

Ecologia de lianas e o manejo de fragmentos florestais

Vera Lex Engel

Renata Cristina Batista Fonseca

Faculdade de Ciências Agronômicas - UNESP / Botucatu

Renata Evangelista de Oliveira

Instituto de Pesquisas e Estudos Florestais - IPEF

INTRODUÇÃO

As plantas trepadoras são componentes importantes das comunidades florestais. Embora ocorram em praticamente qualquer tipo de clima e comunidade vegetal onde haja árvores capazes de sustentá-las, as trepadeiras são mais abundantes, mais diversas e com uma variedade maior de formas e tamanhos nos trópicos. Mais de 90% de todas as espécies trepadeiras conhecidas no mundo estão restritas às regiões tropicais (Walter, 1971).

Trepadeiras lenhosas são conhecidas comumente como cipós ou lianas, e seus ramos, usando árvores ou outras lianas como suporte, podem atingir o dossel da floresta e aí se desenvolver muito, entrelaçando-se em várias árvores (Putz, 1984; Putz e Chai, 1987; Stevens, 1987) e podendo atingir diâmetros de 15 cm e comprimentos de até 70m (Jacobs, 1988), já que suas copas podem ser tão grandes como a das árvores que as sustentam. Constituem uma parte significativa da biomassa da floresta (Acevedo-Rodriguez e Woodbury, s.d.; Gentry, 1983) e de sua área foliar (Putz, 1983), e portanto acabam competindo com as árvores, além de interferir na sua simetria de crescimento e taxas de mortalidade.

Pelos efeitos potenciais sobre as árvores, as lianas sempre foram consideradas “pragas” do ponto de vista do manejo florestal. O corte e eliminação de cipós têm sido operações rotineiras dentre os tratamentos silviculturais voltados à produção de madeira, visando tanto a diminuição da competição com as árvores quanto a redução dos danos da colheita de madeira. Com este enfoque, uma quantidade razoável de informações sobre custos e eficácia das operações estão disponíveis para orientar decisões de manejo.

Por outro lado, em florestas alteradas e em fragmentos florestais, geralmente a abundância de cipós aumenta muito, podendo atingir níveis onde os mecanismos de auto-regulação ou homeostase do ecossistema, estando comprometidos, não são suficientes para evitar processos irreversíveis de degradação estrutural e funcional. Nestes casos, mesmo que a presença de



lianas não seja a causa primária da degradação, podem estar contribuindo para este processo, e portanto o seu controle tem sido recomendado como ferramenta de manejo conservacionista.

Entretanto, quando o enfoque é na conservação das florestas e fragmentos, e não na produção florestal em si, o que se observa é um desconhecimento dos possíveis impactos ecológicos decorrentes da eliminação de cipós na comunidade. Em decorrência do incipiente conhecimento de que se dispõe acerca da biologia de plantas trepadeiras e lianas, muitas questões diretamente ligadas ao desenvolvimento de técnicas racionais de manejo e de conservação dessas florestas ainda estão sem resposta, e as pesquisas neste campo ainda são escassas. Isso tem gerado controvérsias e polarização de discussões entre ecologistas e manejadores.

O presente trabalho apresenta um resumo do conhecimento disponível na literatura sobre os aspectos mais importantes da ecologia de trepadeiras e lianas, com o intuito de fundamentar a discussão sobre alternativas de manejo que possam ser aplicáveis a fragmentos florestais. Os dados da literatura foram enriquecidos com resultados recentes de pesquisas e observações de campo das autoras, procurando-se ilustrar algumas idéias e embasar a discussão das seguintes questões:

- Qual a importância das lianas no ciclo de crescimento e regeneração das florestas e na dinâmica de fragmentos florestais?
- Até que ponto a presença de cipós em um fragmento pode ameaçar sua sustentabilidade e resiliência?
- Existem espécies menos susceptíveis à colonização por cipós ou mecanismos de autorregulação na floresta contra o seu aumento exagerado?
- Que efeitos podem ser esperados após a eliminação de cipós em comunidades florestais?

CARACTERÍSTICAS EVOLUTIVAS DAS PLANTAS TREPADERAS

Dentre as florestas tropicais, as trepadeiras são mais abundantes na África, enquanto nos neotrópicos a abundância é intermediária e menor na Ásia (Emmons e Gentry, 1983). Por outro lado, as florestas neotropicais são as que possuem a maior diversidade de espécies trepadeiras (Richards, 1952).

Aparentemente são favorecidos em habitats úmidos e quentes de solos não muito pobres, conforme Janzen (1980), e em terrenos baixos e planos em comparação com altitudes mais elevadas (Lott et al., 1987). A densidade de lianas em todas as classes de diâmetro é maior também em solos aluviais ricos em matéria orgânica, alta CTC e PH levemente ácido quando comparada com solos ácidos e com baixa CTC, enquanto a densidade e área basal de árvores classes de tamanho equivalente praticamente não muda nos diferentes tipos de solo (Proctor et al., 1983).

O hábito trepador parece ter evoluído independentemente dentro de diferentes grupos taxonômicos. Peñalosa (1985), citando Schenck, salienta que ao menos a metade das famílias de plantas vasculares possuem espécies trepadoras, e em algumas famílias a maior parte dos gêneros apresenta este hábito, como Malpighiaceae, Hippocrataceae, Vitaceae e Convolvulaceae. Janzen (1980) assinala que a maioria das trepadeiras pertencem às famílias Apocynaceae, Aristolochiaceae, Asclepiadaceae, Bignoniaceae, Convolvulaceae, Dioscoreaceae, Euphorbiaceae, Fabaceae, Sapindaceae e Vitaceae, além de Asteraceae, Malpighiaceae, Hippocra-



theaceae e Dilleniaceae (Gentry, 1991). Esses grupos geralmente não são bem representados na flora de regiões temperadas; quando ocorrem, a maioria dos representantes não são espécies trepadeiras.

As plantas trepadeiras podem ser de natureza herbácea ou lenhosa. Quando são herbáceas ou sub-lenhosas, seu tamanho é reduzido e sua distribuição se restringe mais às áreas mais abertas, clareiras e bordas de mata (Acevedo-Rodriguez e Woodbury, s.d., Gentry, 1991), embora trepadeiras tolerantes de sub-bosque de mata fechada possam ocorrer (Givinish e Vermeij, 1976; Putz, 1984; Kelly, 1985).

O termo cipós ou lianas refere-se geralmente a trepadeiras lenhosas. Geralmente desenvolvem caules grossos, começam seu ciclo de vida como plântulas terrestres e são capazes de crescer na floresta madura (Gentry, 1991).

As lianas tendem a ser intolerantes à sombra. Muitas espécies podem germinar na sombra, e na fase de plântula ou muda são difíceis de distinguir de árvores ou arbustos jovens. Entretanto, o caule entra em uma fase de alongamento muito rápido como em plantas estioladas, o que é estimulado pela sombra. Segundo Walter (1971), em áreas abertas sob plena luz as lianas tendem a permanecer baixas, assemelhando-se a arbustos. Sob o dossel de mata fechada, tanto a baixa intensidade luminosa quanto a baixa razão entre radiação vermelha e infravermelha atuam como pistas ambientais que a planta passa a utilizar para mediar uma resposta apropriada ao clima de luz (Lee, 1988). Embora estas respostas variem entre grupos ecológicos distintos, o eixo principal é estimulado a crescer a uma taxa que pode chegar de 5 cm por dia (Janzen, 1980) até cerca de 13,0 cm por dia (Peñalosa, 1985).

Para crescer rápido mesmo em ambientes com pouca luz, e assim poder atingir o dossel e conseqüentemente o nível de iluminação ideal para o seu crescimento, as lianas adotam uma estratégia de baixa canalização de recursos para tecidos de sustentação, e justamente por isso são tão dependentes de suportes onde possam se apoiar. Este contraste nos padrões de alocação de recursos foi proposto por Darwin, citado por Peñalosa (1985), como base da vantagem adaptativa do hábito trepador, o que confere ainda ao caule das trepadeiras flexibilidade e resistência capazes de fazer com que estas cedam e dobrem-se sem se partir com a queda ou movimentos de árvores (Acevedo-Rodriguez e Woodbury, s.d.).

A necessidade de apoio causou nas lianas evolução de adaptações específicas para o hábito de trepar. Acevedo-Rodriguez e Woodbury (s.d.) resumem estas adaptações em:

- a) Plantas volúveis: crescem enrolando ramos terminais ou laterais modificados em forma de espiral, devido ao movimento de revolução sofrido pelos nós entre o caule. Aparentemente este tipo de adaptação limita a planta a ter sucesso com suportes de até 120cm de diâmetro, sem limite inferior, segundo Putz (1984). Entretanto Peñalosa (1982) verificou que plantas volúveis menos especializadas morfológicamente não se fixam bem a suportes com menos de 7,0 cm de diâmetro. Putz e Chai (1987) verificaram ainda que trepadeiras volúveis com crescimento determinado utilizam suportes de 14 a 30 cm de diâmetro.
- b) Plantas com raízes aéreas aderentes que produzem mucilagens ou crescem entre as gretas na casca das árvores. Para este grupo o diâmetro do suporte não é crítico, mas sim o tipo de casca. Entretanto, Boom e Mori (1982) não encontraram relação entre textura da casca de árvores hospedeiras e carga de lianas.
- c) Plantas com gavinhas que se desenvolvem a partir de diferentes órgãos: ramos laterais modificados, gavinhas axilares (estípulas modificadas) em Passifloráceas; folhas modifica-



das (gavinhas opostas às folhas) em Cucurbitáceas; folíolos modificados (Bignoniáceas). Gavinhas podem ainda desenvolver-se a partir da bainha foliar ou dos pedicelos de inflorescências e apresentar modificações, como discos aderentes (*Distictis*) ou terminação em três projeções filamentosas em forma de garras (*Macfadyena*). As gavinhas são órgãos sensitivos ao tato e à luz, cuja reação é de enroscar-se e em seguida entrar em processo de lignificação sobre os ramos que tocam. Segundo Boom e Mori (1982), Putz (1984) e Putz e Chai (1987), trepadeiras com gavinhas podem utilizar suportes com no máximo 10 cm de diâmetro, o que pode limitar o crescimento destas espécies em matas muito fechadas com menor abundância de árvores jovens, e favorecer seu aparecimento em áreas sucessionais precoces.

- d) Plantas escandantes com crescimento de ramos flexíveis estendidos e ramificados entre a vegetação circundante, formando uma rede. Segundo Walter (1971) a tendência de escorregar é evitada pelo desenvolvimento de acúleos, espinhos ou ganchos, como nos gêneros *Acacia*, *Caesalpinia* e *Pisonia* (Acevedo-Rodriguez e Woodbury, s.d.). Palmeiras trepadeiras como o gênero *Calamus*, comuns nas florestas asiáticas, são um bom exemplo de eficiência de trepar (Walter, 1971). Apresentam a raque foliar alongada como um flagelo flexível dotado de espinhos em forma de ganchos, e cujo caule pode alcançar até 240m de extensão sobre as copas.
- e) Presença de folhas ou ramos sensitivos que podem enroscar-se como se fossem gavinhas respondendo ao estímulo do tato. É o caso dos gêneros *Clamatis* (folhas), *Hippocratea* e *Dalbergia* (ramos).

Importante para a eficiência do mecanismo prênsil é ainda a expansão foliar tardia apresentada por lianas volúveis e com gavinhas. Segundo French (1977) esta característica é importante porque folhas grandes diminuem a efetividade de busca por suportes. Isto também foi verificado por Peñalosa (1982) para lianas que restringiram a produção de folhas a ramos vegetativos curtos não-volúveis.

Nossas observações confirmam esta hipótese, pela grande abundância em um fragmento de mata mesófila estudado, de uma Bignoniácea do gênero *Macfadyena*, que possui um alto grau de especialização morfológica dos ramos. Os ramos adaptados para trepar são providos de gavinhas em forma de garras, com entrenós longos e quase sem folhas. Somente quando o ramo atinge o dossel iluminado, expande sua folhagem e sofre grande espessamento secundário, perdendo as gavinhas. A mesma espécie possui um sistema entrelaçado de caules subterrâneos que facilitam a propagação vegetativa. Por essas adaptações, é capaz de crescer e se regenerar à sombra do dossel fechado.

Do ponto de vista ecológico, o tamanho da trepadeira e a altura máxima que esta pode alcançar parecem ser mais importantes do que o mecanismo de trepar. Segundo Richards (1952) a sinúsia constituída por lianas lenhosas grandes inclui muito mais espécies do que a de trepadeiras herbáceas, e a escassez de indivíduos de tamanho entre o de plântulas e de adulto é um indicativo do curto intervalo de tempo gasto na passagem pelos estádios intermediários de crescimento. A capacidade de atingir rapidamente alturas de 30-40m resulta numa arquitetura em que o caule principal de uma liana não é ramificado até que atinja o dossel, quando numerosos ramos são então produzidos. Muitos desses ramos são pendentes e providos de densa folhagem (Acevedo-Rodriguez e Woodbury, s.d.), e quando alcançam o solo são capazes de enraizar e voltar a trepar, formando imensas redes interligadas.



Os padrões complexos de crescimento propiciam às lianas capacidade de buscar novos apoios à medida que sua biomassa não pode mais ser sustentada pela hospedeira atual (Putz, 1984), e deste modo as plantas vão trocando de suporte à medida que se desenvolvem. Isso contraria o que se pensava anteriormente que elas acompanhariam o crescimento da árvore hospedeira desde sua fase jovem.

Lianas possuem copas bastante dinâmicas quanto à sua posição e distantes de suas raízes de até 100m (Janzen, 1980), freqüentes descontinuidades e capacidade de rebrota vigorosa (Smith e Smithson, 1975; Gentry, 1978; Vidal et al., 1997). Isso lhes confere grande capacidade competitiva, resultante de uma hábil estratégia de adaptação e sobrevivência, o que tornam infrutíferas muitas tentativas de sua erradicação de povoamentos florestais.

Embora a taxa de alongamento caulinar possa chegar a 6 cm/dia em caules com 20 cm de comprimento e a 13,6 cm/dia em caules com 100 cm de comprimento (*Ipomea phillomega*, em Peñalosa, 1985), o crescimento em diâmetro do caule de lianas é muito lento quando comparado com o de árvores. Putz (1990) estimou taxas de crescimento em diâmetro para 189 lianas de 15 espécies diferentes em Barro Colorado, Panamá, como sendo de 1,4 mm/ano, enquanto o de árvores com 30-50 cm de DAP na mesma área fica em torno de 9,0 mm/ano. Além disso, enquanto em árvores o incremento de DAP correlaciona-se negativamente com a densidade da madeira, para lianas esta correlação não é significativa, segundo o mesmo autor.

A densidade do caule em lianas também é baixa quando comparada com muitas espécies arbóreas tropicais. Castellanos et al. (1989) encontraram que a densidade média do caule de lianas em floresta decídua no México é menor do que a maioria das árvores, mas semelhante às de espécies sucessionais precoces ou pioneiras. Estas diferenças são atribuídas às anomalias que as lianas apresentam no seu método de espessamento secundário de caules trepadores em alongamento. Richards (1952) descreve a estrutura interna do caule como um certo número de cordões de xilema parcial ou completamente separados, embebidos em tecido macio de natureza parenquimatoso. O xilema secundário pode estar disposto também como uma série de cilindros produzidos por câmbios concêntricos e floema intraxial (Peñalosa, 1985).

Além de resistência e flexibilidade, a estrutura interna do caule também é muito importante por propiciar um transporte eficiente e rápido de água. Isto ocorre através da redução da resistência de transporte dos vasos condutores a um mínimo valor (Walter, 1971) e do aumento do diâmetro e da área transversal média dos vasos condutores (Peñalosa, 1985), além de ausência de paredes transversais nestes vasos ou modificações das placas de perfuração. Alguns cipós com vasos de diâmetros muito grandes, conhecidos como cipós d'água, podem fornecer até 12 litros de seiva aquosa a partir de uma seção de caule de cerca de 1m (Acevedo-Rodriguez e Woodbury, s.d.). Peñalosa (1985) salienta que os vasos condutores de lianas podem comportar-se como "tubos ideais", enquanto a maior parte das plantas lenhosas eretas alcançam apenas 20-40% da taxa de condutividade ideal.

Segundo Walter (1971) a coluna de água nestes vasos é mantida por coesão e pode facilmente ser rompida por tensões de sucção muito fortes, o que resultaria na interrupção da corrente transpiratória. Isso explica em parte a maior diversidade e abundância de lianas nos trópicos, onde tensões de sucção muito fortes nunca se desenvolvem (Carlquist, citado por Castellanos et al., 1989). De fato, as taxas de transpiração de lianas parecem ser mais baixas que as de árvores (Walter, 1971), mas estas diferenças não têm sido investigadas e as lianas, por terem suas folhas expostas ao sol, podem ser um fator a considerar no processo de evapotranspiração de florestas.



Sabe-se também que a área foliar de lianas apresenta uma relação positiva com a sua área basal. Putz (1983) encontrou que a biomassa de folhas de lianas é 10 vezes maior do que a de árvores com a mesma área basal, e que a sua área foliar aumenta muito rapidamente com o aumento da área do caule, o que é atribuído à sua maior eficiência condutiva e maior longevidade foliar.

As lianas apresentam ainda capacidade de alterar características morfológicas de folhas a fim de aproveitar da maneira mais eficiente possível a radiação disponível. Geralmente apresentam peso de folhas e peso foliar específico menores do que de árvores do mesmo sítio (Castellanos et al., 1989), além de maior área de folhas (Bullock, 1990). Quanto à sua forma, Richards (1952) salienta que há uma forte tendência para folhas curtas e amplas com base reniforme ou cordada, ápice que pode ser acuminado, nervuras principais palmadas e ângulos amplos de inserção com o pecíolo. Mesmo quando as folhas são compostas os folíolos tendem a acompanhar este padrão, o que o autor considera dificilmente ser obra do acaso.

Entretanto, segundo Givinish e Vermeij (1976) a direção e intensidade da luz têm implicações claras sobre o quão grandes as folhas de lianas devem ser sob diferentes condições ambientais e como a planta deve orientar sua superfície foliar. Estes autores desenvolveram um modelo para prever estas diferenças, que puderam ser constatadas em florestas na Venezuela e Costa Rica, ilustrando padrões ao longo de gradientes microclimáticos horizontais e verticais. Segundo os autores, em condições ensolaradas folhas grandes com base cordada e pecíolos longos são favorecidas enquanto folhas pequenas, de base estreita e pecíolos curtos são predominantes em ambientes menos iluminados. Folhas compostas ou profundamente lobadas de menor tamanho efetivo predominam também em posições de maior exposição de luz. As implicações ecofisiológicas de cada tipo morfológico são discutidas por estes autores.

Além destas adaptações, heterofilia é freqüente nas lianas e folhas de sol e de sombra da mesma planta podem ser tão diferentes que muitas vezes são consideradas como pertencentes a gêneros diferentes. Segundo Richards (1952) estas diferenças se devem à rapidez com que uma liana passa do estado sombreado para a situação de copa exposta.

Outro mecanismo adaptativo importante é a capacidade que as lianas têm de formar um sistema de raízes estoloníferas longas logo abaixo da superfície do solo, que originam brotos verticais a partir de nós e que podem eventualmente se tornar plantas independentes. Segundo Janzen (1980) este mecanismo possibilita com que uma planta estabelecida se torne enorme sem ficar restrita ao local da plântula original, com uma população reprodutiva verdadeira constituída por um número muito pequeno de indivíduos grandes e subdivididos. A dificuldade de separação entre clones e “genets” de uma espécie torna-se pois difícil e já foi salientada por Putz (1984) e Putz e Chai (1987). Segundo Gentry (1991b) as lianas combinam um sistema que maximiza a duração de genótipos individuais por até centenas de anos, pela capacidade de propagação vegetativa, o que lhes confere grande capacidade de adaptação a mudanças a curto prazo no ambiente, como queda da árvore hospedeira. Por outro lado, garantem um alto grau de heterozigose, através de acúmulo de mutações somáticas e de um sistema sexual obrigatoriamente cruzado, o que lhes confere capacidade de adaptação a mudanças a longo prazo.

Janzen (1980) discute hipóteses que explicam o sucesso deste mecanismo de propagação vegetativa em regiões tropicais. Segundo o autor, a ocorrência de clima quente ao longo do ano todo permite a utilização pelo broto novo dos mesmos recursos disponíveis para a planta mãe, ao invés de ficar restrito às reservas da semente. Além disso, a subdivisão pode ser favorável em ambientes com recursos altamente heterogêneos como são as florestas tropicais.



Um outro fator importante a considerar é a dificuldade de estabelecimento de plântulas de lianas em áreas florestais, o que poderia funcionar como pressão seletiva para maior longevidade e maior tamanho da planta adulta. Por exemplo, Augspurger e Franson (1988) estudaram a deposição de sementes anemocóricas de 32 espécies de lianas em áreas de clareiras e de mata fechada e concluíram que esta não é casual: em clareiras as sementes caem com uma probabilidade maior que a esperada, enquanto que na mata a deposição observada é menor que a esperada. Entretanto, como as lianas são plantas geralmente intolerantes à sombra (Peñalosa, 1985) e a proporção de área de clareiras na mata é pequena (Arriaga, 1988; Whitmore, 1991), teríamos segundo os mesmos autores uma relação de apenas 1 em cada 23 sementes caindo em sítios favoráveis. Logo, pela baixa chance de sucesso de estabelecimento, lianas devem contar com uma alta fecundidade e produção superabundante de sementes (Baker et al., 1983). As plantas precisam então ser enormes para conseguir produzir um número suficiente de diásporos para gerar um outro indivíduo adulto (Janzen, 1980).

Além de raízes estoloníferas, muitas espécies de trepadeiras podem apresentar tubérculos que lhe conferem capacidade de crescimento muito rápido após um período em que a parte aérea permaneceu aparentemente inativada, enquanto a planta armazenava reservas. Este mecanismo deve ser responsável pela grande capacidade de rebrotação após o corte de algumas famílias, como Bignoniáceas, Leguminosas e Loganiáceas (Gentry, 1978) e pela recuperação vigorosa das lianas após passagem de fogo (Balée e Campbell, 1990). Entretanto, como o fogo não é um fenômeno natural freqüente em florestas tropicais, Janzen (1980) sugere que a evolução desta característica deve estar ligada à pressão de herbívoros sobre os ápices caulinares em expansão.

Em síntese, uma alta capacidade competitiva proporcionada pelas suas características de crescimento e regeneração, associada a condições favoráveis de crescimento possibilitam às lianas um sucesso adaptativo nos trópicos provavelmente quase tão grande quanto o de árvores.

O PAPEL DAS LIANAS NA COMUNIDADE DE FLORESTAS TROPICAIS

As lianas representam uma das sinúsias mais características das florestas tropicais, sendo importantes elementos de sua estrutura.

Floristicamente, as plantas trepadeiras de uma maneira geral contribuem notavelmente para a riqueza de espécies vegetais desses ecossistemas. Podem representar de 7,4% (Lieberman et al., 1985), 24% (Gentry, 1991) e até 40% (Acevedo-Rodriguez e Woodbury, s.d.) da flora total presente nas florestas tropicais, enquanto na Europa este grupo corresponde a menos de 2% da flora (Richards, 1952).

Quando analisamos a contribuição das lianas para a diversidade total de florestas particulares, verificamos que esta proporção pode ser ainda mais significativa. Por exemplo, Kim (1986) estimou, com base em coleções de herbários, em 361 espécies a flora total de lianas da Mata Atlântica (Floresta Ombrófila Densa) no Estado de São Paulo. O mesmo trabalho constatou um baixo grau de endemismo entre este grupo, sendo cerca de 80% das espécies comuns a outras formações vegetais. Portanto, como as espécies arbóreas tendem a ter uma distribuição geográfica mais restrita ou dependente de fatores do meio físico, a contribuição das lianas para a riqueza total de comunidades florestais específicas tende a ser sempre alta, podendo representar 0.5 a 1.7 vezes o número total de espécies arbóreas (Gentry e Dodson, 1987).



Morellato (1991), por exemplo, encontrou em um fragmento florestal de cerca de 200 ha na região de Campinas, 135 espécies de lianas e 130 espécies de árvores e arbustos.

A abundância de lianas com DAP $\geq 2,5$ cm é semelhante à de árvores com DAP ≥ 10 cm, e representam de 10% (Hegarty, 1991) a 18-24% (Gentry, 1991) de todos os caules. No estoque de regeneração, podem representar 23,8% (34.300 indivíduos / hectare) dos indivíduos e 41,2% das espécies entre as plantas com até 1,5 m de altura.

Apesar de contribuírem com cerca de 2% da área basal total ou 5% da biomassa de uma floresta, as lianas participam com mais de 30% da área foliar total e da produção de serrapilheira (Hegarty e Caballé, 1991).

A abundância de lianas em locais particulares pode ser tão alta que se torna uma característica diagnóstica importante para diferenciar comunidade florestais. É o caso das “Matas de Cipós”, comuns no sul do Estado do Pará, consideradas pelo projeto Radam-Brasil (IBGE, 1977) como comunidades primárias clímax, embora Balée e Campbell (1990) apresentem evidências da origem antrópica destas florestas que estariam então num estado sucessional secundário.

LIANAS X ÁRVORES - QUANDO A COMPETIÇÃO PASSA A SER “DESLEAL”?

Analisando-se qualquer texto básico que descreva a estrutura e fisionomia das florestas tropicais (Richards, 1952; Walter, 1971; Golley, 1983; Jacobs, 1988; Gomez-Pompa et al., 1991), além de estudos florísticos quantitativos e qualitativos particulares feitos em florestas primárias (Emmons e Gentry, 1983; Gentry, 1983; Gentry e Dodson, 1987) podemos concluir que as lianas são componentes naturais destes tipos de comunidade e sua abundância nos trópicos parece ser resultado de um longo processo evolutivo.

Entretanto, apesar dos padrões de germinação e estabelecimento de plântulas de espécies trepadeiras ainda não serem bem conhecidos, e fatores tais como qualidade de sítio e disponibilidade hídrica afetarem abundância e diversidade a nível local, sabe-se que as lianas são mais abundantes em florestas abertas, clareiras e áreas perturbadas ou sucessionais.

Em áreas sucessionais ou florestas muito perturbadas por distúrbios naturais ou antrópicos (por exemplo, exploração seletiva) é comum a observação de emaranhados densos de trepadeiras que dificultam a penetração. Este tipo de ambiente torna-se favorável porque são habitats bem iluminados (Walter, 1971; Peñalosa, 1985) e também porque a disponibilidade de suportes (árvores jovens em crescimento), um recurso considerado mais crítico do que a própria intensidade luminosa (Putz, 1984), também é maior. Segundo Hegarty e Caballé (1991), acima de um determinado limite de intensidade luminosa, a dinâmica da população de lianas não é mais determinada pelo acesso à luz, mas sim pela disponibilidade de suportes.

A distribuição de tamanhos das árvores suporte, o que depende da estrutura da floresta, também parece ser importante para a colonização por cipós. Peñalosa (1985) encontrou que a população de árvores utilizadas como suportes por 2 espécies de lianas não era diferente da população potencial de suportes. Ou seja, não houve “escolha” de suportes, e o grau de utilização dependeu exclusivamente da sua distribuição de tamanhos.

Putz (1984) demonstrou que a abundância de lianas é maior em bordas de clareiras, seguida pelo interior das clareiras e finalmente interior da mata, e que este padrão está relacionado a



uma disponibilidade maior de suportes (árvores jovens antes suprimidas e em crescimento) nas bordas. Entretanto, Williams-Linera (1990) constatou que embora a área basal de árvores com menos de 10 cm de DAP fosse 2 vezes maior nas bordas de clareiras do que no interior da mata, a proporção de lianas com menos de 5 cm de diâmetro entre borda e interior era semelhante, enquanto lianas de classes de tamanho superiores não eram encontradas ao longo das bordas.

Em florestas muito perturbadas, com taxas de mortalidade de árvores maiores do que o normal, é comum a idéia de que a abundância exagerada de lianas poderia ser um fator de degradação do ecossistema, por elas afetarem negativamente a regeneração natural de árvores, tanto pelo sombreamento excessivo e abafamento, quanto pelo efeito mecânico direto. De fato, Putz (1984) constatou que as lianas diminuem o crescimento em altura das árvores jovens em desenvolvimento. Entretanto, além de experimentalmente ainda muito pouco embasada, esta idéia pode decorrer do fato de que fica mais evidente a presença de cipós em áreas perturbadas do que em florestas fechadas, onde a maior parte de sua biomassa está sobre o dossel e pouco visível. Em florestas fechadas elas também são abundantes e com alta diversidade de estratégias regenerativas.

As observações em fragmentos florestais no interior de São Paulo remetem a muitos casos de árvores jovens quebradas, e adultas totalmente tortuosas devido a sucessivas quebras por lianas em áreas muito perturbadas. Entretanto, pensando não na árvore individual, mas na comunidade como um todo, não existem evidências experimentais de que uma floresta com árvores retas e bem formadas tem maiores chances de sustentabilidade, ou de que uma árvore tortuosa não esteja desempenhando bem o seu papel na comunidade. Além disso, a tendência natural da sucessão é de que a abundância de lianas decresça, conforme verificou Putz (1984). Este padrão pode ser esperado porque gradualmente as árvores vão sobrepujando a vegetação circundante e “emergem” do emaranhado de cipós (Dawkins, 1961), provocando seu sombreamento. Como os cipós e trepadeiras semi-lenhosas dominantes em áreas muito perturbadas geralmente são espécies muito heliófilas (Hegarty e Caballé, 1991), o fechamento do dossel e sombreamento acaba controlando sua infestação (Hegarty, 1991b), a não ser que os distúrbios sofridos pela floresta sejam muito intensos e freqüentes. O sombreamento causado pelas árvores, após o fechamento do dossel, começa a forçar um aumento do alongamento de entrenós das lianas (Lee, 1988), que mudam sua estratégia de crescimento e arquitetura, passando de um padrão muito ramificado para pouco ramificado. Esta fase intermediária é rápida (Putz e Chai, 1987), e logo o sub-bosque da floresta fica livre do emaranhado de trepadeiras, que passam a se ramificar sobre o dossel descontínuo formado por árvores secundárias. Esta situação pode então até passar a ser benéfica para a regeneração de espécies primárias, já que as lianas ajudam a manter as condições microclimáticas ideais para a germinação, principalmente temperaturas mais constantes e alta umidade relativa.

A idéia de que a presença de lianas é prejudicial à regeneração natural da floresta, e conseqüentemente ao prosseguimento da sucessão secundária, tem sido difundida. Entretanto, os poucos dados disponíveis na literatura evidenciam justamente o contrário, pelo menos na fase de germinação e estabelecimento de plântulas. Embora sendo um levantamento pontual, em um de nossos estudos de regeneração natural em um fragmento de mata estacional semidecidual alterada, com cerca de 60 hectares, observamos que a ocorrência de plântulas de espécies do dossel superior, principalmente *Cariniana estrellensis* era comum em clareiras dominadas por cipós e bambuzinhos do gênero *Chusquea*, e ausente em clareiras sem cobertura de cipós. Savage (1992)



não encontrou diferenças significativas na abundância de plântulas de espécies nativas características de floresta costeira, na Ilha de Savai'i, Western Samoa, entre amostras de floresta secundária e de vegetação dominada por cipós, ao passo que em áreas de terra nua adjacentes essas espécies estavam ausentes. A autora atribui este resultado à habilidade de manutenção de um micro-ambiente méxico favorável à sobrevivência das plântulas de espécies florestais.

É sabido também que, assim como entre as árvores, existem grupos de espécies de lianas com diferentes características sucessionais (Putz, 1984; Hegarty, 1991b), como aquelas que dominam áreas perturbadas e outras que só ocorrem nas florestas maduras. Entretanto, há indicativos de que sua distribuição na floresta tende a ser mais independente de distúrbios do que a de espécies arbóreas. Isto porque mesmo quando se trata de lianas que dependem de clareiras para germinação das suas sementes, a planta adulta pode manter-se quase indefinidamente, pela capacidade de expansão lateral de “ramets” (clones) que dão ao “genet” (planta oriunda de semente) uma reduzida probabilidade de extinção (Peñalosa, 1985). Este padrão é confirmado por Putz (1990), que encontrou taxas de mortalidade em lianas semelhantes às de árvores com mais de 20 cm de DAP (cerca de 1,49% ao ano), mas considerando ser a mortalidade de “genets” muito menor do que este valor. Deste modo o ciclo de vida das lianas pode ser igual ou maior que das árvores.

Além da influência na dinâmica de regeneração natural das florestas, os efeitos das lianas sobre árvores individuais podem ser sentidos pelas suas taxas de crescimento e mortalidade. As lianas competem com as árvores por luz e espaço (Richards, 1952), por água e nutrientes (Clark e Clark, 1990); e por espaço para desenvolvimento de folhagem (Putz, 1983; Stevens, 1987; Clark e Clark, 1990), além de causarem injúrias mecânicas pelo seu peso sobre as copas e efeitos no torque provocado por ventos (Putz, 1984; 1991). Logo, os efeitos esperados geralmente são negativos e de fato devem ser considerados no caso de florestas de produção de madeira.

A proporção de árvores infestadas por lianas em uma floresta pode indicar o grande potencial de dano que estas plantas podem causar sobre suas hospedeiras. Cerca de 43 a 47% das árvores com mais de 20 cm de DAP em Barro Colorado, Panamá estão infestadas por lianas (Putz, 1984), assim como 50% das árvores de uma floresta em Sarawak, Malásia (Putz e Chai, 1987). Em um fragmento de 60 ha de mata secundária tardia em Botucatu, SP, em média 69,3% das árvores com DAP>10 cm estão colonizadas por cipós na copa ou no caule. A carga de lianas também está positivamente relacionada com o diâmetro da árvore hospedeira (Clark e Clark, 1990), e é comum encontrarem-se árvores infestadas por mais de uma liana, mostrando que algumas árvores são mais susceptíveis à infestação, ou que a colonização por uma liana favorece o aparecimento de outras.

Geralmente uma mesma liana provoca interconexão entre copas de árvores vizinhas. Putz (1984) cita o caso extremo de uma única planta crescendo sobre a copa de 22 árvores, mas em média o número de árvores inter-conectadas é de 1,4-1,6 (Putz, 1984; Putz e Chai, 1987) a 3-9 (Vidal et al., 1997). A “amarração” de várias copas de árvores umas nas outras pode aumentar a estabilidade de árvores individuais e sua resistência a ventos. Entretanto, quando uma árvore muito infestada cai, muito provavelmente irá derrubar consigo outras árvores a ela conectadas. É o que verificou Putz (1984) no Panamá, onde árvores infestadas por lianas derrubaram mais árvores na sua queda do que árvores sem lianas. A derrubada de árvores muito infestadas por cipós gera clareiras com o dobro de tamanho das de árvores livres de lianas (Vidal et al., 1997).



A presença de lianas pode induzir diminuição das taxas de crescimento das árvores hospedeiras, o que do ponto de vista silvicultural é altamente indesejável. Putz (1984) encontrou uma relação negativa entre incremento médio anual de área basal de *Luhea seemanii* e carga de lianas expressa em área basal. Clark e Clark (1990) verificaram também correlações negativas entre cargas de lianas e incremento em diâmetro para espécies não pioneiras, da Costa Rica. Entretanto, como estes dois últimos experimentos não são manipulativos, a relação causa-efeito não é estabelecida, e fica difícil saber se a carga de lianas no caso não estaria funcionando apenas como indicador bio-ecológico das condições do sítio, ou seja, se crescimento menor de árvores e abundância maior de lianas não seriam efeitos de um mesmo fator ligado à qualidade do sítio. Lowe e Wlaker (1977) encontraram, na Nigéria, correlação negativa entre carga de lianas e taxa de incremento em diâmetro para *Sterculia rhinopetala*, mas não para *Khaya ivorensis*. Além disso, a infestação de *Sterculia* era de 44%, enquanto de *Khaya*, 11%. Os autores discutem a possibilidade de que árvores com crescimento mais lento sejam mais infestadas, e não o contrário. Apenas Whigham, citado por Putz (1991), comprovou experimentalmente aumento do incremento médio anual em diâmetro de árvores de *Liquidambar styraciflua* após a eliminação de lianas em torno de sua base.

Além do crescimento, lianas podem afetar também a forma do fuste e arquitetura da planta hospedeira. Segundo Walter (1971) e Acevedo-Rodriguez e Woodbury (s.d.) trepadeiras volúveis podem impedir a atividade cambial da árvore quando se lignificam sobre o seu tronco, causando estrangulamento e diminuindo assim o valor comercial da madeira. Além disso a carga de lianas sobre a copa e ação de gavinhas sobre ramos finos provoca quebra de galhos, mortalidade de ramos e aborto de gemas (Stevens, 1987).

A presença de lianas na copa de árvores pode afetar negativamente sua atividade reprodutiva. Stevens (1987) considera lianas como parasitas estruturais da árvore hospedeira por diminuir sua fecundidade. O autor observou aumento da produção de frutos em árvores de *Bursera simaruba* que foram livradas experimentalmente de sua carga de lianas. Este aumento foi mais sensível após o segundo ano, indicando não ser este apenas efeito direto do sombreamento, mas sim de injúrias mecânicas sobre as árvores hospedeiras.

Embora alguns autores não reconheçam a importância da competição radicular entre lianas e árvores, e apesar da escassez de dados na literatura, não há razão, segundo Putz (1991) para se imaginar que as lianas difiram das árvores quanto à absorção radicular, eficiência de micorrizas e volume de solo explorado. Pelo fato de não necessitarem de um sistema radicular de sustentação, elas podem aumentar o comprimento das raízes mais do que as árvores, e a uma taxa de crescimento maior, colonizando mais rapidamente volumes de solo ricos em recursos.

Outro efeito negativo das lianas seria o que aumenta as chances de queda de provocar mortalidade de árvores pelo peso sobre a copa, competição e sufocamento da copa. Putz (1984), estudando quedas recentes de árvores e comparando-as com a população em pé, verificou que a carga de lianas de árvores caídas era maior do que das árvores em pé. Ou seja, lianas aumentaram as taxas de mortalidade de árvores pelo efeito combinado de peso sobre a copa e sombreamento excessivo, além de aumentar o tamanho das clareiras abertas pela derrubada simultânea de outras árvores interconectadas. Segundo o mesmo autor, as lianas teriam então um papel de aumentar a taxa de renovação da floresta, ou seja, diminuir o tempo necessário para a abertura de duas clareiras sucessivas em um mesmo local. Do ponto de vista silvicultural este efeito pode parecer negativo, mas como “motor” da dinâmica



florestal pode estar contribuindo para a manutenção da diversidade de espécies arbóreas (Whitmore, 1991).

Em um dos estudos em um fragmento de cerca de 90 ha de área, localizado em uma microbacia experimental em Aracruz, ES, observou-se que a taxa de mortalidade de árvores pode estar correlacionada à abundância de cipós. Este fragmento encontra-se revestindo as “grotas” do terreno, enquanto os platôs são cultivados com eucaliptos. A estrutura e dinâmica da vegetação têm sido estudadas por cinco anos. Observou-se que existe uma grande heterogeneidade espacial nos padrões de mortalidade e recrutamento nesta área. O único sítio de amostragem onde o recrutamento em um período de 3 anos foi zero, coincidiu com a área mais infestada por cipós, tanto na borda quanto no centro. Nas demais áreas os cipós concentram-se mais na borda e em clareiras, e o sub-bosque é relativamente livre. Neste mesmo sítio as taxas de mortalidade se situaram acima dos valores médios descritos na literatura para florestas em equilíbrio (1-2% ao ano), situando-se em torno de 6% ao ano. Entretanto, não se pode afirmar que a correlação existente implica em uma relação de causa e efeito. A infestação maior de cipós pode já ser uma consequência da maior mortalidade de árvores, e não necessariamente a causa. Como o trabalho está em andamento, haverá oportunidade de investigar com mais precisão estes aspectos.

Se as lianas são realmente prejudiciais às árvores é de se esperar a evolução de adaptações que estas desenvolvem a fim de evitar infestação de lianas. As várias hipóteses sobre defesas “anti-lianas” nas árvores e eficiência individual são difíceis de testar, tanto pela falta de independência de fatores isolados quanto por interações entre amostras de espécies cuja distribuição na mata não é aleatória (Hegarty, 1991b).

Existem evidências de que algumas espécies arbóreas, principalmente pioneiras, pelo seu crescimento rápido, arquitetura monopodial e altas taxas de desrama natural dificultam ou até impedem a sua colonização por lianas, e conseqüentemente diminuem a sua infestação na comunidade (Clark e Clark, 1990). As observações pessoais, principalmente em bordas de fragmentos, têm confirmado esta tendência. Têm-se observado bordas muito pouco infestadas onde a abundância de árvores com essas características, como *Croton*, *Xylopia*, *Cordia* e *Vismia*, é alta.

Segundo Hegarty (1991b), das várias hipóteses de defesas de árvores contra lianas, apenas a presença de folhas grandes compostas, derrubadas inteiras, como nas palmeiras e fetos arborescentes, tem apoio de dados de mais de um observador. Entretanto, outras características foram consideradas efetivas por estudos separados, como a retenção de folhas mortas; engrossamento rápido do caule; caules flexíveis; proteção de insetos, conforme várias citações do autor. Black e Harper (1979) propuseram a hipótese da proteção contra lianas oferecida por raízes tabulares, que foi contestada experimentalmente por Boom e Mori (1982). Estes autores também negaram a proteção que seria oferecida por cascas lisas em relação a cascas rugosas. Entretanto, para os mesmos autores, existem evidências de que árvores de crescimento rápido, monopodial e com alta taxa de derrubada de galhos (desrama natural) e casca decídua oferecem maiores dificuldades para a escalada e apoio de lianas.

A grande infestação por lianas observada no interior de um fragmento de mata estacional semidecidual de 60 ha em Botucatu, SP, motivou o estudo de alguns aspectos das suas relações com as árvores hospedeiras nesta comunidade. O estudo foi feito em 3 transectos alocados no centro do fragmento, cada um com 20 x 100m. Mediu-se o D.A.P de todas as árvores e todos os caules de lianas presentes. A colonização na copa foi avaliada através de uma escala de notas



de 0 a 5. As árvores foram identificadas e categorizadas quanto a tipo e deciduidade de casca. As espécies diferiram entre si quanto à sua carga de cipós no caule e na copa. As espécies com maior carga na copa foram as típicas de clareiras, seguidas de espécies do estrato inferior e médio. As espécies dominantes apresentaram menor carga na copa, embora fossem bastante colonizadas no caule. A menor colonização no tronco foi a de espécies do sub-bosque. A colonização no tronco mostrou correlação positiva com o D.A.P., mas não com o tipo e espessura de casca. Entretanto a análise de variância indicou haver diferenças entre tipo de casca quanto à carga de cipós no tronco: as árvores mais colonizadas foram as de casca escamosa ou aculeada, e as com menor carga foram as de casca áspera (fina e persistente) e de casca lisa. Esses resultados contrariam os dados da literatura de que espécies pioneiras e de rápido crescimento são menos susceptíveis às lianas. Neste trabalho, essas foram as mais colonizadas na copa, pois estavam regenerando-se em clareiras dominadas por cipós. Muitas delas são tortuosas e tinham parte da copa quebrada. A idéia é de que talvez sejam capazes de “furar” massa de cipós à medida em que crescem, exercendo um efeito regulador encontra suporte nestas observações, uma vez que as árvores do dossel superior e dominantes estão relativamente livres na copa, mas bastante colonizadas no tronco. Para as árvores dominantes, a competição radicular com as lianas merece ser melhor estudada.

No mesmo estudo analisou-se a relação existente entre área basal de árvores e área basal de cipós (Figura 1).

RELAÇÃO ENTRE ÁREA BASAL DE ÁRVORES E LIANAS

$$y = 961.741 - 9.733x + 0.029x^2$$

(variância explicada= 70.88%)

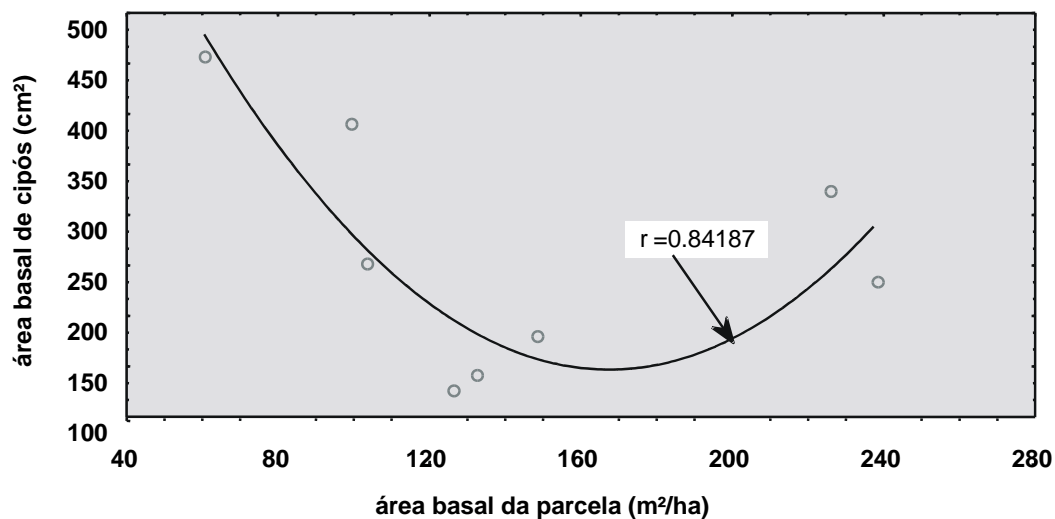


Figura 1

Relação entre área basal de árvores com D.A.P. ≥ 10 cm (m²/ha) e área basal de cipós (cm²/ha) em um fragmento de floresta estacional semidecidual em Botucatu, SP.



A área basal da parcela explicou 70,88% da variância da área basal de cipós, através de um modelo quadrático negativo, cujo coeficiente de correlação foi de $r=0,8419$. A interpretação desta relação pode ser feita considerando que uma baixa área basal de árvores (por exemplo em clareiras ou no início de sucessão) caracteriza uma situação de grande abundância de cipós de pequenos diâmetros, que somados resultam em área basal relativamente alta. Numa situação de grande área basal de árvores, por outro lado, a área basal de cipós também é alta, pela menor densidade de lianas lenhosas de grandes dimensões. Existe, portanto, uma área basal de árvores em que a infestação de cipós é mínima, o que é um fator a ser considerado, por exemplo, e a ser investigado, nos casos de manejo de florestas visando a produção de madeira. A Figura 1 também é um indicativo de como a comunidade florestal como um todo se auto-regula, já que ela é um mosaico de diferentes fases de desenvolvimento de sua arquitetura. Este estudo permitiu concordar que, embora existam evidências do potencial de árvores individuais possuírem mecanismos de defesa contra lianas, a dominância de árvores e o desenvolvimento de uma estrutura madura deve-se apenas em parte a este fator. Conforme discutem Hegarty e Caballé (1991), a invasão de uma floresta por lianas, em uma escala da comunidade, é determinada quase completamente pelo tamanho e frequência de clareiras no dossel e pelo tipo e persistência de distúrbios. Na determinação do sucesso competitivo entre árvores e lianas, o mais importante são, sem dúvida, as qualidades dinâmicas da floresta e sua capacidade de auto-regulação.

IMPACTOS DO CORTE DE LIANAS EM FRAGMENTOS FLORESTAIS

As lianas constituem um grupo de plantas normalmente consideradas indesejáveis aos propósitos normais quando se enxerga uma floresta apenas como fonte de madeira. Por exemplo Jacobs (1988) cita que 13% das árvores comerciais exploráveis de uma floresta tropical podem estar tão infestadas por cipós que sua utilização torna-se inviabilizada. Praticamente todos os sistemas de manejo sustentável de florestas tropicais descritos na literatura incluem a “brocagem” ou corte de cipós como tratamento pré-exploratório (Foggie, 1960; Dawkins, 1961; Graaf, 1986; Lamprecht, 1990; Vidal et al., 1997), o que muitas vezes deve ser repetido durante alguns anos após a exploração. O corte de cipós é uma operação onerosa (Smith e Smithson, 1975; Uhl e Vieira, 1989) e suas conseqüências ecológicas são ainda imprevisíveis devido à pouca importância que sempre foi dada a este grupo de plantas (Johns, 1988; Putz, 1991). Sabe-se, entretanto, que o rebrotamento das cepas de lianas após o corte é vigoroso e rápido (Putz, 1984; Peñalosa, 1985; Putz, 1991; Vidal et al., 1997) e que acaba sendo estimulado pela maior entrada de luz na floresta decorrente dos tratos silviculturais, inclusive colheita (Dawkins, 1961), levando à necessidade de uso de fito-hormônios ou arboricidas (Lamprecht, 1990; Putz, 1991).

Além de sofrerem os efeitos de tratamentos silviculturais de limpeza e brocagem, elas também são afetadas pelo problema do desflorestamento nas regiões tropicais e transformação de áreas florestais em agropastoris, a ponto de serem consideradas uma das categorias mais ameaçadas de plantas (Jacobs, 1988).

Poucas pessoas percebem sua importância porque normalmente as lianas parecem abundantes após a exploração ou desmatamento de uma área florestal: lianas rebrotam melhor que árvo-



res; suas sementes fazem parte do banco no solo, podendo germinar após distúrbios; são boas competidoras e encontram condições de luz e suporte (Uhl e Vieira, 1989) em áreas sucessionais.

O corte de cipós como técnica de manejo pode atuar selecionando espécies muito agressivas com boa capacidade de rebrota de cepas, uma vez que as espécies se diferenciam quanto à sua capacidade de rebrota (Vidal et al., 1997). Este efeito é muito mais sério em fragmentos, onde houve perda de diversidade e da capacidade de auto-regulação ou homeostase do sistema. O corte de cipós, neste caso, pode estar funcionando temporariamente, mas a médio prazo traria efeitos contrários e irreversíveis, favorecendo espécies muito agressivas que chegariam a uma completa dominância na comunidade.

As lianas são um componente florestal não arbóreo que contribui muito para a diversidade de espécies dos trópicos e sua destruição sem dúvida levará a um empobrecimento significativo destas florestas. Segundo Gentry e Dodson (1987), mesmo desconsiderando-se todas as árvores, as florestas tropicais ainda seriam as comunidades com maior riqueza de espécies no mundo, devido à grande contribuição das lianas para a flora não arbórea dessas florestas. Em fragmentos florestais, o que se observa é uma contribuição mais significativa ainda das lianas para a biodiversidade (Morellato, 1991; Kim, 1986), já que existe uma tendência de que elas sejam menos sensíveis à fragmentação do que as árvores.

As lianas também contribuem para a estabilização do microclima da floresta (Richards, 1952; Jacobs, 1988) como um todo, e assim melhoram as condições para germinação e estabelecimento de plântulas de espécies arbóreas primárias (Gomez-Pompa et al, 1972; Savage, 1992). A folhagem das lianas ajuda a manter a estabilidade do microclima na estação fria e seca, quando grande parte das árvores do dossel perdem as folhas (Morellato, 1991), o que além de melhorar as condições de germinação e estabelecimento de plântulas, pode exercer um efeito protetor contra eventuais geadas. Por serem abundantes nas bordas de mata e margens de clareiras (Putz, 1984) e por formarem massas densas e impenetráveis (Richards, 1952), ajudam na formação de uma faixa tampão que protege a floresta dos efeitos de borda (Ranney et al., 1981), diminuindo a taxa de mortalidade de árvores pelo vento e mudanças no microclima nesses ambientes (Williams-Linera, 1990). Este papel é particularmente importante no caso de florestas fragmentadas, que estão sujeitas a um maior efeito de borda pela maior relação perímetro-área. Nestes casos, as lianas parecem ter um papel fundamental no “amadurecimento” de bordas recém-criadas e formação de uma zona-tampão, evitando inclusive a invasão por plantas alienígenas, principalmente gramíneas.

Embora a abundância de lianas em uma determinada área dependa da estrutura da floresta, sua presença por outro lado também modifica bastante a própria estrutura da comunidade. Smith (1973), ao discutir hipóteses que explicam a maior estratificação de florestas tropicais em relação às temperadas, considera que a agregação de copas de árvores individuais em estratos facilitaria a interconexão destas por lianas, o que seria vantajoso por aumentar a integridade estrutural do dossel, reduzindo quedas de árvores. Esta hipótese, no entanto, contradiz a maior parte dos trabalhos que mostram que a agregação das copas por lianas tem efeito contrário, já que causam aumento no tamanho da clareira aberta pela queda de uma árvore (Putz, 1984; Vidal et al., 1997), alterando a dinâmica do dossel.

A modificação da estrutura da floresta pela presença de lianas também afeta a comunidade de animais associados, principalmente vertebrados arborícolas. Lianas oferecem proteção e abrigo a animais. Segundo Montgomery e Sunquist, citados por Jacobs (1988), preguiças escolhem árvo-



res com grande massa de lianas para se abrigar enquanto dormem, pois o emaranhado de ramos transmitem movimentos causados pela presença de predadores. Estes animais também frequentemente utilizam lianas como meio de locomoção. Emmons e Gentry (1983) inclusive lançam a hipótese de que a evolução de adaptações para locomoção em vertebrados arborícolas nos diferentes continentes tropicais pode ter relação com a abundância de lianas e estrutura da floresta.

Os impactos da remoção de lianas de florestas também podem ser analisados em termos de diminuição da disponibilidade de recursos para frugívoros e folhívoros. A maioria das lianas são sempre-verdes (Putz e Windsor, 1987; Opler et al., 1991), o que as torna importantes para folhívoros, principalmente em fragmentos de floresta estacional semidecidual e na estação seca, quando disponibilidade de alimentos diminui. A produção de folhas novas ocorre ao longo de todo o ano, sendo que em floresta úmidas o pico é na estação seca (Putz e Windsor, 1987) e em matas mais estacionais na estação chuvosa (Opler et al., 1991).

Entre as lianas, predominam espécies com frutos secos e anemocóricos (Putz e Windsor, 1987; Opler et al., 1991; Morellato, 1991; 1996; Kim, 1996), ao contrário das árvores, onde há predominância de zoocoria. A zoocoria caracteriza mais as trepadeiras herbáceas ou semi-lenhosas, características de estádios sucessionais mais precoces, de bordas e clareiras. Neste último grupo a frutificação tende a ocorrer durante o ano todo (Morellato e Leitão-Filho, 1996), enquanto entre as lianas a estacionalidade da frutificação é maior (Opler et al., 1987).

Os estudos feitos pelas autoras deste trabalho indicam que em fragmentos e em florestas secundárias a importância das lianas como fornecedoras de frutos em épocas de baixa disponibilidade é maior do que em florestas primárias ou contínuas. Nessa situação há uma tendência de predomínio de árvores anemocóricas, com maior sazonalidade de frutificação. Em estudo em andamento, verificou-se que em um fragmento de mata estacional secundária tardia, o assincronismo entre espécies arbóreas e lianas é maior, tanto em número de espécies quanto em frequência de ocorrências. Observa-se uma estação de frutificação que vai de janeiro a outubro, com dois picos, um na transição da estação chuvosa para a seca e outro no início desta estação. O mais importante, entretanto, é que no início da estação seca, apenas 2% dos indivíduos arbóreos e/ou arbustivos estão frutificando, enquanto nas lianas esta proporção é de mais de 20%. Além disso, na estação seca, o único fruto carnoso disponível nesta comunidade é de uma liana da família *Cactaceae* (*Pereskia* sp.), com abundante frutificação. Assim, as lianas podem ser importantes para manutenção de populações de frugívoros territoriais ou pouco móveis, que respondem ao período de baixa disponibilidade de frutos, aumentando sua proporção dietária de não-frutos ou frutos não-sazonais. É o caso de muitas lianas da família das Annonáceas, que fornecem frutos para primatas e pássaros menores fora dos picos de frutificação (Leighton e Leighton, 1983), e que podem ser consideradas espécies-chave. Na Reserva de Santa Genebra, um fragmento de 250 ha de mata estacional em Campinas, SP, as lianas correspondem em até 40% dos recursos alimentares utilizados por bugios e macacos-prego (Morellato e Leitão-Filho, 1996). Esta fonte potencial de recursos pode ser muito importante também em florestas manejadas para madeira, onde as lianas são alvo de cortes indiscriminados, e a extração de apenas 3,3% das árvores resulta na destruição de 50,9% delas (Johns, 1988), ou onde a cobertura total do dossel é reduzida de 80% para 45% apenas com a retirada de algumas árvores comerciais (Uhl e Vieira, 1989).

A manutenção da população de polinizadores também é uma função importante das lianas nas florestas tropicais. Em matas pouco estacionais, as lianas normalmente apresentam picos



de floração durante o meio da estação seca e meio da estação úmida (Putz e Windsor, 1987); ou no início e fim da estação úmida (Kim, 1996), enquanto nos locais onde a estação seca é mais marcada, a sazonalidade da floração é menos acentuada que nas árvores (Opler et al., 1991; Morellato e Leitão-Filho, 1996). A falta de sazonalidade na floração em ambos os estudos está muito relacionada ao predomínio da família Bignoniaceae, cujos membros possuem florescimento sincronizado (Gentry, 1976).

No fragmento em Botucatu a sazonalidade de floração de lianas é acentuada, apresentando picos, tanto no número de espécies quanto na frequência de ocorrência, na transição da estação chuvosa para a seca (março-abril) e outro menor no início da chuvosa (outubro-novembro). As árvores e arbustos apresentam picos no início da estação chuvosa e no meio (árvores) e transição para seca (arbustos). Entretanto, embora existam espécies de árvores ou arbustos com flores o ano todo neste fragmento, a sua frequência de ocorrência na comunidade é muito baixa, nunca ultrapassando 5% do total de indivíduos, e de abril a outubro ficando em torno de 1 a 2%. Por outro lado, a ocorrência de lianas com flores fica em torno de 5 a 8% na época mais crítica, de maio a setembro, e chega a 25-75% de fevereiro a abril. Além disso, a diversidade de espécies de lianas com flores é sempre mais alta durante todo o ano, variando de 1,5 a 5 vezes maior. Logo, pelo menos em fragmentos, a contribuição das lianas na oferta de pólen e néctar pode ser significativamente mais alta que em florestas contínuas.

Embora os sistemas de cruzamento neste grupo sejam muito pouco estudados (Baker et al., 1983; Putz, 1991b), são conhecidos alguns exemplos de interações planta-polinizador e há evidências de um alto grau de especialização. Segundo Gentry (1991b), as lianas são bastante diversificadas quanto aos seus sistemas de cruzamento, e incluem membros de todas as principais guildas de polinizadores. Lianas do dossel são polinizadas por pássaros (Passeriformes) durante períodos de baixa disponibilidade de recursos. Morcegos também são vetores comuns; além de borboletas, abelhas, beija-flores, moscas, ocorrendo casos de alta especificidade entre vetores e planta. Entretanto, a guilda de abelhas de tamanho médio a grande e besouros estão desproporcionalmente bem representados, e ao menos para estes grupos as lianas tendem a ser mais importantes que as árvores. Na Reserva Santa Genebra, em Campinas, 57% das lianas estudadas são polinizadas por abelhas, o que corresponde a 71% do total de espécies com esta síndrome de polinização na comunidade (Morellato, 1991). Neste mesmo fragmento, as lianas representaram 70% das espécies polinizadas por beija-flores e 72% das espécies polinizadas por moscas. Gentry (1976), estudando a ecologia de polinização de Bignoniaceae da América Central (a maioria são lianas), descreveu 19 estratégias diferentes em função do tipo de vetor, estratégia fenológica e estacionalidade, com alta especificidade de nichos. Mostrou que espécies simpátricas com mesma estratégia florescem sincronizadamente e sem sobreposição, evitando assim a competição por polinizadores. Bignoniaceae é a família mais bem representada na maior parte das florestas neotropicais (Opler et al., 1991; Gentry, 1991; Kim, 1996; Vidal et al., 1997) e fragmentos florestais (Morellato, 1991; Morellato e Leitão-Filho, 1996). Logo, as lianas representam um papel fundamental na manutenção não só de populações de polinizadores como também da diversidade de sistemas de cruzamentos, e da biodiversidade como um todo. As consequências do empobrecimento de polinizadores e de sistemas sexuais em fragmentos florestais gera, não só a diminuição da fecundidade das árvores e produção de sementes, afetando diretamente a regeneração natural, como também as alterações no fluxo gênico dentro e entre as populações de plantas, com consequências não conhecidas a longo prazo.



Outra função que as lianas desempenham na comunidade florestal e que geralmente não é considerada, está ligada à ciclagem e conservação de nutrientes. Sabe-se que a quantidade de nutrientes presentes nos solos de florestas tropicais é geralmente muito pequena em função do alto grau de intemperização e lixiviação a que estão submetidos, e que a maior parte dos elementos minerais capazes de sustentar a produtividade está retida na biomassa. A comunidade possui então mecanismos de conservação de nutrientes que são importantes principalmente em solos oligotróficos (Jordan, 1981), bem como de recuperação dos nutrientes liberados durante distúrbios ligados principalmente ao desmatamento e queima (Uhl e Jordan, 1984). Durante a sucessão secundária, as lianas possuem um importante papel ajudando a reter os nutrientes na biomassa. Em uma área no sul da Bahia, Vinha et al. (1983) observaram que um ano após derrubada e queima da mata, os cipós representavam uma grande proporção da biomassa, e que quantidades significativas de nutrientes haviam sido retidas na vegetação pioneira pelo seu rápido crescimento.

Lianas são particularmente importantes na dinâmica de ciclagem de nutrientes por causa de seu crescimento rápido e alta biomassa de folhas (que é onde se concentra a maior parte dos nutrientes) em relação à biomassa de caule (Putz, 1983; 1984); baixa longevidade foliar com alta eficiência de utilização de nutrientes (Peñalosa, 1985) e alta taxa de produção de folheto. Gentry (1983) explica inclusive a maior razão entre produção de folheto e de biomassa de madeira em florestas tropicais, quando comparada com florestas temperadas, como resultado de sua proporção dez vezes maior de lianas. Segundo Hegarty (1991), em uma floresta subtropical na Austrália, lianas contribuem em apenas 2,2% da área basal total, mas em 24% de toda a produção de folheto ou litter, que é em média 15 vezes maior do que a de árvores.

A importância das lianas como conservadoras de nutrientes em florestas não perturbadas também deve ser significativa, mas não tem sido quantificada. Entretanto, pela menor longevidade foliar e maior taxa de produção de litter de lianas sucessionais precoces em relação às tardias, pode-se concluir que a contribuição das lianas para a dinâmica do dossel e de nutrientes é maior durante os estádios iniciais de sucessão secundária (Hegarty, 1990; 1991). Sua contribuição em fragmentos também deve ser considerável, principalmente aqueles mais alterados por distúrbios. A perda irreversível de nutrientes tem conseqüências sérias para a sustentabilidade do ecossistema, alterando sobremaneira sua resiliência e impedindo o seu desenvolvimento sucessional.

Além dos tópicos discutidos acima, o corte indiscriminado de lianas, seja em florestas contínuas ou em fragmentos, pode ter um efeito contrário a médio e longo prazo. A capacidade de rebrota das lianas é algo impressionante (Putz, 1984; Peñalosa, 1985), e este grupo evoluiu estratégias do tipo “k” no seu máximo, permitindo a sobrevivência de genótipos por séculos (Gentry, 1991b). Entretanto, existem diferenças entre grupos no que se refere à sua capacidade de rebrota, com espécies muito mais agressivas que outras (Vidal et al., 1997). Deste modo, o corte generalizado de cipós como instrumento de manejo pode estar funcionando como seleção de espécies cada vez mais agressivas, diminuindo as chances de auto-regulação da floresta e aumentando a abundância de lianas, conforme ressaltaram os autores.

CONCLUSÕES E RECOMENDAÇÕES FINAIS

As lianas são componentes estruturais característicos de florestas tropicais cujo papel é mais benéfico do que negativo sobre sua dinâmica e ciclo de regeneração, bem como sobre a



comunidade de fauna associada. Produtos de milhares de anos de evolução, parecem ter desenvolvido mecanismos que lhes permitem ao mesmo tempo uma grande adaptabilidade aos tipos de comunidades de florestas tropicais, e a possibilidade de coexistência com árvores e outras formas de vida. Contribuem para a manutenção da biodiversidade, não só pela própria diversidade de espécies trepadeiras, mas também pela manutenção dos processos fundamentais de funcionamento dos ecossistemas.

Pelas evidências disponíveis, as lianas são capazes de manter uma “convivência harmoniosa” na floresta, a despeito de sua natureza agressiva, e não devem ser encaradas como prejudiciais. Podem passar a ser indesejáveis apenas quando os níveis de distúrbios (geralmente antrópicos) passam a comprometer de maneira irreversível a estrutura e função destas comunidades. Mesmo neste caso, a presença exagerada de lianas parece ser apenas um indicativo da perda da sustentabilidade, e não a sua causa primária.

As autoras compartilham com as idéias de Hegarty e Caballé (1991), de que a abundância local e a distribuição de lianas nas comunidades são determinadas primariamente pelas qualidades dinâmicas da floresta e sua capacidade de auto-regulação. Muito mais que um distúrbio presente, áreas muito infestadas de cipós são sinais de “doenças” que afetam ou afetaram o ecossistema. A fragmentação, em si, gera numerosos processos de degradação, conforme intensamente discutido neste simpósio, e dentre estes o aumento exagerado de cipós é apenas mais um, ou sua conseqüência. Se os distúrbios ou fatores de degradação são mantidos, como é o caso da maioria dos fragmentos do interior do Estado de São Paulo, em áreas intensamente ocupadas pela agropecuária, as lianas tenderão a aumentar e podem acelerar a “morte” do ecossistema. Entretanto, não desprezando os efeitos potenciais sobre árvores individuais, principalmente em florestas de produção, cortar ou controlar lianas em fragmentos, em muitos casos pode ser paliativo, semelhante a tentar curar uma úlcera estomacal apenas com remédio para dor.

Finalmente, antes de decidir-se pelo corte de cipós em fragmentos florestais, algumas questões devem ser discutidas:

- As lianas são a causa primária da degradação ou apenas conseqüência de um mesmo conjunto de fatores que comprometem a sustentabilidade da floresta?
- Para a comunidade como um todo, o efeito de lianas em árvores individuais é significativo (exemplo: caso de espécies raras ou espécies-chave) e pode comprometer seriamente sua regeneração e crescimento?
- A diversidade de cipós no fragmento é muito baixa ou tende a diminuir com o tempo? Há evidências claras de exclusão competitiva por parte dos cipós? Existem espécies de cipós indicadoras de distúrbios intensos?
- Há prejuízos claros sobre populações muito importantes na comunidade?

Outras recomendações incluem uma definição clara dos objetivos de manejo, pensar a médio e longo prazo e evitar a adoção de paradigmas sem embasamento científico.

Na definição da melhor estratégia de manejo, deve-se considerar primeiro a eliminação das causas primárias da degradação, principalmente fogo. Um tema que merece melhor investigação é a relação ideal entre área basal de cipós e de árvores que permite uma infestação mínima (Figura 1). O enriquecimento com espécies de rápido crescimento sempre deve estar associado a qualquer método de controle de lianas, seja na borda ou interior de fragmentos,



visto que estas só aparecem quando há energia “sobrando” no sistema. Os dados disponíveis indicam que deve-se evitar o corte de cipós na borda dos fragmentos, e sim enriquecer as bordas com espécies pioneiras ou de rápido crescimento, para evitar abertura excessiva e eliminação da “zona-tampão” que protege contra alterações bruscas de microclima e invasão de alienígenas, principalmente gramíneas.

No caso da necessidade de corte de cipós, deve-se optar pelo corte seletivo e cuidadoso, apenas em árvores ou locais específicos dentro do fragmento, e dando-se preferência àquelas espécies bastante agressivas e com alto potencial de rebrota.

A importância etnobotânica e econômica dos cipós não deve ser desprezada, e formas de incluir seu aproveitamento para artesanato, fibras, remédios, apicultura e como ornamentais devem ser consideradas como alternativas de manejo e controle.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ACEVEDO-RÓDRIGUEZ, P.; WOODBURY, R.O. *Los bejucos de Puerto Rico*. Río Piedras: Institute of Tropical Forestry, s.d. v. 1, 331p.
- ARRIAGA, L. “Gap dynamics of a tropical cloud forest in Northeastern Mexico”. *Biotropica*, v. 20, n. 3, p. 178-184, 1988.
- AUGSPURGER, C.K.; FRANSON, S.E. “Input of wind-dispersed seeds into light-gaps and forest sites in a Neotropical forest”. *Journal of tropical ecology*, v. 4, p. 239-252, 1988.
- BALÉE, W.; CAMPBELL, D.G. “Evidence for the successional status Of liana forest (Xingu River Basin, Amazonian Brazil)”. *Biotropica*, v. 22, n. 1, p. 36-47, 1990.
- BAKER, H.G.; BAWA, K.S.; FRANKIE, G.W. et al. Reproductive biology of plants in tropical forests. In: GOLLEY, F.B., ed. *Tropical rain forest ecosystems: structure and function*. Amsterdam: Elsevier Scientific Publishing, 1983. p. 183-216.
- BLACK, H.L.; HARPER, K.T. “The adaptive value of buttresses to tropical trees: additional hypotheses”. *Biotropica*, v. 11, n. 3, p. 240, 1979.
- BOOM, B.M.; MORI, S.A. “Falsification of two hypotheses on liana exclusion from tropical trees possessing buttresses and smooth bark”. *Bulletin of the Torrey Botanical Club*, v. 109, p. 447-450, 1982.
- BULLOCK, S.H. “Abundance and allometrics of vines and self-supporting plants in a tropical deciduous forest”. *Biotropica*, v. 22, n.1, p. 106-109, 1990.
- CASTELLANOS, A.E.; MOONEY, H.A.; BULLOCK, S.H. et al. “Leaf, stem and metamer characteristics of vines in a tropical deciduous forest in Jalisco”. *Biotropica*, v. 21, n. 1, p. 41-49, 1989.
- CLARK, D.B.; CLARK, D.A. “Distribution and effects on tree growth of lianas and woody hemiepiphytes in a Costa Rican Tropical Wet Forest”. *Journal of tropical ecology*, v. 6, p. 321-331, 1990.
- DAWKINS, H.C. “New methods of improving stand composition in tropical forests”. *Caribbean forest*, v. 22, n. 1/2, p. 12-20, 1961.
- EMMONS, L.H.; GENTRY, A.H. “Tropical forest structure and the distribution of gliding and prehensil-tailed vertebrates”. *American naturalist*, v. 121, p. 513-524, 1983.
- FOGGIE, A. “Natural regeneration in the humid tropical forest”. *Caribbean forest*, v. 21, n. 3/4, p. 73-81, 1960.
- FRENCH, J.C. “Growth relationships of leaves and internodes in viny angiosperms with different modes of attachment”. *American journal of botany*, v. 64, p. 292-304, 1977.
- GENTRY, A.H. “Bignoniaceae of Southern Central America: distribution and ecological specificity”. *Biotropica*, v. 8, n. 2, p. 117-131, 1976.
- . “Diversidade e regeneração da capoeira do INPA, com referência especial à Bignoniaceae”. *Acta Amazonica*, v. 8, n. 1, p. 67-70, 1978.
- . “Lianas and the ‘paradox’ of contrasting latitudinal gradients in wood and litter production”. *Tropical ecology*, v. 24, n. 10, p. 63-67, 1983.
- . The distribution and evolution of climbing plants. In: PUTZ, F.E.; MOONEY, H.A., ed. *The biology of vines*. Cambridge: Cambridge University Press, 1991. p. 3-49.



- . Breeding and dispersal systems of lianas. In: PUTZ, F.E.; MOONEY, H.A., ed. *The biology of vines*. Cambridge: Cambridge University Press, 1991(b). p. 393-421.
- GENTRY, A.H.; DODSON, C. "Contribution of non trees to species richness of a tropical rain forest". *Biotropica*, v. 19, n. 2, p. 149-156, 1987.
- GIVINISH, T.J.; VERMEIL, G.J. "Size and shapes of liane leaves". *American naturalist*, v. 110, p. 743-778, 1976.
- GOLLEY, F.B., ed. *Tropical rain forest ecosystems: structure and function*. Amsterdam: Elsevier Scientific, 1983. 381p. (Ecosystems of the world, 14A)
- GOMEZ-POMPA, A.; VAZQUES-YANES, C.; GUEVARA, S. "The tropical rain forest: a nonrenewable resource". *Science*, v. 177, p. 762-765, 1972.
- GOMEZ-POMPA, A.; WHITMORE, T.C.; HADLEY, M., ed. *Rain forest regeneration and management*. Paris: UNESCO, 1991. 456p. (MAB Series, 6).
- GRAAF, N.R. *A silvicultural system for natural regeneration of tropical rain forest in Suriname*. Wageningen: Wageningen Agricultural University Press, 1986. 250p.
- HEGARTY, E.E. "Leaf life-span and leafing phenology of lianes and associated trees during a rainforest succession". *Journal of ecology*, v. 78, p. 300-312, 1990.
- . "Leaf litter production by lianes and trees in a subtropical Australian rain forest". *Journal of tropical ecology*, v. 7, p. 201-214, 1991.
- . Vine-host interactions. In: PUTZ, F.E.; MOONEY, H.A., ed. *The biology of vines*. Cambridge: Cambridge University Press, 1991(b). p. 357-375.
- HEGARTY, E.E.; CABALLÉ, G. Distribution and abundance of vines in forest communities. In: PUTZ, F.E.; MOONEY, H.A., ed. *The biology of vines*. Cambridge: Cambridge University Press, 1991. p. 313-335.
- IBGE - INSTITUTO BRASILEIRO DE GEOGRAFIA E ESTATÍSTICA. *Geografia do Brasil: região norte*. Rio de Janeiro, 1977. v. 1.
- JACOBS, M. *The tropical rain forest*. Berlin: Springer Verlag, 1988. 295p.
- JANZEN, D.H. *Ecologia vegetal nos trópicos*. São Paulo: Epu/Edusp, 1980. 79p. (Temas de biologia, 7)
- JOHNS, A.D. "Effects of selective timber extraction on rain forest structure and composition and some consequences for frugivores and folivores". *Biotropica*, v. 20, n. 1, p. 31-37, 1988.
- JORDAN, C.F.; HERRERA, R. "Tropical rain forests: are nutrients really critical?" *American naturalist*, v. 117, n. 2, p. 167-180, 1981.
- KELLY, D.L. "Epiphytes and climbers of a Jamaican rain-forest: vertical distribution, life forms and life histories". *Journal of biogeography*, v. 12, n. 3, p. 223-224, 1985.
- KIM, A.C. *Lianas da mata atlântica do Estado de São Paulo*. Campinas: Universidade Estadual de Campinas, 1986. 211p. (Dissertação de Mestrado, UNICAMP, Instituto de Biologia).
- LAMPRECHT, H. *Silvicultura nos trópicos*. Eschborn: Deutsche Gesellschaft für Technische Zusammenarbeit, 1990. 343p.
- LEE, D.W. "Simulating forest shade to study the developmental ecology of tropical plants: juvenile growth in three vines in India". *Journal of tropical ecology*, v. 4, p. 281-292, 1988.
- LEIGHTON, M.; LEIGHTON, D.R. Vertebrate responses to fruiting seasonality within a Bornean rain forest. In: SUTTON, S.L.; WHITMORE, T.C.; CHADWICK, A.C., ed. *Tropical rain forest: ecology and management*. Oxford: Blackwell, 1983. p. 181-196.
- LIEBERMAN, M.; LIEBERMAN, D.; HARTSHORN, G.S. et al. "Small scale altitudinal variation in lowland wet tropical forest vegetation". *Journal of ecology*, v. 73, p. 505-516, 1985.
- LOTT, E.J.; BULLOCK, S.H.; SOLÍS-MAGALLANES, A. "Floristic diversity and structure of upland arroyo forests of coastal Jalisco". *Biotropica*, v. 19, n. 3, p. 228-235, 1987.
- LOWE, R.G.; WALKER, P. "Classification of canopy, stem, crown status and climber infestation in natural tropical forest in Nigeria". *Journal of applied ecology*, v. 14, p. 897-903, 1977.
- MORELLATO, L.P.C. *Estudo da fenologia de árvores, arbustos e lianas de uma floresta semidecídua no sudeste do Brasil*. Campinas: Universidade Estadual de Campinas, 1991. 176 p. (Tese de Doutorado, UNICAMP, Instituto de Biologia).
- MORELLATO, L.P.C.; LEITÃO-FILHO, H.F. "Reproductive phenology of climbers in a southeastern Brazilian forest". *Biotropica*, v. 28, n. 2, p. 180-191, 1996.
- OPLER, P.A.; BAKER, H.B.; FRANKIE, F.G. Seasonality of climbers: a review and example from Costa Rican dry forest. In: PUTZ, F.E.; MOONEY, H.A., ed. *The biology of vines*. Cambridge: Cambridge University Press, 1991. p. 377-391.
- PEÑALOSA, J. "Morphological specialization and attachment success in two twining lianas". *American journal of botany*, v. 69, n. 6, p. 1043-1045, 1982.
- PEÑALOSA, J. Dinâmica de crescimento de Lianas. In: GOMEZ-POMPA, A.; DEL AMO, R.S. *Investigaciones sobre la regeneración de selvas altas en Veracruz, México*. México: Alhambra Mexicana, 1985. v. 2, p. 147-169.
- PROCTOR, J.; ANDERSON, J.M.; CHAI, P. et al. "Ecological studies in four contrasting lowland rain forests in Gunung



- Mulu National Park, Sarawak". *Journal of ecology*, v. 71, n. 1, p. 237-260, 1983.
- PUTZ, F.E. "Liana biomass and leaf area of a "tierrafirme" forest in the Rio Negro Basin, Venezuela". *Biotropica*, v. 15, p. 185-189, 1983.
- . "The natural history of lianas on Barro Colorado Island, Panama". *Ecology*, v. 65, p. 1713-1724, 1984.
- . "Liana stem diameter growth and mortality rates on Barro Colorado Island, Panama". *Biotropica*, v. 22, p. 103-105, 1990.
- . Silvicultural effects of lianas. In: PUTZ, F.E.; MOONEY, H.A., ed. *The biology of vines*. Cambridge: Cambridge University Press, 1991. p. 493-501.
- PUTZ, F.E.; CHAI, P. "Ecological studies of lianas in Lambir National Park, Sarawak, Malaysia". *Journal of ecology*, v. 75, p. 523-531, 1987.
- PUTZ, F.E.; LEE, H.S.; GOH, R. "Effects of post-felling silvicultural treatments on woody vines in Sarawak". *Malaysian forest.*, v. 47, n. 3, p. 214-226, 1984.
- PUTZ, F.E.; WINDSOR, D.M. "Liana phenology on Barro Colorado Island, Panama". *Biotropica*, v. 19, p. 334-341, 1987.
- RANNEY, J.W.; BRUNER, M.C.; LEVENSON, J.B. The importance of edge in the structure and dynamics of forest islands. In: BURGESS, R., SHARPE, D.M., ed. *Forest island dynamics in man-dominated landscapes*. New York: Springer-Verlag, 1981. p. 67-95. (Ecological studies, 41).
- RICHARDS, P.W. *The tropical rain forest: an ecological study*. Cambridge: Cambridge University Press, 1952.
- SAVAGE, M. "Germination of forest species under an anthropogenic vine mosaic in Western Samoa". *Biotropica*, v. 24, n. 3, p. 460-462, 1992.
- SMITH, A.P. "Stratification of temperate and tropical forests". *American naturalist*, v. 107, p. 671-683, 1973.
- SMITH, H.C.; SMITHSON, P.M. "Costs of cutting grape vines before logging". *USDA. Forest Service NE research note*, n. 207, p. 1-4, 1975.
- STEVENS, G.C. "Lianas as structural parasites: the *Bursera simaruba* example". *Ecology*, v. 68, n. 1, p. 77-81, 1987.
- UHL, C.; JORDAN, C.F. "Sucession and nutrient dynamics following forest cutting and burning in Amazonia". *Ecology*, v. 65, p. 1476-1490, 1984.
- UHL, C.; VIEIRA, I.C.G. "Ecological impacts of selective logging in the Brazilian Amazon: a case study from the Paragominas Region of the State of Pará". *Biotropica*, v. 21, n. 2, p. 98-106, 1989.
- VIDAL, E.; JOHNS, J.; GERWING, J.J.; BARRETO, P.; UHL, C. "Vine management for reduced-impact logging in eastern Amazonia". *Forest ecology and management*, n. 98, p. 105-114, 1997.
- VINHA, S.G.; CADIMA, A.; SANTOS, O.M. "A fase pioneira de uma sucessão vegetal secundária no Sul da Bahia: estrutura e composição química da vegetação". *Revista Theobroma*, v. 13, n. 1, p. 27-34, 1983.
- WALTER, H. *Ecology of tropical and subtropical vegetation*. New York: Van Nostrand Reinhold, 1971.
- WILLIAMS-LINERA, G. "Vegetation structure and environmental conditions of forest edges in Panama". *Journal of ecology*, v. 78, p. 356-373, 1990.
- WHITMORE, T.C. Tropical rain forest dynamics and its implications for management. In: GOMEZ-POMPA, A.; WHITMORE, T.C.; HADLEY, M., ed. *Rain forest regeneration and management*. Paris: UNESCO, 1991. p. 67-89.