indicaram que o teor de argila esteve correlacionado com a inclinação ($r^2 = -0.477$, $p = 0,002$). Entretanto, a tolerância (inverso da correlação múltipla) foi alta nos modelos que incluíram os dois fatores, e por isso ambos foram mantidos nos modelos finais.

A ausência de autocorrelação espacial e a alta tolerância entre as variáveis ambientais permitiram a inclusão de todos os fatores num mesmo modelo de análise inferencial.

Tabela 2. Resultados do teste de Mantel entre as matrizes de distância das variáveis ambientais e a matriz de distância geográfica das parcelas, nas Reservas do PDBFF, Manaus, Brasil.

Variável	P	N original	R^2
Teor de argila	0.778	38	-0.028
Inclinação	0.082	38	0.050
Abertura do dossel (luz)	0.225	37	0.028

3. Fatores que Influenciam a Composição Florística de Pteridófitas Terrestres e Hemiepífitas (exceto *Selaginella* spp.).

Foram feitas análises multivariadas sobre as matrizes de dados quantitativos e qualitativos. O termo composição quantitativa refere-se à estrutura da comunidade dada pelas abundâncias relativas das espécies. O termo composição qualitativa refere-se apenas à presença ou ausência das espécies, independente de sua quantidade. De maneira geral, eixos de análises multivariadas sumarizam as diferenças entre as parcelas resumindo a maior parte da composição de espécies em valores representáveis em 1 a 2 dimensões.

3.1 Composição Quantitativa

3.1.1 Relação entre a Distância Espacial e a Dissimilaridade Florística das Parcelas.

Na escala dos 150 km² estudados, a distância geográfica entre as parcelas não determinou diferenças florísticas entre elas. Não houve relação entre a matriz de dissimilaridade florística e distância geográfica (Mantel, $p = 0.926$).

3.1.2 Relações Entre Ambiente e Composição Florística das Parcelas

A ordenação da composição quantitativa de espécies terrestres e hemiepífitas por NMDS captou 78.4 % da variação nas distâncias originais em 1 dimensão e 90.9 % em 2 dimensões. Já a ordenação por PCoA captou 42.19 % da variação no 1º eixo, 20.34 % no 2º eixo e 16.37 % no 3º eixo. Apesar da solução em NMDS ter captado mais variância da composição em menos dimensões, optou-se por utilizar o resultado da PCoA nas análises inferenciais, pois na ordenação com NMDS quatro parcelas que eram muito diferentes de todas as outras influenciaram muito a reconstrução das distâncias e com isso as demais parcelas foram pouco diferenciadas. A composição quantitativa da comunidade foi, portanto, resumida aos dois primeiros eixos de PCoA e estes usados como variável dependente nos três modelos propostos (completo, ambiental e geográfico). O modelo completo inclui o teor de argila, inclinação do terreno, abertura de dossel, latitude e longitude como variáveis preditivas, o modelo ambiental engloba apenas as variáveis ambientais como variáveis preditivas e o modelo geográfico inclui apenas latitude e longitude como variáveis preditivas.

Os dois primeiros eixos da PCoA estiveram significativamente relacionados ao teor de argila (Fig. 1A), mas apenas o 1º eixo esteve relacionado à abertura de dossel (Fig. 2). A variação na composição de espécies não esteve associada às distâncias geográficas. Apesar da composição de espécies variar significativamente com a

longitude no modelo completo (Tab. 3), isso não reflete o efeito de um gradiente longitudinal, pois muitas parcelas que estão em posição geográfica intermediária (p. ex. Gavião) representam os pontos mais extremos na ordenação (Fig 1B).

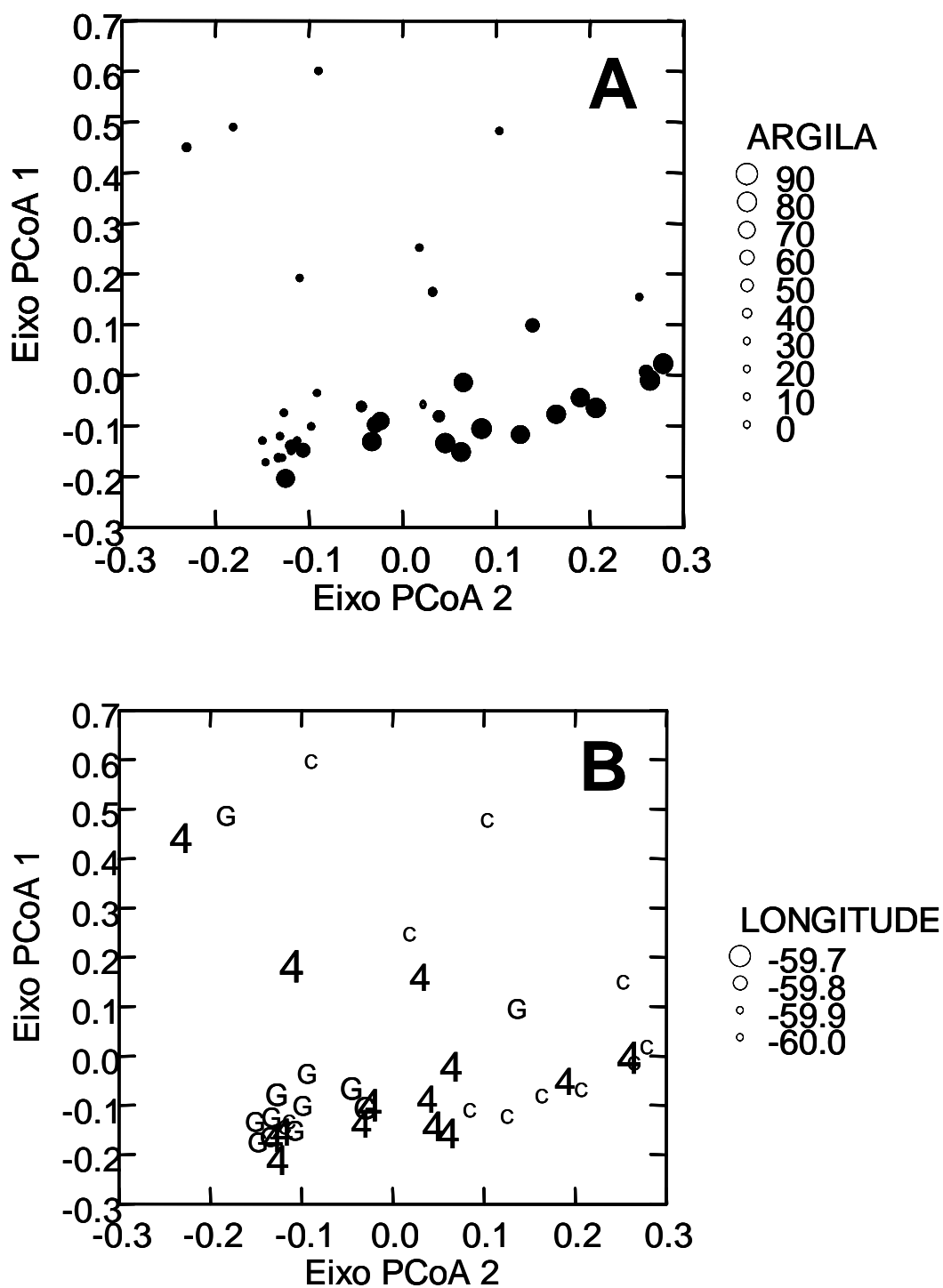


Figura 1. Gráficos de dispersão da composição dos dois primeiros eixos da ordenação por PCoA em relação às variáveis ambientais preditoras A) Teor de argila (%) e B) Longitude (graus) em 37 parcelas das Reserva do PDBFF, Manaus, Brasil.

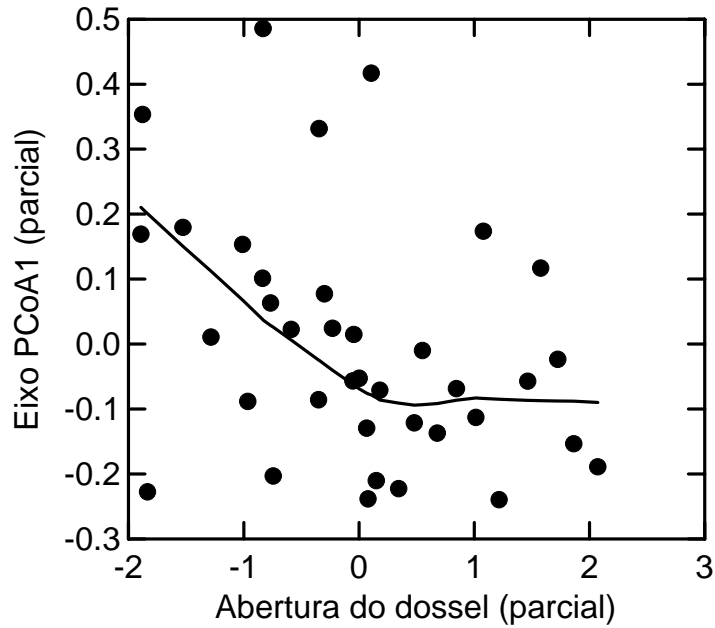


Figura 2. Relações entre as parciais da composição da comunidade de pteridófitas e as parciais das variáveis ambientais preditoras abertura do dossel em 37 parcelas das Reservas do PDBFF, Manaus, Brasil.

Diversidade Beta de Pteridófitas da Amazônia Central

Tabela 3. Resultado das regressões múltiplas multivariadas (coeficientes parciais da regressão, probabilidades entre parênteses) entre as medidas de composição e as variáveis ambientais e espaciais predictoras em 37 parcelas das Reservas do Gavião, Cabo Frio e Km 41 do PDBFF, Manaus, Brasil.

			% Argila	Inclinação	Luz	Latitude	Longitude	R ²
Composição Quantitativa	Modelo completo	PCoA1	-0,003 (0,014*)	-0,001 (0,861)	-0,082 (0,010*)	-5,995 (0,083)	-2,365 (0,003*)	0,301
		PCoA2	0,003 (0,005*)	-0,003 (0,537)	-0,017 (0,417)	-1,263 (0,590)	-1,064 (0,157)	0,313
	Modelo ambiental	PCoA1	-0,004 (0,006*)	-0,006 (0,284)	-0,064 (0,032*)	-	-	0,237
		PCoA2	0,002 (0,018*)	-0,006 (0,098)	-0,001 (0,970)	-	-	0,271
	Modelo espacial	PCoA1	-	-	-	-4,932 (0,207)	-1,801 (0,118)	0,017
		PCoA2	-	-	-	-2,153 (0,420)	1,150 (0,146)	0,035
Composição Qualitativa	Modelo completo	PCoA1	-0,001 (0,515)	0,015 (0,006*)	-0,107 (0,000*)	-2,758 (0,350)	-1,366 (0,148)	0,398
		PCoA2	-0,005 (0,000*)	-0,006 (0,101)	0,011 (0,565)	0,927 (0,669)	0,663 (0,337)	0,548
	Modelo ambiental	PCoA1	-0,001 (0,303)	0,011 (0,018*)	-0,093 (0,000*)	-	-	0,387
		PCoA2	-0,005 (0,000*)	-0,004 (0,218)	0,002 (0,918)	-	-	0,554
	Modelo espacial	PCoA1	-	-	-	-0,664 (0,861)	0,213 (0,850)	0,000
		PCoA2	-	-	-	2,204 (0,497)	0,574 (0,552)	0,000

As análises dos efeitos ambientais sobre a composição sugeriram haver uma interação entre os efeitos de inclinação do terreno e a argila. Tanto o modelo ambiental como o modelo completo ficaram instáveis quando o efeito de argila ou inclinação do terreno foram retirados. O 2º eixo da PCoA esteve relacionada a inclinação do terreno apenas ao retirar-se o teor de argila das análises, tanto no modelo completo como no modelo ambiental ($p = 0.032$ e $p = 0.005$, respectivamente).

Outro indício de que os efeitos de inclinação e abertura de dossel estariam variando ao longo do gradiente foram os resultados obtidos no teste de Mantel parcial,

em que a matriz de associação de dissimilaridade florística esteve significativamente relacionada às diferenças no teor de argila (Mantel, $p < 0,002$) e às diferenças de inclinação (Mantel, $p = 0,049$), mas não à abertura de dossel (Mantel, $p = 0,079$).

Além disso, a relação entre a composição e abertura do dossel não foi linear (Fig 2C). Até aproximadamente 6% de abertura, há uma mudança gradual na composição das parcelas. Porém, a partir desse valor a relação entre PCoA1 e abertura de dossel deixa de ser decrescente e parece não haver mais efeito de luz sobre a composição de pteridófitas terrestres na parcela.

Para entender como os efeitos de luz e inclinação do terreno poderiam estar interagindo com o efeito de argila sobre a composição de espécies foi feita uma análise de árvore de regressão. A árvore de regressão incluindo as variáveis teor de argila, inclinação do terreno e abertura de dossel indica que a argila é o fator primário de separação de grupos de composição de espécies ao longo do eixo 1 da ordenação por PCoA. Dentre as parcelas mais argilosas, a luz é o fator primário de separação de grupos de composição de espécies, enquanto nas parcelas mais arenosas, a inclinação do terreno influencia mais a composição de espécies do que luz (Fig. 3). Excluindo inclinação da análise, fica evidente que o efeito de luz varia de forma diferente dentro dos dois grupos de parcelas separadas primariamente pela porcentagem de argila (Fig. 4).

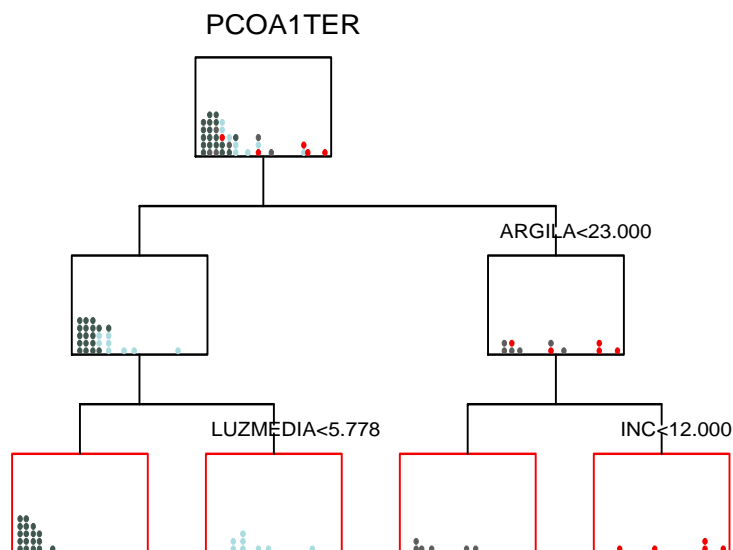


Figura 3. Árvore de regressão para o eixo 1 da PCoA em relação às variáveis ambientais teor de argila (%), inclinação (graus) e abertura do dossel (%) em 37 parcelas das Reserva do PDBFF, Manaus, Brasil. Os valores para separação entre os grupos, detectados pela regressão foram 23% para o teor de argila, 12 graus para inclinação e 5.78 % para abertura de dossel.

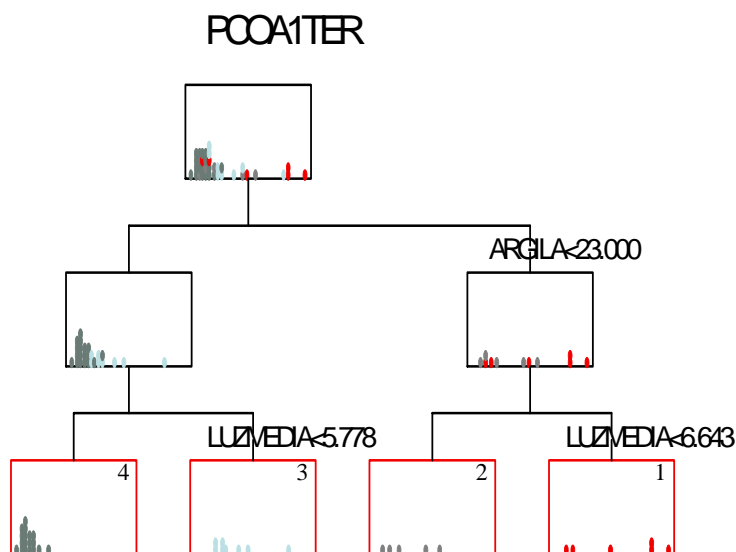


Figura 4. Árvore de regressão para o eixo 1 da PCoA em relação às variáveis ambientais teor de argila (%) e porcentagem de abertura do dossel (%) em 37 parcelas das Reserva do PDBFF, Manaus, Brasil. Os valores para separação entre os grupos, detectados pela regressão foram 23% para o teor de argila, 5,78% para abertura de dossel (luz média) nas parcelas argilosas e 6,64% nas parcelas menos argilosa.

Baseado na classificação da árvore de regressão do eixo 1 da PCoA em relação ao teor de argila e abertura do dossel, foram criadas 4 categorias de ambiente, sendo: 1) parcelas mais arenosas (teor de argila < 23 %) e menos iluminadas (abertura do dossel < 6,66 %); 2) parcelas mais arenosas e mais iluminadas (abertura de dossel > 6,64 %); 3) parcelas mais argilosas (teor de argila > 23 %) e menos iluminadas (abertura do dossel < 5,78 %) e 4) parcelas mais argilosas e mais iluminadas (abertura do dossel > 6,66 %). Nove espécies estiveram significativamente relacionadas a uma ou duas categorias de ambiente (Tab. 4), segundo seus valores de importância. As demais espécies não estiveram associadas a nenhuma categoria ou não foram suficientemente amostradas para que fosse detectada alguma relação.

Tabela 4. Resultados do teste de Espécies Indicadoras nas 37 parcelas das Reservas do km 41, Cabo Frio e Gavião do PDBFF, Manaus, Brasil. Ad para=*Adiantum paraense*, Cy men=*Cyclodium meniscioides*, Li gui=*Lindsaea guianensis*, Da tri=*Danaea trifoliata*, Lo pri=*Lomariopsis prieuriana*, Me ros=*Metaxya rostrata*, Po osm=*Polybotrya osmundacea*, Tr cel=*Trichomanes cellulolum* e Tr fun=*Triplophyllum funestum*. As demais espécies apresentaram $p > 0.005$. As categorias de ambiente estão relacionadas na Figura 2.

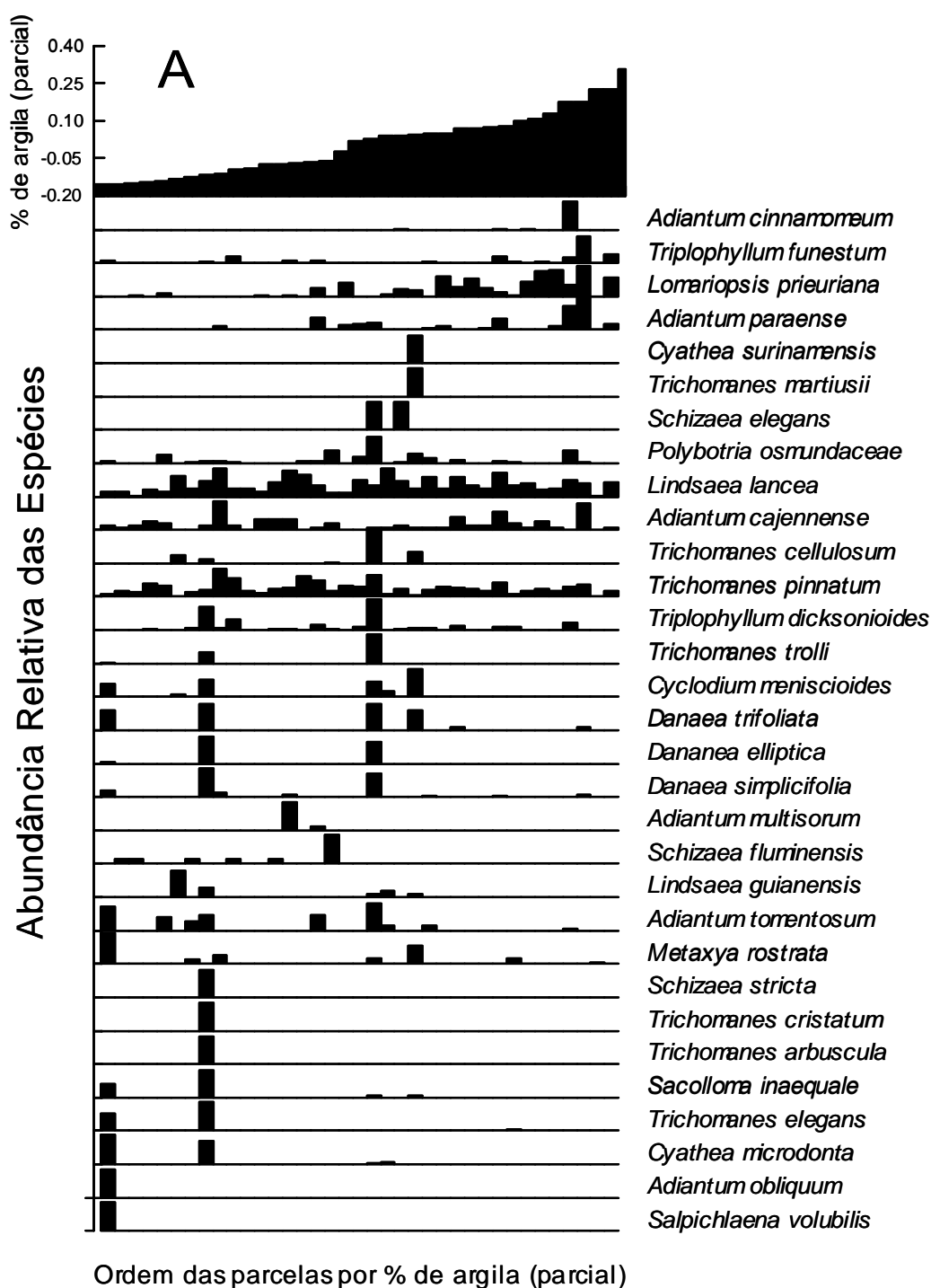
Espécie	Valor Indicador por categoria de ambiente				p*
	1	2	3	4	
Número de parcelas	6	5	8	18	-
Ad para	1	5	61	12	0.019
Cy men	62	4	4	0	0.006
Li gui	34	3	2	0	0.044
Da tri	36	0	10	0	0.044
Lo pri	2	1	55	24	0.012
Me ros	58	0	1	0	0.003
Po osm	51	6	11	3	0.035
Tr cel	63	0	1	0	0.002
Tr fun	2	1	70	7	0.008

*Proporção de testes de randomizações com Valor Indicador (IV) igual ou maior do que o observado.

Dentre as 24 espécies que foram encontradas em mais de uma parcela, sete espécies (*Cyathea microdonta*, *Cyclodium meniscioides*, *Danaea elliptica*, *D. trifoliata*, *Lindsaea guianensis*, *Sacolloma inaequale*, *Trichomanes cellulolum* e *T. Trolli*) possuem IV=0 apenas nas parcelas mais argilosas (acima de 23%) e iluminadas (abertura de dossel acima de 6,64%). Se considerarmos as categorias ambientais definidas pela árvore que incluiu a variável inclinação, *Adiantum paraense*, *Lomariopsis prieuriana*, e *Triplophyllum funestum* estão significativamente associadas ($p < 0,01$) às parcelas argilosas e com abertura de dossel menor que 5,78% (IV = 62, 62 e 69, respectivamente). *Metaxya rostrata* esteve significativamente relacionada às parcelas arenosas e com inclinação maior que 12 graus.

A resposta da comunidade às mudanças no gradiente ambiental não foi homogênea para os fatores considerados. No gradiente de argila, houve uma **substituição gradual** de espécies à medida que muda o teor médio de argila na parcela (Fig. 5A). Nas parcelas mais arenosas foram encontradas espécies exclusivas ou em densidades mais altas do que nos demais pontos do gradiente (p. ex. *Cyathea microdonta*, *Trichomanes elegans*). Já *Triplophyllum funestum*, *Lomariopsis prieuriana* e *Adiantum paraense* foram mais abundantes nas parcelas mais argilosas.

A resposta da comunidade ao gradiente de abertura do dossel seguiu um **padrão hierárquico**. Houve uma redução no número de espécies nas parcelas com maior entrada de luz (Fig. 5B). As parcelas mais iluminadas possuem sub-amostras da composição de espécies das parcelas mais escuras. A maioria das espécies esteve associada às parcelas com menor abertura de dossel. Apenas *Schizaea fluminensis* e *Adiantum multisorum* estiveram restritas às parcelas com maior abertura de dossel. Três das espécies mais abundantes, *Trichomanes pinnatum*, *Adiantum cajennense* e *Lindsaea lancea* não responderam a nenhum dos dois gradientes.



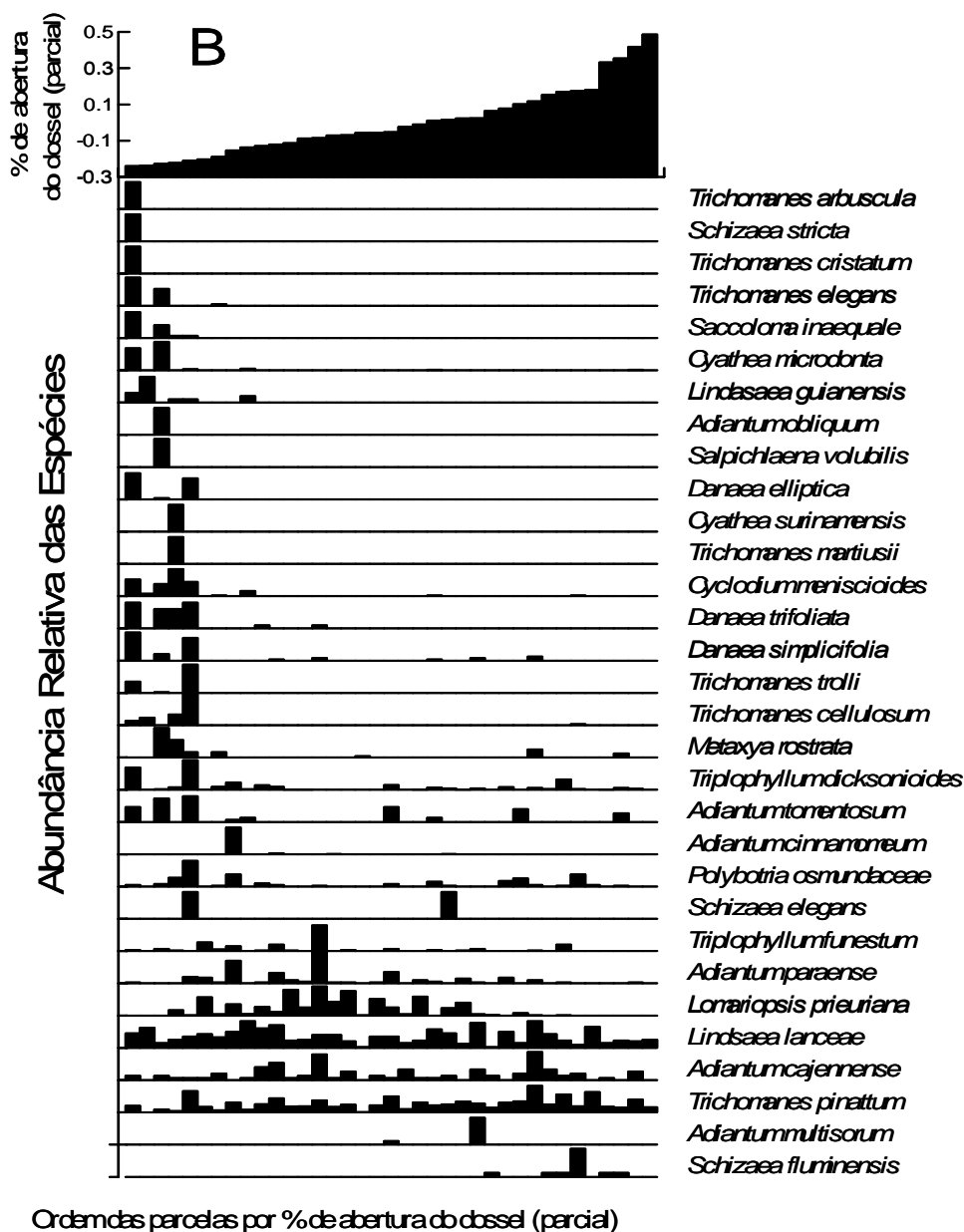


Figura 5. Distribuição das espécies nos gradientes parciais de (A) Teor de Argila e (B) % de Abertura do Dossel em 37 parcelas das Reservas do PDBFF, Manaus, Brasil. A ordem das espécies no gráfico foi construída em função da porção de variação do eixo de PCoA (parcial) relacionada ao gradiente e não em função dos gradientes originais.

A partição da variância em componentes ambientais e espaciais por regressões múltiplas sequenciais indicou que 19 % da variação na composição da comunidade de pteridófitas terrestres (eixos 1 e 2 da PCoA) foi explicada por fatores ambientais, 10% por fatores ambientais e espaciais e 9% por fatores espaciais, e que 62 % da variância não podem ser explicadas pelo modelo proposto (Fig. 6).

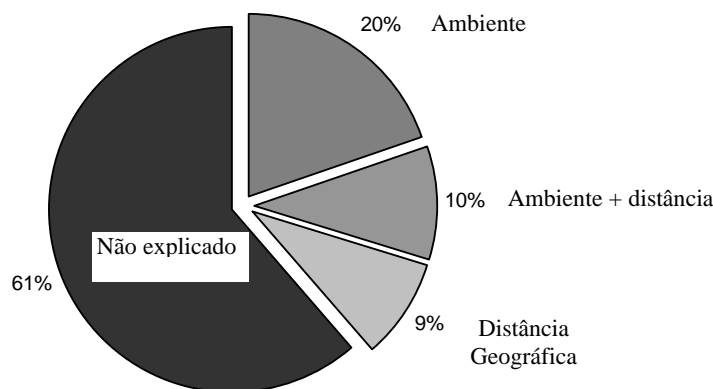


Figura 6. Resultado da partição da variância da composição da comunidade de pteridófitas terrestre em componentes espaciais e ambientais. O modelo inclui os dois primeiros eixos da PCoA como variáveis dependentes e teor de argila, inclinação, abertura de dossel, latitude e longitude como variáveis independentes.

3.2. Composição Qualitativa (presença ou ausência)

Os três primeiros eixos da PCoA captaram 37.44; 27.17 e 15.23 % da variação nas distâncias qualitativas originais. A composição qualitativa resumida aos dois primeiros eixos de PCoA esteve significativamente relacionada ao teor de argila, inclinação do terreno e abertura do dossel (Tab. 3).

4. Relações Entre as Variáveis Ambientais e Riqueza e Abundância de Pteridófitas Terrestres e Hemiepífitas (exceto *Selaginella* spp.).

Não houve diferença significativa entre as reservas amostradas, tanto para riqueza (ANOVA, $p > 0.608$) quanto para abundância (ANOVA, $p > 0.359$). A riqueza variou entre 2 e 21 espécies por parcela e a abundância variou entre 5 e 751 indivíduos por parcela (Tab. 5). Estas análises também excluem as 5 espécies do gênero *Selaginella* encontradas nas parcelas.

Tabela 5. Riqueza e abundância média nas 37 parcelas das Reserva do km 41, Gavião e Cabo Frio do PDBFF, Manaus, Brasil.

RESERVA	Riqueza média	Abundância média
Km 41	8,4±5,6	253±191
Cabo Frio	7,0±3,0	170±118
Gavião	8,6±3,6	215±93

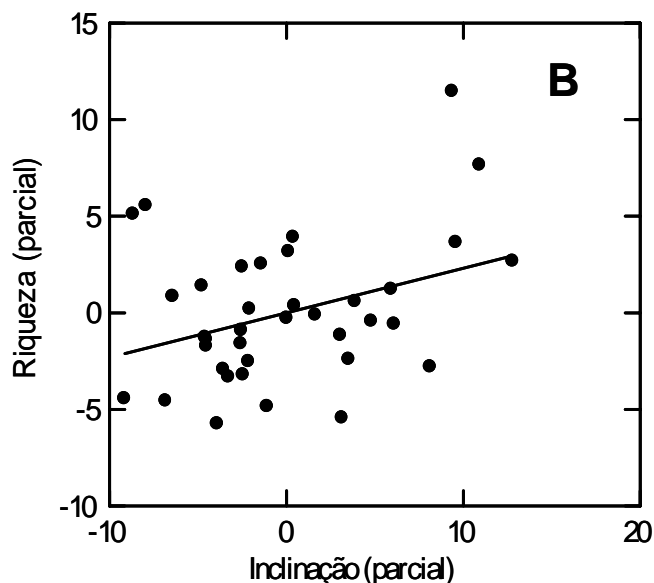
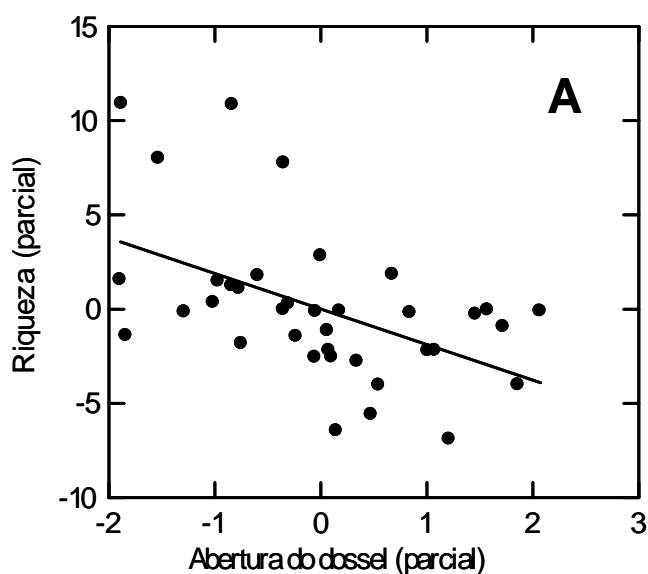
A riqueza de espécies não esteve relacionada à porcentagem de argila (Tab 6), mas diminuiu com a abertura de dossel (luz), e aumentou com a inclinação (Fig. 7). O

modelo incluindo apenas as variáveis ambientais foi capaz de prever 33 % da variação na riqueza de espécies, e a inclusão das variáveis geográficas não alterou esta proporção.

A abundância esteve relacionada somente com a inclinação da parcela (Tab. 6), aumentando com esta (Fig. 7). O modelo incluindo apenas as variáveis ambientais foi capaz de prever 24 % da variação na abundância, e assim como para a riqueza, a inclusão das variáveis geográficas não alterou esta proporção. Riqueza e abundância não estiveram relacionadas com a distância geográfica (Tab. 6).

Tabela 6. Resultado das regressões múltiplas (coeficientes parciais da regressão, probabilidades entre parênteses) entre as medidas de abundância, riqueza e composição e as variáveis ambientais e espaciais predictoras em 37 parcelas das Reserva do PDBFF, Manaus, Brasil.

		% Argila	Inclinação	Luz	Latitude	Longitude	R ²
Riqueza	Modelo completo	-0.005 (0.842)	0.274 (0.034*)	-2.042 (0.003*)	-60.473 (0.402)	-22.724 (0.321)	0.355
	Modelo ambiental	-0.009 (0.730)	0.231 (0.039*)	-1.883 (0.002*)	-	-	0.334
	Modelo espacial	-	-	-	-35.851 (0.658)	1.567 (0.947)	0.033
Abundância	Modelo completo	1.465 (0.147)	11.269 (0.019*)	-27.113 (0.255)	638.181 (0.811)	260.274 (0.758)	0.243
	Modelo ambiental	1.514 (0.107)	11.822 (0.005*)	-29.232 (0.170)	-	-	0.241
	Modelo espacial	-	-	-	1184.73 (0.659)	921.184 (0.247)	0.080



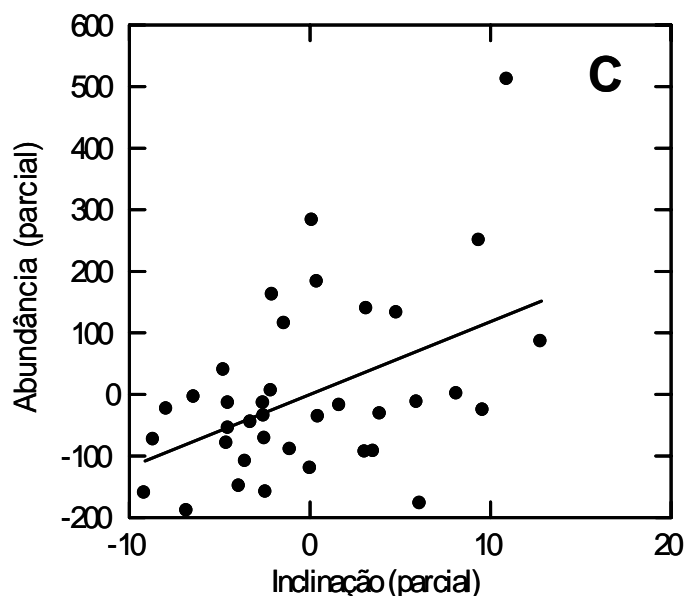


Figura 7. Gráficos de dispersão das parciais da regressão múltipla a riqueza (a e b) ou abundancia (c) da comunidade de pteridófitas em relação às variáveis ambientais predictoras em 37 parcelas das Reserva do PDBFF, Manaus, Brasil.

5. Relações Entre as Variáveis Ambientais e *Selaginella pedata*.

Apesar dos gradientes mais fortes de composição estarem relacionados à textura do solo, há espécies que colonizam ambientes mais iluminados, como é o caso de *Selaginella pedata*, espécie muito freqüente e abundante em clareiras e bordas de trilhas. A abundância desta espécie esteve relacionada apenas à abertura de dossel ($p = 0.05$), mas não com argila ($p = 0.071$) ou inclinação ($p = 0.988$), (Regressão múltipla, $R^2 = 0.293$). Quanto maior a abertura de dossel, maior a abundância da espécie na parcela (Fig. 8). *S. parkeri* não esteve relacionada às variáveis ambientais, porém, esse resultados não é robusto pois a freqüência da espécie foi baixa, apenas amostrada em 8 parcelas. *S. breynii*, *S. asperula* e *S. palmiformis* foram encontradas em 1 a 2 parcelas o que impossibilita análises inferenciais. A abundância das 5 espécies de *Selaginella* foi estimada em termos de número de caules e não número de indivíduos.

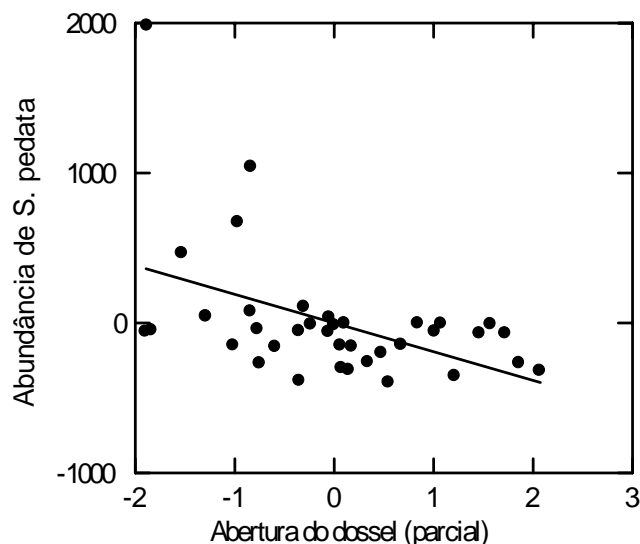


Figura 8. Gráfico de dispersão entre as parciais da abundância de *S. pedata* e as parciais de abertura do dossel da regressão múltipla incluindo as variáveis ambientais preditoras em 37 parcelas das Reserva do PDBFF, Manaus, Brasil.

6. Análises da Composição da Comunidade e do Ambiente em Fina Escala.

As análises apresentadas até agora se referem às relações entre a composição florística e as condições ambientais médias da parcela, o que despreza a heterogeneidade ao longo dos 250 m de comprimento de cada uma das parcelas. Para entender os efeitos locais destas variáveis, foram feitas também análises considerando valores absolutos dos locais de amostragem. Apenas as plantas nas subparcelas imediatamente próximas ao ponto de estimativa de luz e inclinação foram incluídas na ordenação. As subparcelas possuem 20 x 2,5 m (50 m²). Os três primeiros eixos da ordenação por PCoA explicaram 44.68%, 24.94% e 19.59 % da variação nas distâncias originais. Apenas a luz (abertura de dossel) esteve significativamente relacionada à composição quantitativa e qualitativa nesta escala (Tab. 7).

A riqueza local variou entre 1 e 11 ($M=3.06 \pm 2.28$), e diminuiu com a abertura do dossel (Fig. 9). A abundância local variou de 1 a 77 indivíduos ($M = 15.89 \pm 15.93$), e não esteve relacionada a nenhuma das variáveis do modelo (Tab. 7).

Diversidade Beta de Pteridófitas da Amazônia Central

Tabela 7. Resultado das regressões múltiplas (coeficientes parciais da regressão. As probabilidades estão entre parênteses) entre as medidas de composição e as variáveis ambientais e espaciais predictoras em 36 subparcelas de 50 m² das Reservas do Gavião, Cabo Frio e Km 41 do PDBFF, Manaus, Brasil.

		% Argila	Inclinação	Luz	R ²
Composição Quantitativa	PCoA1	-0.002 (0.110)	0,001 (0.734)	-0.058 (0.047*)	0.133
	PCoA2	0.002 (0.144)	-0.003 (0.195)	-0.024 (0.262)	0.055
Composição Qualitativa	PCoA1	0.002 (0.242)	0,005 (0.158)	0,084 (0.011*)	0.149
	PCoA2	0.000 (0.925)	-0.002 (0.404)	0.010 (0.708)	0.000
Riqueza		-0.005 (0.706)	0.021 (0.478)	-0.670 (0.019*)	0.212
Abundância		0.034 (0.743)	0.090 (0.692)	-3.003 (0.150)	0.083

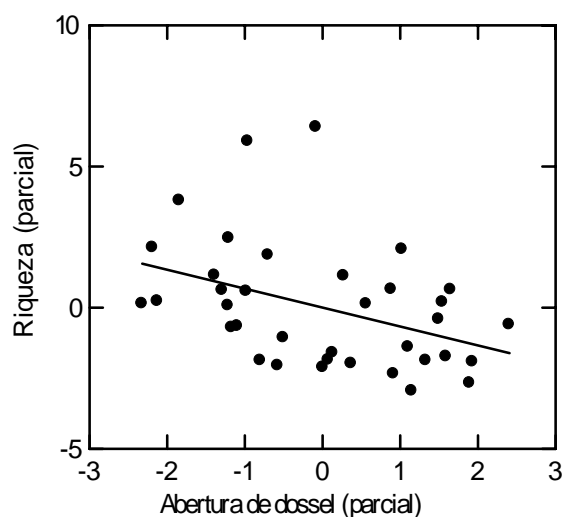


Figura 9. Gráfico de dispersão das parciais da regressão múltipla da Riqueza em relação à abertura do dossel (parcial) em 36 subparcelas das Reserva do PDBFF, Manaus, Brasil.

IV. DISCUSSÃO

A textura do solo foi o principal fator determinante da composição de espécies na parcela. Na Amazônia Central a quantidade de argila no solo aumenta gradativamente ao longo do gradiente topográfico, variando de muito arenoso e podzólico nas áreas mais baixas à argiloso, nos platôs (Chauvel *et al.* 1987). Além disso, as áreas adjacentes aos riachos são mais úmidas e as mais altas (platôs) são mais e secas. Como o gradiente examinado é na verdade um gradiente composto, não é possível saber qual o verdadeiro fator causal do padrão de distribuição observado. É possível que o gradiente de composição observado em relação à argila seja uma resposta à tolerância ao estresse hídrico de determinadas espécies de pteridófitas. Este grupo é muito dependente da água tanto para a reprodução sexuada quanto para o estabelecimento no estágio inicial do ciclo de vida (gametófito) (Page 2002). Além disso, Fine *et al.* (2004) demonstrou que a especialização por hábitat em árvores da Amazônia peruana é o resultado da interação entre a pressão dos herbívoros e o tipo de solo (arenoso e argiloso). O pH do solo também é extremamente importante no estabelecimento dos esporófitos de pteridófitas (Ranal, 1995) e esteve correlacionado ao teor de argila no presente estudo. O pH do solo influencia a disponibilidade de nutrientes para plantas e, portanto pode definir limites para o estabelecimento das espécies.

Várias pteridófitas são especialistas edáficas enquanto outras sofrem pouca variação na abundância em função do solo. Tuomisto & Poulsen (1996) observaram que um terço das espécies coletadas estavam restritas a apenas uma categoria de solo e apenas 10% estavam representadas nas três categorias (solo pobre, solo intermediário e solo rico) no oeste da Amazônia. Na escala da paisagem, Tuomisto *et al.* (2003b) também observaram segregação espacial devido a fatores edáficos. A especialização por tipos de solos pode surgir independentemente várias vezes na história evolutiva de um grupo como demonstrado na tribo Protieae (Burseraceae) no Oeste da Amazônia (Fine *et al.* 2005).

O padrão observado de substituição de espécies ao longo do gradiente de argila indica haver especificidade de algumas espécies por ambientes argilosos ou arenosos. Por haverem espécies diferentes em cada ponto do gradiente, o teor de argila é determinante à composição, mas não à riqueza nem à abundância. O fato de haver um *turnover* de espécies, apesar do número de espécies não ser determinado pelo teor de argila reforça a

fragilidade da riqueza como uma medida útil para o planejamento da conservação. A riqueza não é uma boa ferramenta para escolha de áreas prioritárias em regiões aparentemente homogêneas. A complementaridade em relação às reservas previamente estabelecidas é um critério mais útil à conservação.

O gradiente de inclinação não teve efeito significativo sobre composição quantitativa. Áreas planas podem representar ambientes arenosos e encharcados, próximos a riachos (baixio) ou topos de morros, argilosos e bem drenados (platôs). Em locais em que o baixio e platô são próximos e as vertentes curtas, as áreas inclinadas podem receber propágulos de ambos os extremos do perfil topográfico e possuir condição ambiental intermediária. Desta forma, áreas inclinadas possuiriam maiores riqueza e abundância, como foi observado neste trabalho e por Costa (2006). Apesar disso, áreas inclinadas possuiriam elementos das áreas planas altas e baixas, mas não uma composição diferenciada. Portanto, a maior riqueza e abundância das áreas inclinadas pode ser consequência de espécies que estejam se estabelecendo devido a uma fonte de propágulos de áreas próximas ambientalmente mais favoráveis. Esse processo é denominado efeito de massa (Schmidha e Wilson 1985) e sua importância na determinação de comunidades vegetais foi previamente sugerido nos trabalhos de Tuomisto (1995) e Svenning (1999), mas não foi testado na Amazônia.

Apesar do gradiente de inclinação não refletir mudanças graduais na composição florística nas Reservas do PDBFF amostradas neste trabalho, Costa *et al.* (2005) observaram um efeito da inclinação sobre a composição de pteridófitas em floresta de terra firme da Reserva Ducke, a menos de 70 km do PDBFF. Tanto no PDBFF quanto na Reserva Ducke, a vertente pode ser favorável ao estabelecimento da maioria das espécies e ser composta por comunidades mistas, com maior riqueza e abundância. Porém, nas áreas amostradas por Costa *et al.*, os baixios são largos e no PDBFF a maioria dos baixios são estreitos e os cursos de rio encaixados no relevo. Portanto, no estudo feito na Reserva Ducke, a distância entre os baixios e os platôs é, em geral, maior. Assim, mudanças na composição de espécies em relação ao gradiente de inclinação podem ser mais graduais e constantes. Por inclinação covariar com as características físico-químicas do solo e refletir variações em aspectos de drenagem de água, deposição e remoção de liteira, os efeitos causais associados à inclinação são especulações.

A composição da comunidade também respondeu à abertura do dossel, porém este efeito foi mais sutil e não linear. Estima-se que apenas 2% da luz solar incidente atinjam o solo de florestas tropicais (Hogan e Machado 2002). A pequena amplitude de abertura

do dossel registrada nesse estudo (entre 4 e 8,30% em média por parcela), foi suficiente para determinar diferenças na composição de pteridófitas terrestres e hemiepífitas. Apesar da hipótese de que a luz seja um recurso limitante às pteridófitas de subosque, a riqueza e a abundância nas parcelas mais escuras foi maior e o padrão de distribuição das espécies ao longo do gradiente de luz foi hierárquico, havendo acréscimo de espécies a medida que diminui a abertura do dossel.

Muitas espécies estiveram associadas exclusivamente a ambientes escuros, que são também mais úmidos. Um efeito sutil de abertura de dossel sobre a composição de pteridófitas da Amazônia também foi encontrado por Jones *et al* (2005) tanto para dados quantitativos como qualitativos. Em campo foi observado que na época da seca (maio a novembro) muitos indivíduos de pteridófitas estavam murchos e ressecados. A tolerância à sombra de plantas de subosque deve determinar uma grande sensibilidade a níveis mais altos de luz. Montgomery e Chazdon (2002) mostraram que pode haver partição do gradiente de luz mesmo quando a amplitude do gradiente é curta, como ocorre no subosque da floresta. Entretanto, no presente estudo não ocorreu uma partição uniforme do gradiente de luz entre as espécies, mas sim um acúmulo de espécies em uma pequena região do já curto gradiente de luz.

Porém, os dados de luz utilizados nas análises representam uma média por parcela, desprezando a heterogeneidade de luz ao longo dos 250 m amostrados. Na análise da relação entre as pteridófitas imediatamente próximas ao local de estimativa de luz e inclinação do terreno, a luz continuou tendo efeito sobre a comunidade de pteridófitas. Já as repetições de coletas de solo na mesma parcela foram analisadas como uma amostra única. A **média** do teor de argila nos 250 m comprimento da parcela não esteve relacionado à composição das plantas em apenas 20 m de comprimento. Os efeitos de argila foram perceptíveis em grande escala. Apesar da amplitude do gradiente na área de estudo ser grande, dentro da parcela a variação é muito menor. A caracterização **média** da textura do solo na parcelas pode ser eficiente para comparações entre parcelas, mas não para representar as condições pontuais de subamostras de cada uma das parcelas. Processos associados à argila são determinantes da composição e podem ocorrer em microescala. Efeitos como o pH do solo são locais. Os resultados sugerem que há especialização de pteridófitas por microhábitats na Amazônia Central, como foi demonstrado com palmeiras (Svenning 1999).

Fim da teoria Neutra?

Em todas as análises, o ambiente foi melhor preditor das variações na composição da comunidade de pteridófitas do que a localização geográfica. A distância entre as parcelas não determinou diferenças entre elas.

Uma das predições do modelo neutro é a de que a similaridade florística decresce monotonicamente a medida que aumenta a distância espacial entre os pontos de amostragem. Na escala de 150 km² do presente trabalho, a ausência de autocorrelação espacial sugere que não há efeito de dispersão.

Samambaias reproduzem-se pela intensa produção de esporos pequenos e dispersos por vento, capazes de viajar por milhares de quilômetros (Wolf *et al* 2001). Um único indivíduo chega a produzir dezenas de milhões de esporos (Kramer, 1995 apud Ponce, 2002). Apesar de haver poucos ventos turbulentos no subosque da floresta (Kruijt *et al.* 2000), tempestades de ventos, clareiras e aberturas no dossel sobre leitos de rios podem permitir que esporos atravessem o dossel da floresta, onde ocorrem ventos de longo alcance. Portanto, é possível que os esporos presentes na massa de ar do subosque das florestas tropicais possam de ser dispersos por longas distâncias em eventos esporádicos. Apesar da ampla capacidade de dispersão das pteridófitas, Muñoz *et al* (2004) demonstrou que entre ilhas ao redor da Antártida existe uma distância máxima de dispersão, condicionada pela viabilidade dos esporos após viagens nas correntes de vento. Apesar disso, há várias espécies cosmopolitas (p. ex. *Pteridium aquilinum* e *Pitogramma calomelanos*). Trinta e duas das 63 espécies amostradas nesse estudo também foram encontradas em um levantamento qualitativo feito a mais de 600 km da região de Manaus (Freitas & Prado 2005). Costa *et al.* (2005), comparando grupos de herbáceas de florestas de terra firme da Amazônia Central, sugere que samambaias são boas indicadoras de condições ambientais locais, mas não de padrões em mesoescala, por serem facilmente dispersas e por possuírem uma história evolutiva antiga.

Por outro lado, as samambaias produzem uma quantidade enorme de esporos, que são depositados próximos à planta mãe (Wolf *et al* 2001). Espera-se que em escalas menores o efeito dos padrões de dispersão seja mais forte. Jones *et al.* (2005) testou essa hipótese, considerando o efeito da distância geográfica como indicador de efeito de dispersão, mas concluiu que mesmo em escala de 5.7 km² limitações na dispersão foram pouco importante como determinantes das variações na composição de pteridófitas de florestas tropicais. Seria mais uma forte evidência de que a Teoria Neutra deve ser reformulada? Investigar as limitações ambientais será suficiente para a compreensão da

distribuição das espécies de pteridófitas em mesoescala? Segundo Hubbell (2002), o próprio autor da Teoria Neutra, será necessário desenvolver modelos mistos, que incorporem dinâmica neutra dentro de uma mesma mancha de hábitat, mas não entre hábitats diferentes (Hubbell, 2002). Ainda assim, será difícil testar essa abordagem, pois hábitats são contínuos e não discretos (Mitchell, 2005). A teoria provê uma hipótese nula para testarmos os efeitos do ambiente sobre a comunidade de plantas. Além disso, há trabalhos que dão suporte parcial ao modelo (Tuomisto *et al.* 2003a, Condit *et al.* 2003), mas numa escala muito ampla, de milhares de quilômetros.

Além disso, processos estocásticos espaciais são sempre negligenciados nos modelos de previsão de distribuição de espécies por serem imprevisíveis. Eventos como “blowdowns” são catastróficos em escala local, mas ocupam uma área pequena da bacia Amazônica (Nelson *et al.*, 1994). Erros de amostragem também ocorrem, e a população que estamos medindo hoje pode ser uma função de condições ambientais passadas e não medidas.

Dois características do bioma Amazônico tornam a seleção de áreas prioritárias para a conservação particularmente complexa: a heterogeneidade de ambientes mesmo em áreas aparentemente homogêneas e a dificuldade de se amostrar a diversidade biológica. A fisionomia das três reservas estudadas é classificada como Floresta Tropical de Terra-Firme. Essa classificação desconsidera a heterogeneidade ambiental e florística apresentada neste estudo. Mesmo imagens de satélite, que são capazes de representar a heterogeneidade da topografia não substituem os inventários. Tuomisto *et al.* (2003b) identificaram importantes quebras na composição de pteridófitas e melastomatáceas que não são captadas por imagens de satélites na Amazônia equatorial. Reservas pequenas (ca. de 1000 ha) podem subrepresentar a diversidade das florestas de terra firme pois as variações na composição de espécies de pteridófitas não são óbvias. Mesmo que as implicações práticas sejam vantajosas, o planejamento de unidades de conservação baseado em categorias grosseiras de fisionomias é questionável sem dados coletados em campo.

V. CONCLUSÕES

O teor de argila foi o principal fator determinante da composição de espécies, a abertura do dossel também teve efeito, porém mais sutil. Esses resultados indicam que a comunidade é estruturada por nichos, e não por dispersão, estando de acordo com a escola determinista. O modelo ambiental tem sido consistentemente melhor preditor da comunidade de plantas na Amazônia, especialmente pteridófitas e melastomatáceas (Ruokolainen 1997, Tuomisto 2003 a, b e c). A distância espacial entre as parcelas não explicou a dissimilaridade florística entre elas. Esse resultado contraria as previsões da Teoria Neutra.

Deve haver especificidade de algumas espécies por ambientes argilosos ou arenosos, pois há substituição de espécies. O teor de argila é um preditor importante da composição, mas não da riqueza ou abundância. Porém, não podemos afirmar que a argila é o fator causal das variações encontradas, apenas que é uma variável indicativa das condições ambientais locais como pH e umidade.

O efeito de luz sobre a comunidade foi mais fraco. A luz pode não ser um recurso limitante às pteridófitas de subosque, pois a riqueza e a abundância nas parcelas mais escuras foi maior. Houve acréscimo de espécies a medida que diminui a abertura do dossel. Muitas espécies estiveram associadas exclusivamente a ambientes escuros, que são também mais úmidos. A tolerância à sombra de plantas de subosque deve determinar uma grande sensibilidade a níveis mais altos de luz.

A ausência de autocorrelação espacial sugeriu que não há efeito de dispersão. É possível que os esporos presentes na massa de ar do subosque das florestas tropicais sejam facilmente dispersos. Mesmo que os esporos dispersem para muitas regiões, as condições ambientais devem ser determinantes ao estabelecimento dos indivíduos. Portanto, pteridófitas não são limitadas por dispersão, mas só se estabelecem em determinados tipos de ambiente.

A compreensão dos padrões de distribuição de espécies é fundamental a conservação, especialmente na Amazônia onde as áreas prioritárias não são evidentes e a heterogeneidade ambiental é pouco compreendida. Estudos de diversidade beta de florestas tropicais são a base teórica para o planejamento de reservas.

CAPÍTULO 2.

**Redução de esforço x retenção de informação – teste da
*largura da parcela.***

I. INTRODUÇÃO

A intensidade do esforço amostral, a deposição e a formas das parcelas influenciam as conclusões obtidas nos trabalhos. A padronização das formas de amostragem torna os estudos comparativos, mas é geralmente negligenciada por ecólogos.

Amostragens pequenas podem ser insuficientes para a detecção de efeitos de variações no ambiente sobre os organismos estudados. Por outro lado, quanto maior a amostra ou o número de amostras, maiores os custos em campo e em laboratório. O processamento, identificação, registro e acondicionamento do material coletado, bem como a organização e análise da planilha de dados serão mais demorados quanto maior o número de organismos amostrados. Para organismos sésseis como plantas, que são amostrados em parcelas, o tamanho da parcela determina o número de organismos amostrados e, portanto o tempo e custo de amostragem e processamento.

A extensa área do bioma amazônico e os recursos financeiros limitados para estudos exigem programas de pesquisa eficientes. Amostras informativas e não redundantes são o equilíbrio entre o excesso e a escassez de informação. O delineamento amostral utilizado neste trabalho segue as recomendações do Programa de Pesquisas em Biodiversidade (PPBio) financiado pelo Ministério de Ciência e Tecnologia com o intuito de implementar um delineamento padronizado para o monitoramento da biodiversidade brasileira. O delineamento para inventários do PPBio busca ajustar as necessidades amostrais de diversos grupos biológicos dentro das mesmas unidades amostrais (parcelas). Para tanto, as parcelas terrestres possuem comprimento fixo de 250 m, mas a largura é determinada pelo pesquisador, de acordo com seu organismo de interesse. Na Reserva Florestal Adolpho Ducke, Amazônia Central, Castilho (2005) utilizou 40 m de largura para inventários de árvores acima de 30 cm de DAP. Já Costa (2005) utilizou 2 m para a amostragem de plantas herbáceas. Braga-Neto (2005) utilizou 25 cm para fungos de liteira e Nogueira (2006) 10 m para lianas lenhosas acima de 1 cm DAP.

Amostrar todos os tipos de organismos na mesma largura de parcela não é eficiente. Para os organismos grandes será necessário amostrar uma área grande, o que acarreta em grandes números dos organismos pequenos. Portanto, o tamanho da parcela deve ser ajustado de forma que haja número suficiente de organismos para análise. Porém, nem sempre parcelas maiores acarretam em mais informação. Idealmente, o

tamanho de parcela para um grupo de interesse deve ser determinado através de estudos de rarefação. Áreas de um tamanho grande são amostradas e então se analisa quanto de informação é retida em sub-amostras desta área. Esta é a abordagem que foi adotada no presente estudo.

Outros pesquisadores envolvidos no PPBio, mostraram que é possível reduzir consideravelmente o tamanho ou número de sub-amostras, com pouca perda de informação. Santos *et al.*(2001), demonstraram que mais de 75% da informação é retida utilizando apenas 12,5% das amostras dos ácaros de que foram inventariados em uma savana Amazônica. Essa redução tornaria o projeto US\$ 45.000 (88%) mais barato.

O ajuste da largura da parcela será importante para os futuros inventários de pteridófitas nos sítios do PPBio atualmente implantados no Parque Nacional do Viruá (RR), Maracá (RR), Caxiuanã (PA), ReBio do Uatumã (AM-em implementação).

O objetivo deste capítulo é testar se a largura da parcela utilizada neste trabalho poderia ser reduzida sem que houvesse perda de informação ecológica relevante.

II. MÉTODOS

Delineamento amostral

A partir dos dados coletados nas parcelas de 250 x 2,5m de largura (ver métodos cap. 1), foram feitas sub-amostragens, para determinar os resultados que seriam obtidos utilizando-se 1 e 2 m de largura de parcela. Para tanto, foram criados 2 sub-grupos que compreendem sub-amostras do inventário total. O primeiro sub-grupo inclui somente as plantas amostradas no primeiro metro de largura da parcela. O segundo sub-grupo inclui as plantas amostradas nos dois primeiros metros da largura da parcela. Cada sub-grupo simula diferentes larguras de parcela que podem ser usadas em estudos futuros (fig. 1).

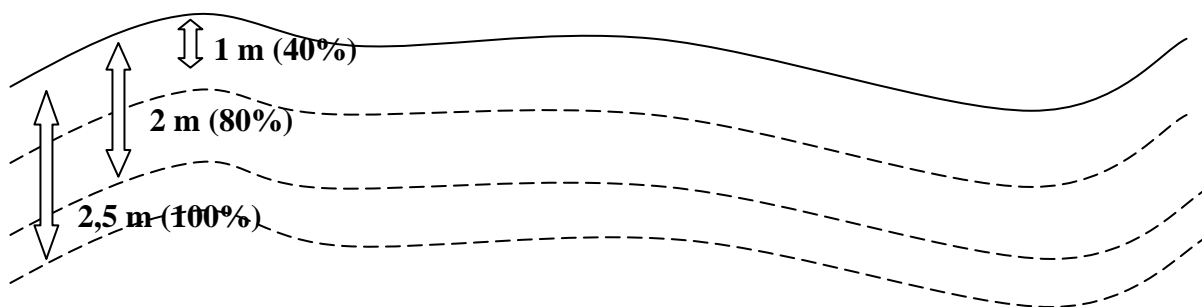


Figura 1. Ilustração do método de sub-amostragem por diferentes larguras de 38 parcelas nas Reservas do Km 41, Cabo Frio e Gavião do PDBFF, Manaus, Brasil.

Análise Estatística

A composição de espécies em cada uma das três larguras de parcela foi resumida a 2 eixos através da Análise de Componentes Principais (PCoA) após padronização das abundâncias de espécies por unidade amostral. Regressões múltiplas foram usadas para avaliar a influência das variáveis ambientais sobre a riqueza (número de espécies), abundância (número de indivíduos) e composição das parcelas. Também foram feitas correlações entre os eixos correspondentes da PCoA, para cada par de larguras de parcela. O teste de Mantel foi usado para testar se a variação da composição da comunidade das sub-amostras é similar à variação na amostra total.

Para determinar a forma do aumento no número de espécies e de indivíduos à medida que aumenta o número de parcelas amostradas, foram feitas curvas de acumulação de espécies (Rarefação baseada nas Unidades Amostrais, Gotelli & Colwell, 2001) para cada sub-amostra e para a amostra total.

Assim como no capítulo anterior, uma parcela teve que ser excluída das análises incluindo a variável abertura de dossel. As espécies do gênero *Selaginella* foram excluídas. Os métodos de análise estão detalhados no primeiro capítulo.

As ordenações por PCoA e os testes de Mantel foram feitos em PATN (Belbin, 1992), as regressões em Systat (Wilkinson, 1998) e as curvas de acumulação no EstimateS (Colwell, 1997; <http://viceroy.eeb.uconn.edu/estimates>). Assim como no capítulo anterior, uma parcela teve que ser excluída das análises incluindo a variável abertura de dossel. As espécies do gênero *Selaginella* foram excluídas. Os métodos de coleta e análise dados estão detalhados no primeiro capítulo.

III. RESULTADOS

Redução de esforço x retenção de informação

Foram feitas simulações dos resultados que seriam obtidos caso a largura da parcela fosse reduzido para 2 ou 1 metro, que representa uma redução de 20 ou 60 % da área total amostrada. Considerando todas as espécies terrestres epífitas e hemiepífitas com exceção das *Selaginellas* spp., não ocorreu estabilização da curva espécie área, mesmo para a amostra total (2,5 m). A redução de 60% no tamanho da parcela representou uma diminuição de 52 para 44 espécies e de 8890 para 3562 indivíduos. A redução de 20% na largura da representou uma redução de 2 espécies e 1835 indivíduos no inventário de pteridófitas. Porém o desvio padrão foi grande (Fig 1).

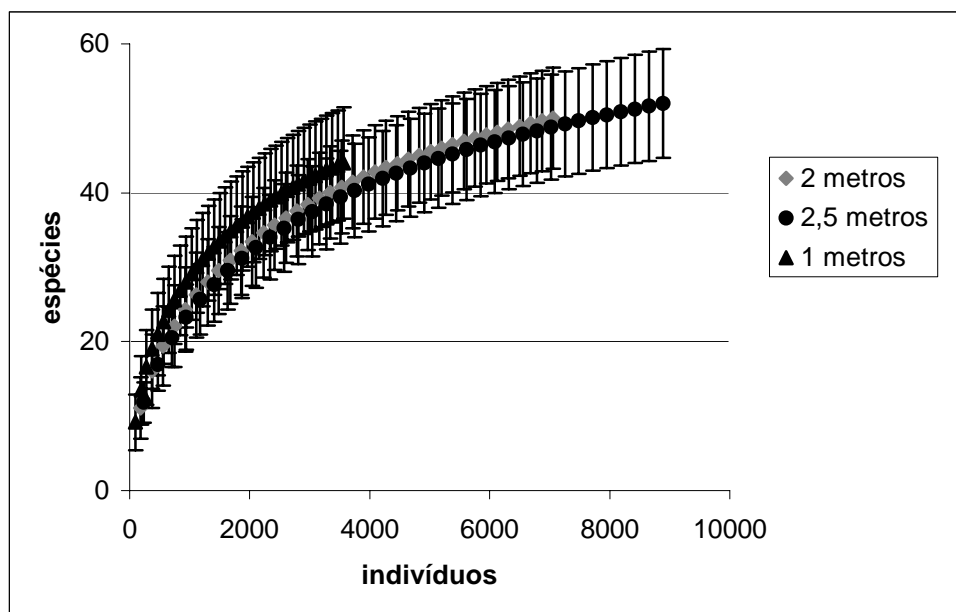


Figura 1. Curva de acumulação de espécies em diferentes larguras das 37 parcelas da Reserva do PDBFF, Manaus, Brasil.

As correlações entre o 1º eixo da ordenação por PCoA da amostra total e das sub-amostras contendo 80 e 40 % da amostragem total foram altas e significativas. Porém, a correlação entre os 2ºs eixos da PCoA só foram significativas para a comparação entre a amostra total e a amostra com 20 % de redução de esforço (fig. 2). As relações entre as matrizes de distância florística para todas as comparações entre amostra total e sub-amostras também foram altas e significativas (tab. 1).

Tabela 1. Resultados dos testes de Mantel entre as matrizes de dissimilaridade florística (Bray-Curtis após padronização por unidade amostral) em diferentes larguras das 37 parcelas da Reserva do PDBFF, Manaus, Brasil.

	p	R ²
1m X 2m	0.000	0.975
1m X 2,5m	0.000	0.961
2m X 2,5m	0.000	0.992

Diversidade Beta de Pteridófitas da Amazônia Central

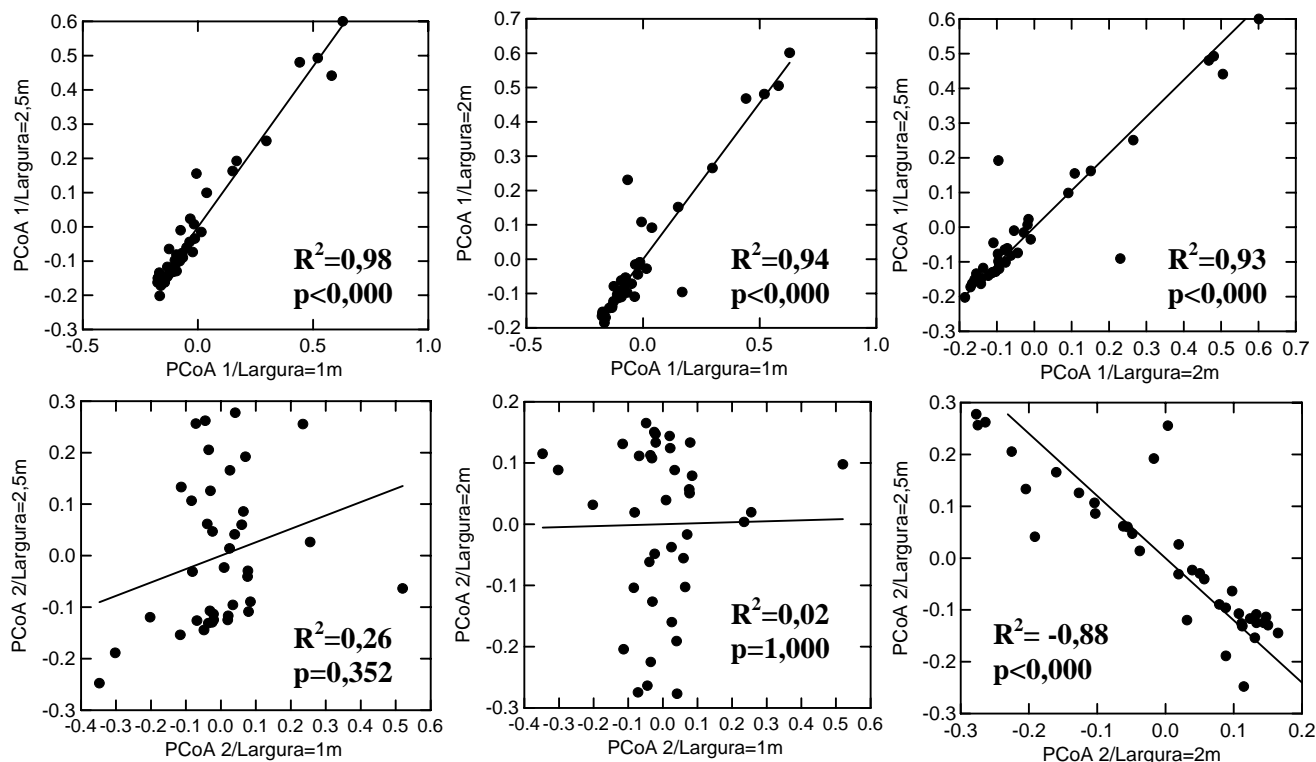


Figura 2. Relações entre os eixos de ordenação por PcoA obtidos para 1, 2 e 2.5 metros de largura de 37 parcelas da Reservas do PDBFF, Manaus, Brasil.

O efeito do teor de argila foi consistente e esteve relacionado aos eixos da PCoA em todas as larguras de parcela testadas. O efeito de inclinação do terreno também foi consistente e não-significativo para todas as larguras de parcela. O efeito de abertura do dossel (luz) não foi consistente. Utilizando um metro como largura de parcela, a abertura do dossel esteve relacionada aos dois eixos da PCoA. Já para dois metros de largura, a abertura de dossel não esteve relacionada a nenhum eixo. Para a largura de 2,5 m, a abertura de dossel esteve relacionada apenas ao eixo 1 (tab. 2).

Tabela 2. Resultados da regressão múltipla entre os eixos de ordenação e as variáveis ambientais em diferentes larguras das 37 parcelas das Reserva do PDBFF, Manaus, Brasil.

Fator	1 m		2 m		2,5 m	
	PCoA1	PCoA2	PCoA1	PCoA2	PCoA1	PCoA2
Teor de argila	-0,004 (0,009)*	-0,001 (0,173)	-0,003 (0,025)*	-0,003 (0,003)*	-0,004 (0,006)*	0,002 (0,024)*
Inclinação	-0,004 (0,517)	-0,006 (0,125)	-0,003 (0,573)	0,002 (0,487)	-0,006 (0,275)	-0,007 (0,073)
Abertura do dossel (luz)	-0,063 (0,044)*	0,049 (0,028)*	-0,054 (0,085)	0,019 (0,306)	-0,064 (0,032)*	0,002 (0,911)
R ²	0,213	0,117	0,147	0,293	0,239	0,271

IV. DISCUSSÃO E CONCLUSÕES

A redução do esforço amostral em 60% causou uma redução número de espécies estimada de 52 para 44. Um metro teria reduzido a representação das espécies, porém, inventários em parcelas não são a melhor maneira de se fazer levantamentos da riqueza de uma região, pois cobrem uma área pequena se comparada com coletas aleatórias ao longo de sistemas de trilhas. De qualquer forma, riqueza não é o índice mais relevante à compreensão da distribuição de organismos no ambiente. A identidade das espécies é mais importante do que o número absoluto. A partir dos 2 metros de largura da parcela, é preciso aumentar o número de indivíduos em mais de 500 pra que se acrescente uma espécie. Isso acarreta em maiores custos em campo e em laboratório, planilhando e analisando dados e pode ser pouco produtivo. O número de espécies em uma região raramente estabiliza. Magurran e Henderson (2003) observaram após 21 anos de coletas em um canal no Reino Unido, que 61% das espécies eram detectadas em no máximo um terço dos anos, sendo portanto pouco freqüentes.

Porém, a correlação entre a dissimilaridade florística nas diferentes larguras da parcela foi alta. A forte correlação entre a composição de uma parcela e de uma sub amostra dela indica que mesmo com a redução de esforço amostral os padrões mais fortes da composição continuariam sendo bem representados.

Os eixos da ordenação só estiveram correlacionados entre a amostragem total e a amostragem com redução de 20%. Entretanto, os diferentes eixos de ordenação podem estar captando efeitos diferentes em cada ordenação e a comparação direta entre os eixos não é provavelmente muito adequada para detectar correlações entre padrões florísticos de diferentes matrizes. Além disso, a porcentagem de variação captada por cada eixo nas diferentes ordenações também varia, fazendo com que as comparações não se refiram a mesma proporção de variância para cada grupo de dados.

O delineamento amostral do PPBio é adequado para estudos dos efeitos de fatores edáficos e topográficos e fatores que estejam correlacionados com estes, por minimizar a heterogeneidade interna da parcela para estes fatores. O efeito de argila no primeiro eixo foi consistente para todos os tamanhos de parcela considerados, o que mostra que amostras pequenas são suficientes para captar os efeitos ambientais mais fortes. As análises do segundo eixo (que capta os efeitos residuais do eixo 1) não mostraram efeito do teor de argila, indicando que houve perda de informação com a redução de 60% da amostra. O efeito de argila, apesar de consistente, pode estar sendo

subestimado nas parcelas menores. Como foi discutido no Capítulo 1, o teor de argila é um indicador de condições ambientais que inclui gradientes de disponibilidade de nutrientes, pH e drenagem. Parcelas com 1 m de largura podem estar subestimando determinados fatores. Análises mais refinadas devem ser feitas para esclarecer melhor se a redução no esforço está acarretando em perda de informação sobre a relação entre pteridófitas e fatores edáficos.

O efeito de luz não foi consistente. Por ser um efeito sutil, é provável que o número de indivíduos nas parcelas mais estreitas tenha sido insuficiente. Efeitos sutis demandam amostragens maiores seja em tamanho ou em número de parcelas.

Portanto, a redução de 60% na largura da parcela subestimaria a importância do teor de argila sobre a composição de pteridófitas. A redução de 20% na largura da parcela mascararia o efeito de luz. É possível que exista um efeito ainda mais sutil de inclinação sobre a composição das pteridófitas que teria sido captado caso a parcela fosse mais larga. O tamanho da amostragem depende do objetivo do estudo e dos efeitos estudados. Parcelas de 1 ou 2 metros de largura teriam sido inadequadas para algumas das questões propostas, mas seriam suficientes para a compreensão dos padrões mais fortes.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Belbin, L. 1992. PATN: Pattern Analysis Package. CSIRO, Camberra, Australia.
- Braga-Neto, R. 2005. Diversidade e padrões de distribuição de fungos marasmióides (Tricholomataceae, Agaricales, Basidiomycotina) decompositores de liteira fina em florestas de terra-firme na Amazônia Central. Projeto de Mestrado. INPA.
- Castilho, C. 2005. Variação espacial e temporal da biomassa arbórea viva em 64 km² de floresta de terra firme da Amazônia Central. Tese de Doutorado. INPA.
- Chauvel, A.; Lucas, Y.; Boulet, R. 1987. On the genesis of the soil mantle of the region of Manaus, Central Amazonia, Brasil. *Experientia* 43: 234-240.
- Clark, D. B. 2002. Los factores edáficos y la distribución de las plantas. In Guariguata, M.; Kattan, G. (eds). *Ecología y Conservación de Bosques Neotropicales*. Cartago, Costa Rica, Ediciones LUR.
- Condit, R.; Pitman, N.; Leigh Jr., E. G.; Chave, J.; Terborgh, J.; Foster, R. B.; Nunez, P.; Aguilar, V. S.; Valencia, R.; Villa, G.; Muller-Landau, H. C., Losos, H.; Hubbell, S. P. 2002. Beta diversity in tropical forest trees. *Science* 295: 666-669.
- Costa, F. R. C.; Magnusson, W. E.; Luizão, R. C. Mesoscale distribution patterns of Amazonian understorey 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 . *In preparation*
- Costa, M. A. S.; Prado, J.; Windisch, P.; Freitas, C.A.A.; Labiak, P. 1999. Pteridophyta. In Ribeiro, J. E. L.; Hopkins, M. J. G.; Vicentini, A.; Sothers, C. A.; Costa, M. A. S.; Brito, J. M.; Souza, M. A.; Martins, L. H.; Lohmann, L. G.; Assunção, P. A. C. L.; Pereira, E. C.; Silva, C. F.; Procópio, L. C. Flora da Reserva Ducke –Guia de identificação das plantas vasculares de uma floresta de terra firme na Amazônia Central. INPA. Manaus.
- Costa, M. A. S.; Prado, J. 2005. Flora da Reserva Ducke, Amazonas, Brasil: Pteridophyta-Metaxyaceae. *Rodriguésia* 56(86): 72-73.
- Duivenvoorden, J. F., 1996. Patterns of tree species richness in rain forests of the middle Caqueta area, Colombia, NW Amazonia. *Biotropica* 28: 142-158.
- Duivenvoorden, J. F., Svenning, J. C.; Wright, S. J. 2002. Beta diversity in tropical forests. *Science* 295: 636-637.
- Ferri, M. G.; Menezes, N. L.; Monteiro, W. R. 1981. Glossário Ilustrado de Botânica. Editora Nobel, São Paulo, Brasil.
- Frazer, G. W.; Canham, C. D. 1999. Gap Light analyzer - version 2.0. Simon Fraser University, Burnaby, British Columbia, Canada. Institute of Ecosystem Studies, Millbrook, NY, USA. www.ecostudies.org/gla.
- Freitas, C. A. A.; Prado, J. 2005. Lista anotada das pteridófitas de florestas inundáveis do alto Rio Negro, Município de Santa Isabel do Rio Negro, AM, Brasil. *Acta Botanica Brasileira* 19(2): 399-406.
- Freitas, C. A. A. de; Prado, J. 2005. Flora da Reserva Ducke, Amazonas, Brasil: Pteridophyta-Dryopteridaceae. *Rodriguésia* 56(86): 49-52.
- Fine, P. V. A.; Mesones, I.; Coley, P. D. 2004. Herbivores Promote Habitat Specialization by Trees in Amazonian Forests. *Science* 305: 663-665.
- Fine, P. V. A.; Daly, D. C.; Muñoz, G. V.; Mesones, I.; Cameron K. M. 2005. The Contribution of edaphic heterogeneity to the evolution and diversity of burseraceae trees in the western Amazon. *Evolution* 59(7): 1464–1478.
- Gotelli, N.J. & R. K. Colwell. 2001. Quantifying biodiversity: Procedures and pitfalls in the measurement and comparison of species richness: *Ecology*

- Letters* v. 4, p. 379–391.
- Hogan, K. P.; Machado, J. L. 2002. La luz solar: consecuencias biológicas y medición. *In: Guariguata, Manuel R. and Kattan, Gustavo (eds.), Ecología y conservación de bosques neotropicales: 119-143. Cartago, Costa Rica: Ediciones LUR.*
- Harte, J., A. Kinzig, J. Green, 1999. Self-similarity in the distribution and abundance of species. *Science* 284: 334
- Hubbell, S. P.; Foster, R. B. 1986. Biology, chance, and history and the structure of tropical rain forest tree communities. *In: Community ecology. J. Diamond & T. J. Case (eds). Harper and Row, New York.*
- Hubbell, S. P. 2001 The unified neutral theory of biodiversity and biogeography. Princeton University Press
- Hubbell, S. P. 2002. Entrevista com S. P. Hubbell. *Scientific American on-line.* [http://www.sciam.com/article.cfm?articleID=000D401A-8D9D-1CDA-B4A8809EC588EEDF&sc=I100322.](http://www.sciam.com/article.cfm?articleID=000D401A-8D9D-1CDA-B4A8809EC588EEDF&sc=I100322)
- Jones, M. M.; Tuomisto, H.; Clark, D. B.; Olivas, P. 2006. Effects of mesoscale environmental heterogeneity and dispersal limitation on floristic variation in rain forest ferns. *Journal of Tropical 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 scale. *Ecology* 86 (9): 2473-2486.
- Kessler, M. 2002. Range size and its ecological correlates among the pteridophytes of Carrasco National Park, Bolivia. *Global Ecology & Biogeography* 11: 89–102.
- Kneitel, J. M.; Chase, J. M. 2004. Trade-offs in community ecology: linking spatial scales and species coexistence. *Ecology Letters* 7: 69–80.
- Kramer, K.U.; Schneller, J. J.; Wollenweber, E. 1995. Farne und Farnverwandte, Erste Auflage. Thieme Verlag, Stuttgart, Germany.
- Kruijt, B.; Malhi, Y.; Lloyd, J.; Nobre, A. D.; Miranda, A. C.; Pereira, M. G. P.; CULF, A.; Grace, J. 2000. Turbulence statistics above and within two Amazon Rain Forest Canopies. *Boundary-Layer Meteorology* 94: 297–331.
- Laurence, W. F. 2001. The hyper-diverse Flora of the Central Amazon-An overview. *In Lessons from Amazonia. in The Ecology and Conservation from a Fragmented Forest. Bierreegard Jr. R. O.; Gascon, C.; Lovejoy, T. E.; Mesquita, R. (eds). Yale University Press, New Haven and London.*
- Leigh Jr, E. G.; Davidar, P.; Dick, C. W.; Puyravaud, J-P.; Terborgh, J.; ter Steege, H.; Wright, S. J. 2004. Why do some tropical forests have so many species of trees? *Biotropica* 36(4): 447-473.
- Lellinger, D. B. 1994. Hymenophyllaceae. *In: A.R.A.G. Rijn (ed.). Flora of the Guianas. Koeltz Scientific Books. Koenigstein.*
- Nogueira, A. 2006. Variação da densidade, área basal e biomassa de lianas em 64 km² de floresta de Terra-Firma da Amazônia Central. Dissertação de Mestrado. INPA.
- Magnusson, W. E.; Mourão, G. 2003. Estatística Sem Matemática. Editora Planta, Londrina.
- Magnusson, W. E.; Lima, A. P.; Luizão, R.; Luizão, F.; Costa, F. R. C.; de Castilho, C. V.; Kinupp, V. P. 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>
- Magurran, A. E.; Henderson, P. A. 2003. Explaining the excess of rare species in natural species abundance distributions. *Nature* 422Ç 714-716.

- Margules, C. R., R. L. Pressey & P. H. Williams, 2002. Representing biodiversity: data and procedures for identifying priority areas for conservation. *Journal of Bioscience* 27(4): 309-326.
- McCune, B.; Mefford, M. J. 1999. PC-ORD. Multivariate analysis of ecological data. MjM software, USA.
- Mertens, J. 2004. The characterization of selected physical and chemical soil properties of the surface soil layer in the 'Reserva Ducke', Manaus, Brazil, with emphasis on their spatial distribution. Bachelor thesis. Humboldt University, Berlin.
- Mitchell, S. C. 2005. How useful is the concept of habitat? – a critique. *Oikos* 110(3): 634-638.
- Montgomery, R. A.; Chazdon, R. L. 2002. Light gradient partitioning by tropical tree seedlings in the absence of canopy gaps. *Ecophysiology* 131: 165-174.
- Moran, R. C. 1987. Monograph of the Neotropical fern genus *Polybotria* (Dryopteridaceae). *Illinois Natural History Survey Bulletin* 34(1): 1-138.
- Moran, R. C. 2000. Monograph of the Neotropical species of *Lomariopsis* (Lomariopsidaceae). *Brittonia* 52: 55-111.
- Muñoz, J.; Felicísimo, A. M.; Cabezas, F.; Burgaz, A. R.; Martínez, I. 2004. Wind as a Long-Distance Dispersal Vehicle in the Southern Hemisphere. *Science* 304: 1144-1147.
- Murray B.R.; Lepschi B. J. 2004. Are locally rare species abundant elsewhere in their geographical range? *Austral Ecology* 29: 287-293.
- Nelson, B. W.; Kapos, V.; Adams, J. B.; Oliveira W. J.; Braun, A. P. G. 1994. Forest disturbance by large blowdowns in the Brazilian Amazon. *Ecology* 75(3): 853-858.
- Page, C. 2002. Ecological Strategies in Fern Evolution: a Neopteridological Overview. *Review of Palaeobotany and Palynology* 119: 1-33.
- Peres, C. A. 2005. Why we need megareserves in Amazônia. *Conservation Biology* 19(3): 728-733.
- Pires, J. M.; Prance, G. T. 1985. The vegetation types of the Brazilian Amazon. 109-145. In: G. T. Prance & T. Lovejoy (eds). Amazonia. Pergamon Press, New York, USA.
- Pitman, N. C. A.; Terborgh, J. H.; Silman, M. R.; Nunez, P.; Neill, D. A.; Ceron, C. E.; Palacios, W. A.; Aulestia, M. 2002. A comparison of tree species diversity in two upper Amazonian Rain Forests. *Ecology* 83 (11): 3210-3224.
- Ponce, M.; Mehltreter, K.; De La Sota, E. R. 2002. Análisis biogeográfico de la diversidad pteridofítica en Argentina y Chile continental. *Revista Chilena de Historia Natural* 75: 703-717.
- Poulsen, A. D.; Balslev, H. 1991. Abundance and cover of ground herbs in an Amazonian Rain Forest. *Journal of Vegetation Science* 2: 315-322.
- Prado, J. 2005. Flora da Reserva Ducke, Amazonas, Brasil: Pteridophyta-chave para as famílias. *Rodriguésia* 56(86): 27-28.
- Prado, J. 2005. Flora da Reserva Ducke, Amazonas, Brasil: Pteridophyta-Aspleniaceae. *Rodriguésia*: 56(86): 29-32.
- Prado, J. 2005c Flora da Reserva Ducke, Amazônia, Brasil: Pteridophyta-Blechnaceae. *Rodriguésia* 56(86): 33-34.
- Prado, J.; Freitas, C. A. A. de. 2005. Flora da Reserva Ducke, Amazonas, Brasil: Pteridophyta-Cyatheaceae. *Rodriguésia* 56(86): 35-37.
- Prado, J. 2005. Flora da Reserva Ducke, Amazonas, Brasil: Pteridophyta-Davalliaceae. *Rodriguésia* 56(86): 38-42.
- Prado, J. 2005a. Flora da Reserva Ducke, Amazônia, Brasil: Pteridophyta-Dennstaedtiaceae. *Rodriguésia* 56(86): 43-48.

- Prado, J. 2005b. Flora da Reserva Ducke, Amazonas, Brasil: Pteridophyta-Gleicheniaceae. *Rodriguésia* 56(86): 53-55.
- Prado, J. 2005. Flora da Reserva Ducke, Amazonas, Brasil: Pteridophyta-Grammitidaceae. *Rodriguésia* 56(86): 56-58.
- Prado, J. 2005. Flora da Reserva Ducke, Amazonas, Brasil: Pteridophyta-Lomariopsidaceae. *Rodriguésia* 56(86): 59-66.
- Prado, J. 2005. Flora da Reserva Ducke, Amazônia, Brasil: Pteridophyta-Polypodiaceae. *Rodriguésia* 56(86): 76-84.
- Prado, J. 2005. Flora da Reserva Ducke, Amazônia, Brasil: Pteridophyta-Pteridaceae. *Rodriguésia* 56(86): 85-92.
- Prado, J.; Freitas, C. A. A. de 2005. Flora da Reserva Ducke, Amazônia, Brasil: Pteridophyta-Selaginellaceae. *Rodriguésia* 56(86): 98-102.
- Prado, J. 2005. Flora da Reserva Ducke, Amazônia, Brasil: Pteridophyta-Schizaeaceae. *Rodriguésia* 56(86): 93-97.
- Prado, J. 2005. Flora da Reserva Ducke, Amazônia, Brasil: Pteridophyta-Tectariaceae. *Rodriguésia* 56(86): 103-104.
- Prado, J. 2005. Flora da Reserva Ducke, Amazônia, Brasil: Pteridophyta-Thelypteridaceae. *Rodriguésia* 56(86): 105-107.
- Prado, J. 2005. Flora da Reserva Ducke, Amazonas, Brasil: Pteridophyta-Marattiaceae. *Rodriguésia* 56(86): 69-71.
- Prado, J.; Labiak, P. H. 2005. Flora da Reserva Ducke, Amazônia, Brasil: Pteridophyta-Vittariaceae. *Rodriguésia* 56(86): 108-113.
- Pryer, K. M., H. Schneider, A. R. Smith, R. Cranfill, P. G. Wolf, J. S. Hunt & S.D. Sipes, 2001. Horsetails and ferns are a monophyletic group and the closest living relatives to seed plants. *Nature* 409(1): 618-622.
- RADAMBRASIL, 1978. Levantamento de Recursos Naturais. Vols.1-18. Ministério das Minas e Energia. Departamento Nacional de Produção Mineral, Rio de Janeiro.
- Ranal, M. A. 1995. Estabelecimento de pteridófitas em mata mesófila semidecídua do Estado de São Paulo. 2. Natureza dos substratos. *Revista Brasileira de Biologia* 55(4): 583-594.
- Ricklefs, R. E. 2004. A comprehensive framework for global patterns on biodiversity. *Ecology Letters* 7: 1-15.
- Ruokolainen, K.; Linna, A.; Tuomisto, H. 1997. Use of Melastomataceae and pteridophytes for revealing phylogeographic patterns in Amazonian rain forests. *Journal of Tropical Ecology* 13: 243-256.
- Ruokolainen, K.; Tuomisto, H. 1998. La vegetación natural de la zona de Iquitos. Pages 253-367 in Kalliola, R. and S. Flores P., eds. *Geoecología y desarrollo amazónico: Estudio integrado de la zona de Iquitos, Peru*. *Annales Universitatis Turkuensis Ser A II Vol. 114*. Turun Yliopisto, Turku.
- Ruokolainen, K.; Tuomisto, H. 2002. Beta-diversity in tropical forests. *Science*, 297: 1439.
- Santos, E. M. 2001. Densidade, diversidade e biomassa da fauna do solo em serrapilheira manipulada numa floresta secundária na Amazônia Central. Dissertação de Mestrado. INPA
- Svenning, J-C. 1999. Microhabitat specialization in a species-rich palm community in Amazonian Equador. *Journal of Ecology* 87: 55-65.
- Terborgh, J. 1973. On the notion of favorableness in plant ecology. *American Naturalist* 107 481-501.

- Tryon, R. 1989. Pteridophytes. *In*: Tropical rain forest ecosystems: biogeographical and ecological studies. H. Lieth and M. J. A. Werger (eds.). Amsterdam, Elsevier Scientific.
- Tuomisto, H.; Ruokolainen, K. 1994. Distribution of Pteridophyte and Melastomataceae along an edaphic gradient in an Amazonian Rain Forest. *Journal of Vegetation Science* 5: 25-34.
- Tuomisto, H., K. Ruokolainen, R. Kalliola, A. Linna, W. Danjoy, & Z. Rodriguez, 1995. Dissecting amazonian biodiversity. *Science* 269: 63-66.
- Tuomisto, H.; Poulsen, A. 1996. Influence of edaphic specialization on the distribution of pteridophytes in neotropical forests. *Journal of Biogeography* 23: 283-293.
- Tuomisto, H.; Ruokolainen, K.; Poulsen, A. D.; Moran, R.C.; Quintana, C.; Cañas, G.; Celi, J. 2002. Distribution and diversity of pteridophytes and Melastomataceae along edaphic gradients in Yasuní national park, Ecuadorian amazonia. *Biotropica* 34(4): 516-533.
- Tuomisto, H.; Ruokolainen K.; Yli-Halla, M. 2003a. Dispersal, environmental, 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.; Poulsen, A. D.; Ruokolainen, K.; Moran, R. C.; Quintana, C.; Celi, J.; Cañas, G. 2003c. Linking floristic patterns with soil heterogeneity and satellite imagery in Ecuadorian Amazonia. *Ecological Applications* 13: 352-371.
- Veríssimo, A.; Moreira, A.; Sawyer, D.; dos Santos, I.; Pinto, L. P. (orgs.). 2001. Biodiversidade na Amazônia Brasileira, Avaliação e Ações Prioritárias para a Conservação, Uso Sustentável e Repartição de Benefícios. Instituto SocioAmbiental / Estação Liberdade, São Paulo, Brasil.
- Vormisto, J.; Tuomisto, H.; Oksanen, J. 2004. Palm distribution patterns in Amazonian rainforests: What is the role of topographic variation? *Journal of Vegetation Science* 15: 485-494.
- Silva, F. C.(org.). 1999. Manual de análises químicas de solos, plantas e fertilizantes. Embrapa. Brasília, Brasil.
- Svenning, J-C. 1999. Microhabitat specialization in a species-rich palm community in Amazonian Equador. *Journal of Ecology* 87: 55-65
- Wilkinson, L. 1998. Systat: the system for statistics. Systat Inc. Evanston, Illinois, USA.
- Wolf, P.G.; Schneider, H.; Ranker, T. 2001. Geographic distributions of homosporous ferns: does dispersal obscure evidence of vicariance? *Journal of Biogeography* 28: 263-270.
- Young, K. R.; Leon, B. 1989. Pteridophyte species diversity in the Central Peruvian Amazon: importance of edaphic specialization. *Brittonia* 41: 388-395.