

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

VARIAÇÃO DA DENSIDADE, ÁREA BASAL E BIOMASSA DE LIANAS EM 64  
KM<sup>2</sup> DE FLORESTA DE TERRA-FIRME NA AMAZÔNIA CENTRAL

Anselmo Nogueira

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 – AM

2006

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

VARIAÇÃO DA DENSIDADE, ÁREA BASAL E BIOMASSA DE LIANAS EM 64  
KM<sup>2</sup> DE FLORESTA DE TERRA-FIRME NA AMAZÔNIA CENTRAL

Anselmo Nogueira

Orientadora: Dr<sup>a</sup>. Flávia Regina Capellotto Costa

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

Manaus – AM

2006

### Ficha catalográfica:

Nogueira, Anselmo.

Variação da densidade, área basal e biomassa de lianas em 64 km<sup>2</sup> de floresta de terra-firme na Amazônia Central / Anselmo Nogueira – Manaus, 2006.

8x, 60 p.: il.

Dissertação (mestrado) - INPA/UFAM.

1. Ecologia de lianas 2. Distribuição espacial de plantas 3. Fatores ambientais 4. Biomassa 5. Ecologia de comunidades 6. Amazônia Central.

CCD 19. ed.

### Sinopse:

Estudo da variação espacial da densidade, área basal e estimativa de biomassa de lianas em 40 parcelas permanentes de 1 hectare, distribuídas em 64 km<sup>2</sup> de floresta de terra-firme, na Reserva Florestal Adolpho Ducke, Amazônia Central, Brasil. A comunidade de lianas foi relacionada com a densidade de palmeiras, índice de estrutura arbórea e granulometria do solo.

**Palavras chaves:** 1. Lianas 2. Distribuição espacial de plantas 3. Fatores ambientais 4. Biomassa 5. Ecologia de comunidades 6. Amazônia Central

## **Agradecimentos,**

Este estudo só foi possível pelo contínuo apoio financeiro provido pelo Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico - CNPq (CNPq/PELD 520039/98-0), durante os últimos 2 anos, incluindo minha bolsa de mestrado.

Agradeço a minha querida orientadora Flávia Costa, pela dedicação e paciência, e por me mostrar jeitos diferentes de des-bagunçar o mundo clorofilado da floresta.

Agradeço aos ajudantes de campo, da cozinha ao dossel da floresta, que tanto me ensinaram no dia-dia de campo. Aos amigos da Reserva Ducke, funcionários da segurança, visitantes e nômades que sempre estavam por lá, prontos para tomar um vinho de pataua e de bacaba.

A secretaria da Ecologia e da pós, que tanto resolveram a burocracia que mata as nossas vidas. Aos pesquisadores do INPA em geral, pelas discordâncias, e pelo respeito, me ensinando que também na ciência, grupos podem ser ainda mais úteis nesse mundo torto, do que indivíduos isolados trabalhando em suas pesquisas.

Agradeço aos amigos de turma, me ensinando um pouco mais sobre onça, macacos, samambaias, sapos, fungos, ratos, capoeiras, extração de óleo, sementes, antas, tartarugas, sobre o amor a floresta e a Amazônia e, principalmente, me ensinando mais sobre o ser humano.

Agradeço aos demais que estiveram comigo nesses dois anos de Manaus, curtindo as tapiocas, o tucumã, o peixe com vinagrete, os bregas e o rock, agradeço a todos que tornaram tudo mais leve e divertido. E aos amigos distantes, mentalizando energias boas, tranqüilas e de força, que estiveram presentes na memória e na saudade. Esses estão no peito e na alma, e são as fontes da força “BT” e da “feb-rato”.

Agradeço aos meus pais e a minha irmã do coração, com todo o meu amor. E ao sopro Divino da minha existência, que ilumina meu caminho, e nem a ciência probabilística fez esmaecer. E nem poderia!

## Resumo

Existe uma ausência de trabalhos em meso-escala considerando a variação ambiental e geográfica sobre a comunidade de lianas. Foram amostradas 40 parcelas de 1 ha distribuídas por 64 km<sup>2</sup> em uma Reserva de terra-firme da Amazônia Central. A densidade e área basal de lianas foi quantificada em cada uma das parcelas, e estimativas de biomassa foram realizadas com diferentes equações alométricas. Os valores absolutos das estimativas de biomassa variaram muito de acordo com a equação alométrica utilizada. Erros das equações provavelmente ocorrem devido à ausência de amostras de lianas largas nesses trabalhos. Foi verificada relação entre as variáveis ambientais e a comunidade de lianas. Quanto maior a densidade de palmeiras, a % de areia no solo e o índice de estrutura arbórea, menor a densidade, área basal e biomassa de lianas. Os componentes do sub-bosque estiveram estruturados espacialmente, o que tornou a relação entre as variáveis mais complexa. Esses resultados indicam que as variáveis ambientais provavelmente atuam em fases diferentes da vida das lianas. Os solos arenosos poderiam estar diminuindo a germinação e o estabelecimento das plântulas. As palmeiras reduziram, no início da fase escandente das lianas, os suportes potenciais do sub-bosque (árvores finas), restringindo o número de lianas por área. O índice de estrutura da vegetação influenciaria os indivíduos jovens e intermediários em ascendência, definindo a disponibilidade de suportes entre os estratos da floresta.

## Abstract

Broad scale research that considers environmental and geographical variation of lianas community are lacking. In a 64 km<sup>2</sup> of Terra-Firme forest Reserve in Central Amazon, 40 plots of 1 ha were distributed. The density and basal area was evaluated. Biomass estimations were done with three allometric equations. The absolute biomass value estimated varied largely according to the allometric equation used. Errors in the equations probably occur due to little sampling of large lianas of these works. The environmental variables were related to liana community. Palms density, sand soil content and trees structure index are negatively correlated with density, basal area and biomass of lianas. Understory components were spatially structured, making more complex the correlations between variables. Different relationships between environmental variables and lianas were found according to the life stage. Sand soil content may be reducing the germination and seedlings establishment. Abundance of palms may be reducing the number of thin tree that are the main supports for lianas at early stages of life cycle. The tree structure may be determining the availability of supports at different forests strata, which mainly influences ascending individuals.

## SUMÁRIO

1. <i>Introdução</i>	1
2. <i>Métodos</i>	
2.1. <i>Área de estudo</i>	4
2.2. <i>Definição de lianas</i>	4
2.3. <i>Desenho Amostral</i>	5
2.4. <i>Marcação permanente no campo</i>	5
2.5. <i>Medição das lianas</i>	7
2.6. <i>Variáveis ambientais e geográficas</i>	7
2.7. <i>Cálculo da biomassa de lianas</i>	9
2.8. <i>Análise dos dados</i>	9
3. <i>Resultados</i>	
3.1. <i>Densidade de lianas</i>	11
3.2. <i>Área Basal de lianas</i>	12
3.3. <i>Estimativa da biomassa viva acima do solo</i>	14
3.3.1. <i>Equações alométricas para lianas</i>	14
3.3.2. <i>Variação das estimativas de biomassa de lianas entre parcelas</i>	18
3.3.3. <i>Biomassa de lianas versus biomassa arbórea</i>	21
3.4. <i>Dependência espacial da comunidade de lianas</i>	22
3.5. <i>Variáveis ambientais</i>	24
3.5.1. <i>Estrutura física da floresta e suporte para as lianas – árvores palmeiras de caule subterrâneo e aéreo</i>	24

3.5.2. <i>Topografia e granulometria do solo</i>	28
3.5.3. <i>Dependência linear e espacial entre as variáveis ambientais</i>	28
3.6. <i>Relações entre os descritores da comunidade de lianas e o ambiente – espaço, solo, topografia e estrutura física das árvores</i>	31
3.6.1. <i>Relações com a densidade de lianas</i>	31
3.6.2. <i>Relações com a área basal e a biomassa de lianas</i>	35
<b>4. Discussão</b>	
4.1. <i>Densidade e Área Basal de lianas – o que representam.</i>	43
4.2. <i>Estimativas de Biomassa de lianas e as equações alométricas</i>	43
4.3. <i>Outras fontes de variação nas estimativas de biomassa de lianas, considerações sobre dinâmica</i>	45
4.4. <i>Estimativa de Biomassa Florestal, a representatividade das lianas</i>	46
4.5. <i>Densidade de palmeiras, árvores pequenas e distância geográfica – a construção das lianas ainda no sub-bosque</i>	47
4.6. <i>Índice de estrutura arbórea – Luz para as lianas jovens e estrutura de ancoragem em diferentes estratos da floresta para indivíduos intermediários em ascendência</i>	50
4.7. <i>Granulometria do solo – areia, argila e altitude sobre as lianas mais finas.</i>	51
<b>5. Conclusões</b>	53
<b>6. Bibliografia</b>	54
<b>7. Anexos</b>	60



## ***Variação da densidade, área basal e biomassa de lianas em 64 km<sup>2</sup> de floresta de Terra-Firme na Amazônia Central – Brasil.***

### **1. INTRODUÇÃO**

As lianas (ou cipós) são plantas que receberam menos atenção nos estudos ecológicos se comparadas às árvores. Isto é esperado, já que as árvores têm grande importância econômica. Entretanto, o aumento no interesse pelas lianas ampliou-se justamente devido às práticas silviculturais, na tentativa de diminuir os custos da extração madeireira (Vidal et al., 2003), e de se entender os efeitos negativos das lianas sobre as árvores (Putz, 1991).

Embora as estimativas de biomassa de lianas na Amazônia representem menos de 5% da biomassa florestal (Hegarty & Caballé, 1991), as lianas podem ser importantes em cenários de extensos desmatamentos e mudanças climáticas (Laurance et al., 2001; Phillips et al., 2002; Granados & Korner, 2002; Schnitzer et al., 2005). As lianas podem reduzir a capacidade competitiva de árvores juvenis e desacelerar o processo de regeneração florestal (Schnitzer et al., 2000; Schnitzer & Borges, 2002). Podem apresentar vantagem competitiva em ambientes sazonais e de elevada concentração de CO<sub>2</sub> (Granados & Korner, 2002; Schnitzer et al., 2005) e intensificar a perda de biomassa arbórea em paisagens fragmentadas (Engel et al., 1998; Laurance et al. 2001).

O número de publicações com lianas aumentou nos últimos anos, mas os padrões de distribuição das lianas em escala regional ainda são pouco explorados. Variáveis como a estrutura e composição do solo e a topografia têm sido importantes preditores da abundância e biomassa de diferentes grupos vegetais na Amazônia (Solins, 1998; Clark et al., 1999; Clark, 2002; Castilho, 2004; Vormisto, et al., 2004; Kinupp & Magnusson, 2005; Costa & Magnusson, 2005), mas poucos tem sido usados para entender os padrões das comunidades de lianas. A densidade de lianas foi relacionada com a altitude (Parthasarathy et al., 2004), com a composição e estrutura do solo (Laurance et al., 2001; Ibarra-Manríquez & Martinez-Ramos, 2002), a altura do dossel (DeWalt et al., 2000;

Parthasarathy et al., 2004) e a intensidade dos distúrbios (Ibarra- Manríquez & Martinez-Ramos, 2002; Rice et al., 2004). Já as estimativas de biomassa apenas recentemente foram relacionadas com a altura do dossel (Gerwing & Farias, 2000; Gehring et al., 2004), estrutura e composição do solo e efeito de borda (Laurance *et al*, 2001).

Hipóteses ligadas à qualidade das árvores influenciando a ascendência das lianas ao dossel são descritas principalmente na escala onde a árvore é a unidade amostral (Putz, 1980; Putz, 1984; Peres-Salicrup et al., 2001). Na escala da paisagem, a estrutura da vegetação arbórea pode estar estruturando a comunidade de lianas pela restrição de suportes para a escalada inicial das lianas ainda no sub-bosque, reduzindo a sua densidade localmente (Putz, 1984). Grupos vegetais como as palmeiras podem diminuir a densidade total de lianas na paisagem florestal, tanto no sub-bosque como no dossel, por possuírem características morfológicas e fisiológicas que facilitam a queda das lianas após infestação (Putz, 1980; Putz, 1984; Peres-Salicrup et al., 2001). Depois de iniciarem seu hábito escandente no sub-bosque, as lianas necessitam de um conjunto de árvores em diferentes estratos da floresta para alcançar o dossel (Putz, 1984; Putz & Holbrook, 1991). A variação da freqüência de árvores, de diferentes tamanhos nos estratos florestais, pode prover a arquitetura florestal necessária para a ‘escalada’ das lianas até condições mais favoráveis de luz, aumentando a probabilidade de encontrar um número maior de indivíduos por área.

Dentre os componentes edáficos, a distribuição do tamanho e arranjo dos poros no solo (granulometria) são os determinantes da capacidade de retenção de umidade, das taxas de infiltração e drenagem de água, e da aeração, fatores que afetam fortemente as plantas (Sollins, 1998). Solos mais arenosos disponibilizam uma quantidade menor de nutrientes, sendo considerados mais pobres (Clark, 2002). Em escala regional, os fatores edáficos e topográficos estão entre os principais determinantes da estrutura de comunidades de plantas (Clark et al., 1999; Clark, 2002).

Além disso, a estrutura das comunidades vegetais varia devido ao aumento da distância geográfica entre as unidades amostrais, e não somente em decorrência de mudanças ambientais (Condit et al., 2002; Tuomisto et al., 2002; Vormisto, et al., 2004). Determinar a existência de dependência espacial, para controlar essa fonte de variação dos dados, ou para testar hipóteses que incluam o espaço, é um passo importante para validação das relações estabelecidas entre variáveis (Legendre & Legendre, 1998). Publicações com lianas raramente incluem a variação espacial explicitamente em suas análises.

A distância ambiental e geográfica entre parcelas pode estar atuando de maneira conjunta na determinação dos padrões para plantas (Tuomisto et al., 2002). Sendo assim, existe a necessidade de novas amostragens em escalas maiores, considerando a estrutura espacial explicitamente, que busquem entender como a disponibilidade de suportes da estrutura arbórea, a variação de solo e da topografia, podem estar relacionados com a comunidade de lianas.

No entanto, existe um amplo conjunto de medidas que podem ser usadas para descrever a comunidade de lianas, e diferentes critérios para a definição do diâmetro mínimo de inclusão na amostragem têm sido usados (revisão em Burham, 2004; Gerwing et al., 2006). Enquanto a biomassa e a área basal representam melhor a variação do número de indivíduos de lianas mais largas (Phillips et al., 2005), a densidade deve estar descrevendo a variação dos indivíduos mais finos entre parcelas. O entendimento dessas variações pode explicar a detecção ou não das relações entre os descritores de lianas e as variáveis ambientais (Mitchell, 2005).

Neste trabalho procuro entender como vários aspectos da estrutura da comunidade de lianas – densidade, área basal e biomassa – relacionam-se com as variáveis ambientais e geográficas em uma floresta tropical úmida não perturbada, em escala regional de 64 km<sup>2</sup>. Embora sejam analisadas apenas relações observacionais entre a comunidade e as variáveis ambientais, o que não permite determinar relações causais, esta abordagem permite que hipóteses sejam excluídas e novas hipóteses construídas (Magnusson & Mourão, 2003). Dessa maneira, espero que áreas mais arenosas (com menor fertilidade e maior

amplitude de condições hídricas), com maior densidade de palmeiras (e menor densidade de árvores pequenas) e maior homogeneidade do dossel tenham menor densidade, área basal e biomassa de lianas, devido a menor disponibilidade de recursos e estrutura física para a estruturação da comunidade.

## 2. MÉTODOS

### 2.1. ÁREA DE ESTUDO

Este estudo foi realizado na Reserva Florestal Adolpho Ducke, situada na periferia de Manaus, AM, Brasil, (02° 55' e 03° 01' latitude S e entre 59° 53' e 59° 59' longitude W). A Reserva tem uma área de 100 km<sup>2</sup> (10 x 10 km). Os solos da Reserva consistem de argilas caoliníticas (latossolo amarelo álico ou oxisol) nas áreas mais altas e planas, e podzóis (solos arenosos) nas baixas elevações, observando-se uma passagem progressiva de um tipo de solo ao outro (Chauvel *et al.*, 1987). A altitude varia de 39 m a 109 m, com um platô central no sentido norte-sul, representando o divisor de águas que divide a Reserva em duas drenagens hidrográficas distintas. O clima é classificado como tropical úmido de terra-firme (Guillaumet & Kahn, 1982). A temperatura média anual é de 26° C, permanecendo aproximadamente constante ao longo do ano (médias mensais variam cerca de 2° C). As chuvas concentram-se entre os meses de novembro e junho (Marques Filho *et al.*, 1981), com precipitação média anual de 2362 ± 400 mm, variando de 1300-2900 mm (dados coletados entre 1965-1980).

### 2.2. DEFINIÇÃO DE LIANAS

Neste grupo são incluídas apenas as trepadeiras lenhosas (cipós ou lianas), como proposto por Gerwing *et al.* (2006). Da mesma forma que para outros grupos com propagação vegetativa, é possível que diferentes caules sejam clones, o que é difícil de ser determinado no campo. Portanto, os indivíduos foram definidos como sendo cada tronco isolado enraizado no interior

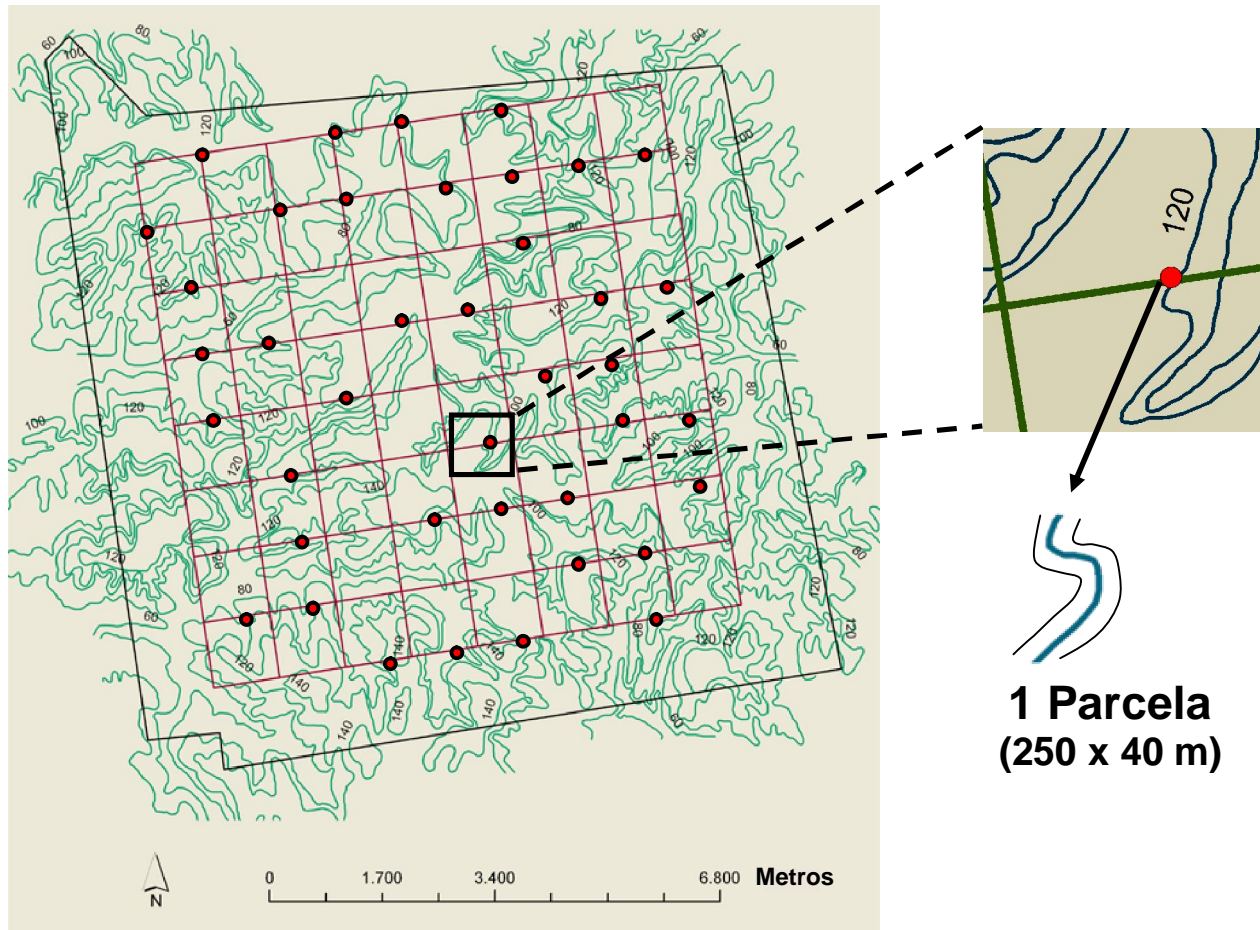
da parcela. Neste estudo os indivíduos escandentes e livres em pé ('free standing stems') não foram diferenciados na amostragem como sugerido por Gerwing et al. (2006).

### 2.3. DESENHO AMOSTRAL

A Reserva Ducke possui um sistema de 9 trilhas dispostas no sentido leste-oeste e 9 no sentido norte-sul, formando uma grade regular de 64 km<sup>2</sup> (Figura 1). Ao todo existem 72 parcelas espalhadas sistematicamente ao longo da Reserva, a uma distância mínima de 1 km uma da outra, de onde foram escolhidas 40 para este estudo. A escolha das 40 parcelas buscou incluir uma maior variação topográfica e granulométrica do solo entre parcelas, procurando manter um espaçamento homogêneo entre as unidades amostrais. Foram utilizadas parcelas longas e finas, com 250 m de comprimento, seguindo a isoclina do terreno. As lianas foram amostradas em faixas de diferentes larguras, de acordo com seu "DAP" (diâmetro a 130 cm do enraizamento da liana no solo): plantas com DAP acima de 1 cm foram amostradas em uma largura de 10 m x 250 m (0,25 ha) e plantas com DAP acima de 5 cm em uma largura de 40 m x 250 m (1 ha). Dessa forma, o diâmetro mínimo amostrado foi 1 cm como o sugerido por Gerwing et al. (2006). Assim, lianas finas, de densidade mais elevada na floresta, foram amostradas com esforço amostral menor (0,25 ha), enquanto que as lianas largas acima de 5 cm, mais raras, foram amostradas com um esforço maior (1 ha). Para maiores detalhes do desenho amostral e justificativas metodológicas ver Magnusson et al. (2005).

### 2.4. MARCAÇÃO PERMANENTE NO CAMPO.

Foram utilizadas placas de alumínio numeradas, amarradas com fios de cobre revestidos de plástico (fio de telefone) para a identificação das lianas em campo. Os fios possuíam uma folga para evitar estrangulamentos do caule com o crescimento dos indivíduos. Todos os caules foram marcados com placas individuais, mesmo que representassem a mesma planta, sendo anotados quais indivíduos eram clonais (conexões visíveis entre raízes e caules acima do solo).



**Figura 1** – Mapa da Reserva Florestal Adolpho Ducke (linha preta contínua) e suas cotas altimétricas (em verde). Em vermelho está a grade de trilhas e as 40 unidades amostrais utilizadas neste estudo. Cada unidade amostral teve 250 m de comprimento seguindo a curva de nível.

## 2.5. MEDIÇÃO DAS LIANAS

Foram realizadas medidas dos ramos e do caule principal das lianas a uma altura de 130 cm do enraizamento no solo, semelhantes à proposta de Gerwing et al. (2006), com algumas modificações. Quando a posição do caule a 130 cm esteve sobre a bifurcação, as medidas foram realizadas de 5-10 cm abaixo da bifurcação, no ponto mais regular. Locais irregulares e com deformações no caule também foram medidos 5-10 cm abaixo, em local mais regular. Para as touceiras e indivíduos com múltiplas fissões do caule, foram realizadas medidas individuais de cada ramo. Esses indivíduos foram raros na Reserva Florestal Adolpho Ducke, pertencendo a um número reduzido de espécies (a partir de um determinado tamanho). Todos os indivíduos com diâmetro inferior a 5 cm foram medidos com um paquímetro, pela dificuldade de medidas confiáveis com fita diamétrica em indivíduos finos. Foram coletados dados da secção máxima e mínima para o cálculo da secção média através da fórmula:  $diâmetro = \sqrt{d_1 * d_2}$ . (Gerwing et al., 2006). As lianas acima de 5 cm de diâmetro foram medidas com fita diamétrica. Os caules, independentemente do grau de irregularidade, foram tratados como cilindros perfeitos para os cálculos de área transversal.

## 2.6. VARIÁVEIS AMBIENTAIS E GEOGRÁFICAS

Os dados de topografia (altitude e declividade), textura do solo, densidade de árvores e de palmeiras (arbóreas e não-arbóreas) foram disponibilizados pelo Projeto Integrado de Pesquisas na Reserva Ducke. Foi utilizada a cota altimétrica da trilha no ponto de início de cada parcela. Como a parcela segue a isoclina (curva de nível) o valor de altitude foi o mesmo por toda a sua extensão. Os dados de inclinação do terreno foram obtidos de Lima (não publicado, banco de dados do projeto). A inclinação do terreno foi representada pela mediana de 6 medidas feitas no interior de cada parcela, a cada 50 m ao longo da linha central. As medidas foram tomadas com clinômetro, perpendicularmente à linha central da parcela, sobre uma distância de 5 m. Dessa forma, os dados de declividade são correspondentes a medidas internas da parcela. Os dados sobre

a granulometria do solo foram obtidos de Mertens (2004). As amostras de solo foram tomadas nos mesmos pontos das medidas de declividade. Em cada ponto uma amostra superficial do solo de 30 cm x 30 cm x 5 cm foi coletada com o auxílio de uma pá, após a remoção do folhiço e das raízes grandes. Seis alíquotas individuais foram misturadas, originando uma amostra composta por parcela. Mertens (2004) apresenta uma descrição detalhada das técnicas utilizadas nas análises físicas e químicas dos solos coletados na Reserva Ducke. Os dados sobre a distribuição de abundâncias das árvores foram obtidos de Castilho (2004). Na maioria dos casos, foi medido o DAP das árvores. Para indivíduos com sapopemas medidas acima de 130 cm foram realizadas. A largura da parcela variou para as árvores dependendo da classe de diâmetro amostrado, semelhante às variações de esforço amostral utilizadas para as lianas de diferentes tamanhos. A distribuição de abundância por classes diamétricas das árvores acima de 10 cm de diâmetro foi utilizada para a construção de um índice de estrutura arbórea para representar a variação da estrutura física da floresta (ver resultados). A densidade das árvores entre 1 a 9.9 cm foi utilizada como uma segunda variável (densidade de árvores pequenas) representando a variação da estrutura física do sub-bosque. Os dados sobre a densidade de palmeiras foram obtidos de Guillaumet (não-publicado). As palmeiras de caule aéreo e de caule subterrâneo foram amostradas compondo a variável “densidade de palmeiras” utilizada neste estudo, formada por uma maioria de indivíduos do sub-bosque. Tanto os dados de densidade de árvores de diferentes tamanhos, quanto os dados de densidade de palmeiras, foram corrigidos para 1 hectare de área para os testes estatísticos.

Existem diferentes possibilidades para representar a informação geográfica em modelos de regressão múltipla (Legendre, 1990 *apud* Legendre et al., 2005). Utilizei os dados brutos das coordenadas geográficas, coordenadas Oeste-Leste e Norte-Sul (longitude e latitude) para as análises.



## 2.7. CÁLCULO DE BIOMASSA DE LIANAS

Existem três equações alométricas para estimar a biomassa de lianas na literatura (Putz, 1983; Gerwing & Farias, 2000 e Gehring et al., 2004). Todas elas foram utilizadas para descrever a variação das estimativas de biomassa. Para os testes de hipóteses sobre as relações entre a biomassa e as variáveis ambientais, foi utilizada somente a estimativa dada pelo modelo de Gehring et al. (2004). Esse modelo inclui um número maior de espécies e foi desenvolvido na região de Presidente Figueiredo - AM, área próxima a Reserva Florestal Adolpho Ducke, possuindo espécies comuns entre as áreas. Essa escolha é uma tentativa de descrever melhor o componente regional da biomassa de lianas relacionada com a densidade da madeira das espécies presentes na área.

## 2.8. ANÁLISE DE DADOS

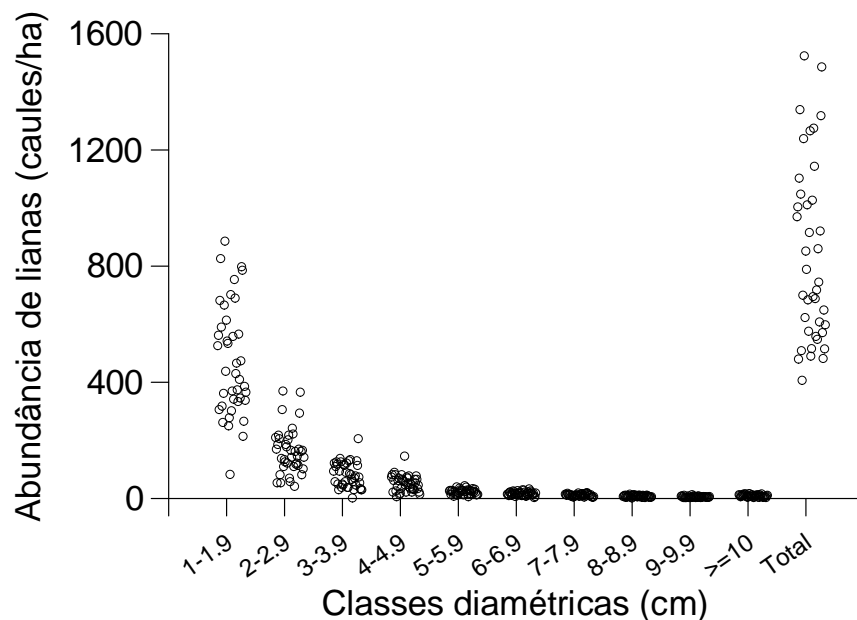
Foram utilizados modelos de regressão múltipla linear do tipo 1 (Sokal & Rolf, 1995) para testar hipóteses sobre a relação entre a densidade, área basal e biomassa de lianas e as variáveis ambientais textura do solo (% de areia), altitude, declividade e a estrutura arbórea (densidade de palmeiras, densidade de árvores pequenas e índice de estrutura arbórea). Além disso, foram incluídas as variáveis geográficas (coordenadas leste-oeste e norte-sul) em alguns modelos de regressão múltipla. Para todos os modelos, checkou-se a tolerância entre as variáveis independentes. As variáveis não foram inseridas no mesmo modelo estatístico quando estiveram muito correlacionadas, de acordo com o pressuposto de aditividade (multicolinearidade). Foram realizados testes a priori de normalidade dos dados. Não encontrei um pacote estatístico para realizar os testes de homogeneidade de variâncias para variáveis contínuas, mas observei os resíduos dos dados para ter indicações quanto a esse pressuposto estatístico. Foram realizados testes de Mantel para checar a presença de dependência espacial das variáveis dependentes e independentes separadamente, utilizando a distância (dissimilaridade) de Manhattan para a construção das matrizes de associação. Todas as análises utilizaram à probabilidade de 5 % de erro tipo I. Correções de Bonferroni foram aplicadas

sobre os testes estatísticos das mesmas hipóteses, mas não foram consideradas na discussão dos resultados. Para alguns modelos, o coeficiente de determinação ( $R^2$ ) das regressões múltiplas foram quebrados em  $R^2$  parciais para cada uma das variáveis incluídas nos modelos. Para isso, isolamos os dados parciais de cada variável, e realizamos uma nova regressão linear simples, sobre cada uma delas, para obter o valor do  $R^2$  parcial.

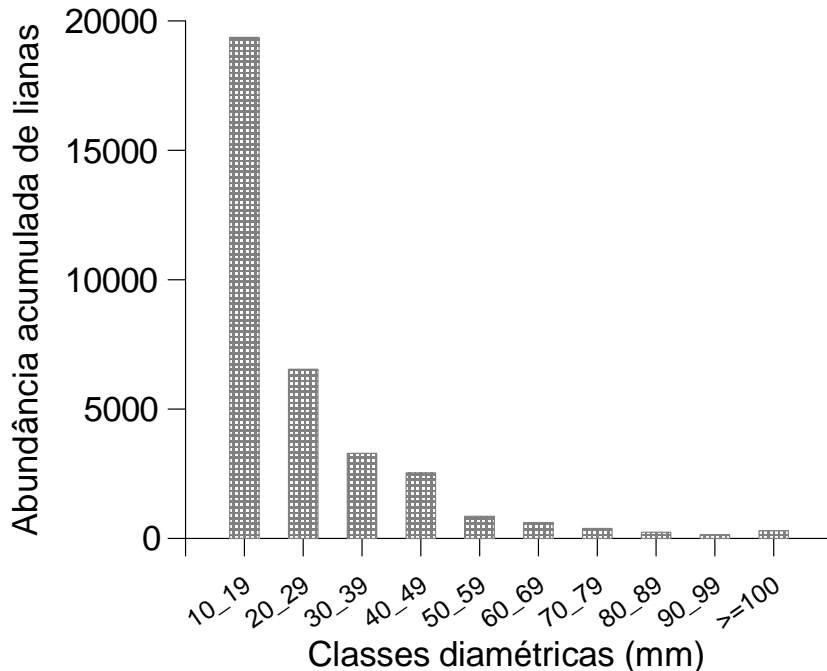
### 3. RESULTADOS

#### 3.1. DENSIDADE DE LIANAS.

A densidade de lianas (caules.ha<sup>-1</sup>) variou bastante entre as diferentes classes diamétricas (Fig. 1). As classes menores apresentaram um número maior de indivíduos, contendo a maior amplitude de variação entre as parcelas. A estimativa de densidade da primeira classe varia de 200 a 850 caules/ha. O somatório da abundância dos indivíduos de todas as classes acima de 2 cm não superou o número de indivíduos da primeira classe (Fig. 2). A primeira classe representou 56 % dos indivíduos acumulados nas 40 parcelas amostradas. Os indivíduos acima de 10 cm (lianas largas) foram bastante raros na floresta, com média de 7.4 indivíduos por hectare entre as 40 parcelas avaliadas.



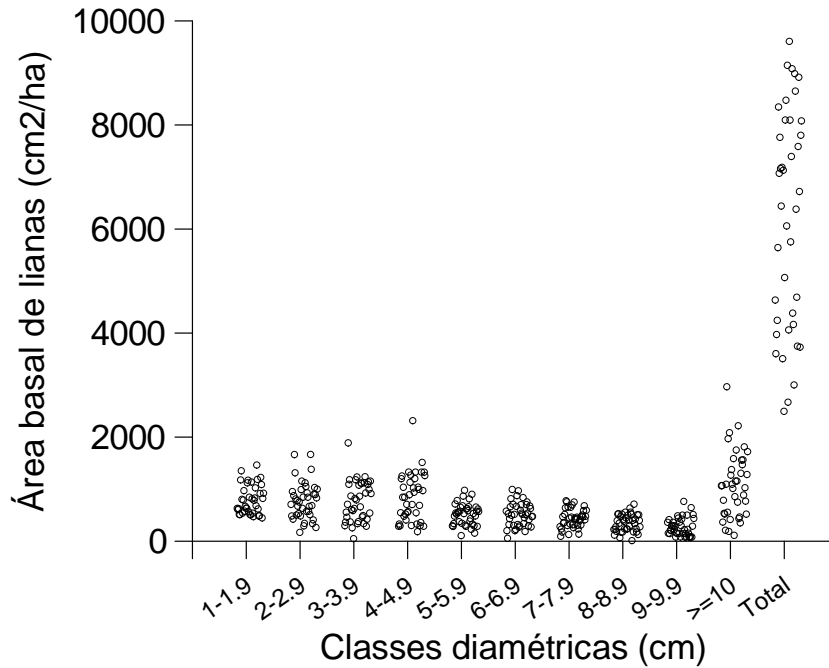
**Figura 1** – Variação da densidade de lianas por hectare em diferentes classes diamétricas nas 40 parcelas permanentes amostradas na Reserva Florestal Adolpho Ducke. A última classe de dados representa a densidade total de lianas (DAP ≥ 1 cm).



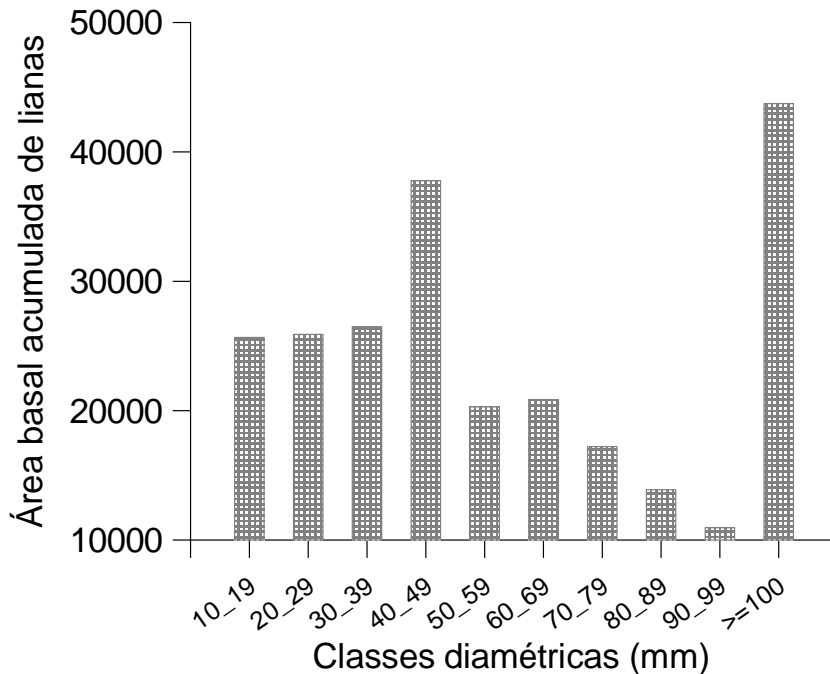
**Figura 2** – Abundância acumulada de indivíduos de lianas por classe diamétrica em 40 parcelas na Reserva Florestal Adolpho Ducke.

### 3.2. ÁREA BASAL DE LIANAS

A área basal total de lianas nas 40 parcelas amostradas variou de 2474 a 9080 cm<sup>2</sup>/ha (Fig. 3). Maiores amplitudes de variação foram observadas nas classes de tamanho de 4 a 4.9 cm de diâmetro (159 a 2096 cm<sup>2</sup>/ha) e na última classe, composta pelas lianas acima de 10 cm de diâmetro. As lianas acima de 10 cm representaram 18 % da área basal acumulada nas 40 parcelas amostradas, apesar de terem representado apenas 0.9 % dos indivíduos. Já as lianas de 4 a 4.9 cm representaram 15 % de área basal e 7 % dos indivíduos (Fig. 4).



**Figura 3** – Variação da área basal de lianas ( $\text{cm}^2/\text{ha}$ ) em diferentes classes diamétricas entre as 40 parcelas permanentes amostradas. A última classe de dados representa a área basal total de lianas ( $\geq 1$  cm) por parcela.



**Figura 4** – Área Basal acumulada de lianas ( $\text{cm}^2/\text{ha}$ ) por classe de tamanho nas 40 parcelas amostradas na Reserva Florestal Adolpho Ducke.

### 3.3. ESTIMATIVA DA BIOMASSA VIVA ACIMA DO SOLO.

#### 3.3.1. EQUAÇÕES ALOMÉTRICAS PARA LIANAS

Existem três equações alométricas disponíveis na literatura para estimativas de biomassa de lianas, construídas a partir de métodos destrutivos de plantas (Putz, 1983; Gerwing & Farias, 2000 e Gehring et al., 2004). As equações foram construídas com metodologias distintas (tabela 1).

As estimativas de biomassa para os indivíduos, geradas pelas diferentes equações alométricas, divergiram com o aumento do tamanho do diâmetro da liana (Figura 5). A partir de 14 cm a discrepância entre as estimativas aumenta muito, justamente para tamanhos de lianas não amostrados nas coletas destrutivas nesses trabalhos (Fig. 5A). Já a amplitude de variação dos tamanhos das lianas amostradas na Reserva Ducke ultrapassa 14.0 cm. O indivíduo mais largo encontrado nas 40 parcelas amostradas tem 28.8 cm de diâmetro (Fig. 5B).

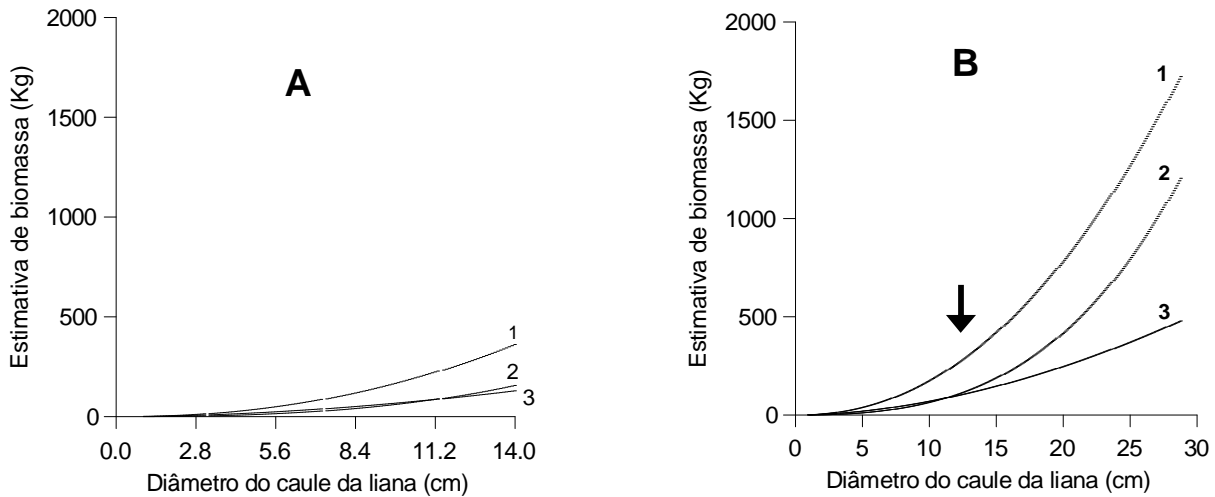
Em média, as lianas acima de 14.0 cm de diâmetro representaram 7.4% ( $\pm 6.6$ ) da área basal total por hectare na Reserva Ducke. Das 40 parcelas amostradas, 7 parcelas não apresentaram nenhum indivíduo acima de 14 cm, sendo suas estimativas mais confiáveis de acordo com as equações alométricas disponíveis. A importância relativa das lianas acima de 14.0 cm aumentou dependendo do modelo alométrico utilizado (Fig. 6). Em média, esses indivíduos representaram 6 % ( $\pm 5.4$ ) das estimativas de biomassa pela equação de Putz (1983); 13.9 % ( $\pm 11.9$ ) pela equação de Gehring et al. (2004) e 18.3 % ( $\pm 16.6$ ) pela equação de Gerwing & Farias (2000), sendo que este último modelo teve uma parcela onde as lianas acima de 14.0 cm representaram 81 % da biomassa total de lianas.

**Tabela 1** – Variação dos critérios metodológicos na construção das diferentes equações alométricas disponíveis para a estimativa da biomassa viva de lianas acima do solo.

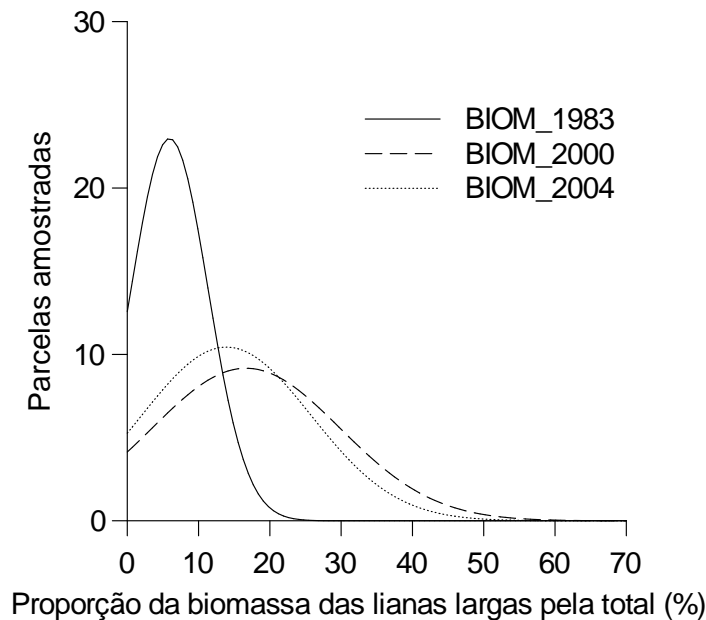
Características dos trabalhos	Putz (1983)	Gerwing & Farias (2000)	Gehring et al. (2004)
Área de Estudo	San Carlos de Rio Negro, Venezuela (Norte da Amazônia)	Paragominas, Brasil. (Amazônia Oriental)	Presidente Figueiredo, Brasil (Amazônia Central)
Média da Biomassa arbórea da região	335 t.ha <sup>-1</sup>	314 t.ha <sup>-1</sup>	60 a 220 t.ha <sup>-1</sup> (Floresta secundária) 440 t.ha <sup>-1</sup> (Floresta primária)
Período das coletas	Sem informação	Sem informação	Estação chuvosa
Amplitude dos diâmetros das lianas amostradas	<b>0.5 - 11.0 cm</b>	<b>1.0 - 13.5 cm</b>	<b>0.1 - 13.8 cm</b>
Número de indivíduos coletados	17 indivíduos	19 indivíduos	439 indivíduos
Número de spp. coletadas	12 espécies	17 espécies	26 espécies (considerando a amplitude de formas ecológicas)
Coleta em campo	Não foi realizada em área de derrubada completa da floresta	Não foi realizada em área de derrubada completa da floresta	Sem informação







**Figura 5** – Variação das estimativas de biomassa de lianas para indivíduos de diferentes tamanhos. O gráfico A mostra como as estimativas de biomassa variam dentro do intervalo de variação do diâmetro dos indivíduos que foram efetivamente incluídos na construção das equações alométricas (1- Gerwing & Farias, 2000; 2- Gehring et al., 2004; 3- Putz, 1983). O gráfico B mostra como a variação na estimativa de biomassa aumenta quando se considera toda a amplitude de variação do diâmetro das lianas amostradas neste estudo. A seta no gráfico B indica a partir de que diâmetro as extrapolações são realizadas sem amostragens.

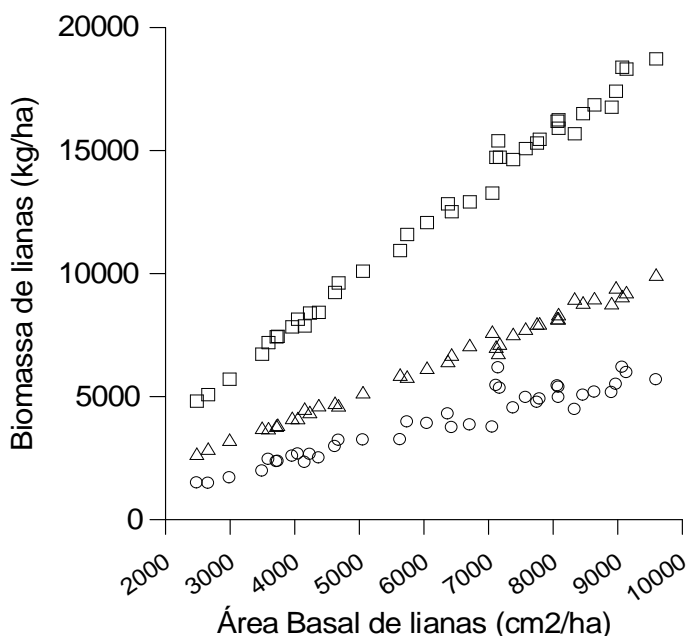


**Figura 6** – Variação da proporção entre a biomassa acima de 14.0 cm e a biomassa total de lianas para cada uma das 40 parcelas amostradas. A linha contínua nomeada BIOM\_1983 representa as estimativas com o modelo de Putz (1983); a linha tracejada BIOM\_2000 o modelo de Gerwing & Farias (2000) e a linha pontilhada BIOM\_2004 o modelo de Gehring et al. (2004).

### 3.3.2. VARIAÇÃO DAS ESTIMATIVAS DE BIOMASSA ENTRE PARCELAS.

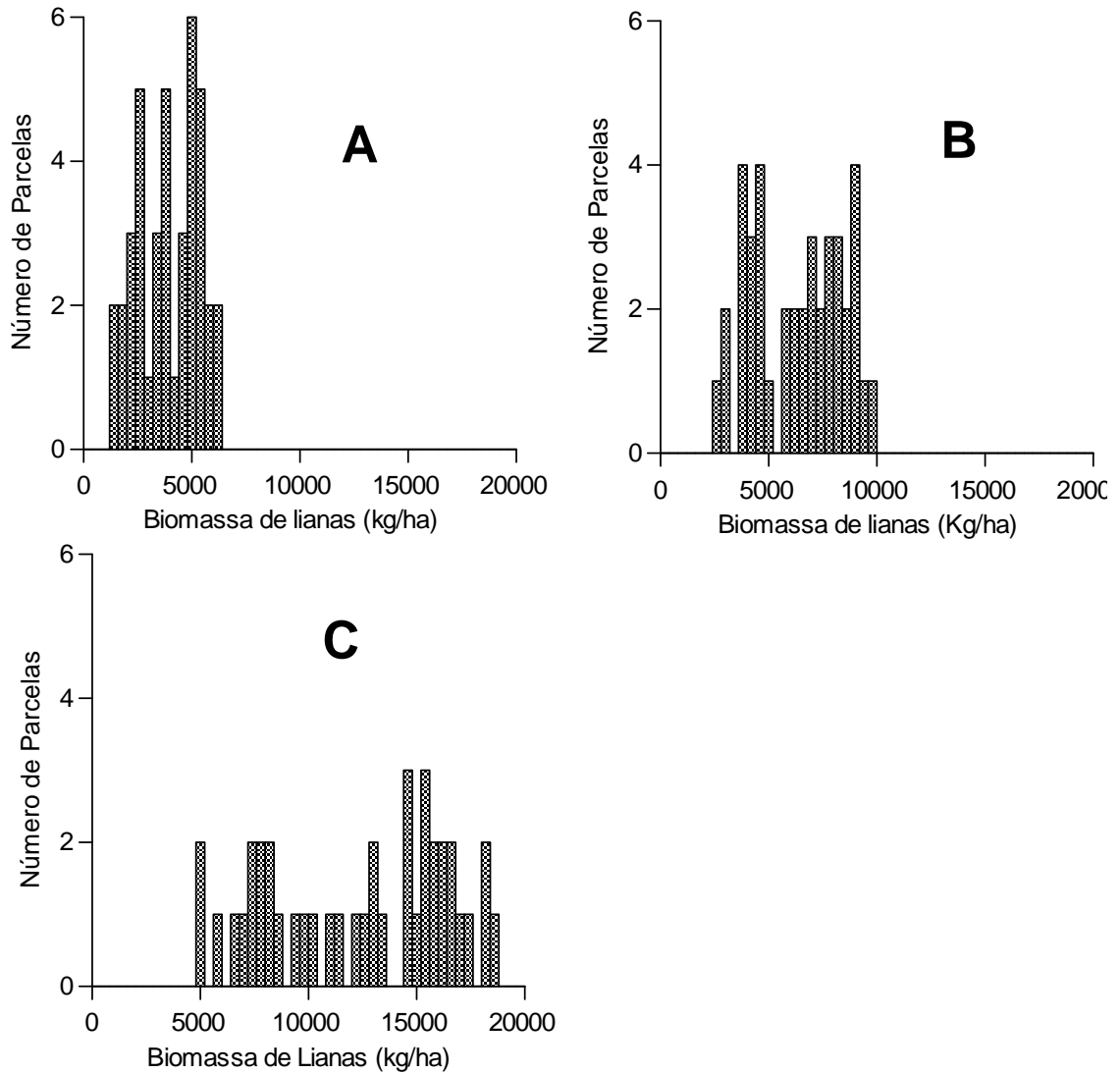
A variação das estimativas da biomassa de lianas entre parcelas esteve muito relacionada com a variação da área basal, independentemente do modelo adotado. A área basal explicou 90% da variação da estimativa de biomassa utilizando a equação de Gehring et al. (2004) e 99% das estimativas pelas equações de Putz (1983) ou Gerwing & Farias (2000) (Fig. 7).

A amplitude de variação das estimativas de biomassa de lianas foi menor quando utilizei os modelos de Gehring et al. (2004) e Putz (1983). Já o modelo de Gerwing & Farias (2000) teve amplitude maior, e diversas parcelas com valores acima de 10.000 kg/ha (Fig. 8). As estimativas de biomassa utilizando diferentes equações alométricas também variaram entre as classes de tamanho de lianas (Tabela 2). As estimativas utilizando a equação de Putz (1983) e a equação de Gerwing & Farias (2000) teve as classes de 2.5 a 4.9 cm e de 5.0 a 9.9 cm como as mais relevantes, representando em média 63.5 e 64.2 % da biomassa total respectivamente. Já as estimativas utilizando o modelo de Gehring et al. (2004) evidenciaram as duas últimas classes (de 5.0 a 9.9 cm e  $\geq 10$  cm) como as mais importantes, alcançando em média 63.8 % da biomassa total.



**Figura 7** – Variação da estimativa de biomassa (kg/ha) em função da área basal (cm<sup>2</sup>/ha) nas 40 parcelas amostradas. Foram utilizadas as três equações alométricas disponíveis na literatura: os círculos

correspondem às estimativas com a equação de Gehring et al. (2004), os triângulos a equação de Putz (1983) e os quadrados a equação de Gerwing & Farias (2000).



**Figura 8** – Distribuição de freqüência das estimativas de biomassa de lianas em 40 parcelas de 1 ha. A distribuição A foi construída utilizando a equação de Gehring et al. (2004); B utilizando a equação de Putz (1983) e C a equação de Gerwing & Farias (2000).

**Tabela 2** – Variação da comunidade de lianas em diferentes classes de tamanho em 40 ha de uma floresta chuvosa na Amazônia Central, Brasil. Valores médios e o desvio padrão de cada variável descritora da comunidade. As porcentagens ao lado direito de cada variável descritora representam a contribuição relativa de cada classe diamétrica de lianas. Em negrito destacamos as variações entre as porcentagens médias dos descritores da comunidade de lianas.

Classes de tamanho das lianas (cm)	Abundância (indivíduos. ha <sup>-1</sup> )	Abundância (%)	Área Basal (cm <sup>2</sup> .ha <sup>-1</sup> )	Área Basal (%)	Biomassa (kg.ha <sup>-1</sup> )		Biomassa (%)		Biomassa (kg.ha <sup>-1</sup> )	
					2004	1983	2004	1983	2000	2000
1.0-2.4	578.2 ± 219	69.5	1160.3 ± 436	18.6	434.3 ± 164	11.0	1416.0 ± 524	22.4	1879.3 ± 708	15.3
2.5-4.9	193.0 ± 94	22.5	1968.3 ± 936	<b>31.6</b>	995.5 ± 474	25.2	2096.8 ± 997	<b>33.1</b>	3680.3 ± 1752	<b>29.9</b>
5.0-9.9	55.7 ± 19	7.0	2026.1 ± 674	<b>32.5</b>	1372.4 ± 452	<b>34.7</b>	1923.6 ± 642	<b>30.4</b>	4223.0 ± 1400	<b>34.3</b>
≥10.0	7.3 ± 4	1.0	1073.1 ± 630	17.2	1148.9 ± 776	<b>29.1</b>	895.3 ± 512	14.1	2529.6 ± 1526	20.5
Total	834.3 ± 309	-	6227.9 ± 2101	-	3951.2 ± 1409	-	6331.7 ± 2126	-	12312.2 ± 4164	-

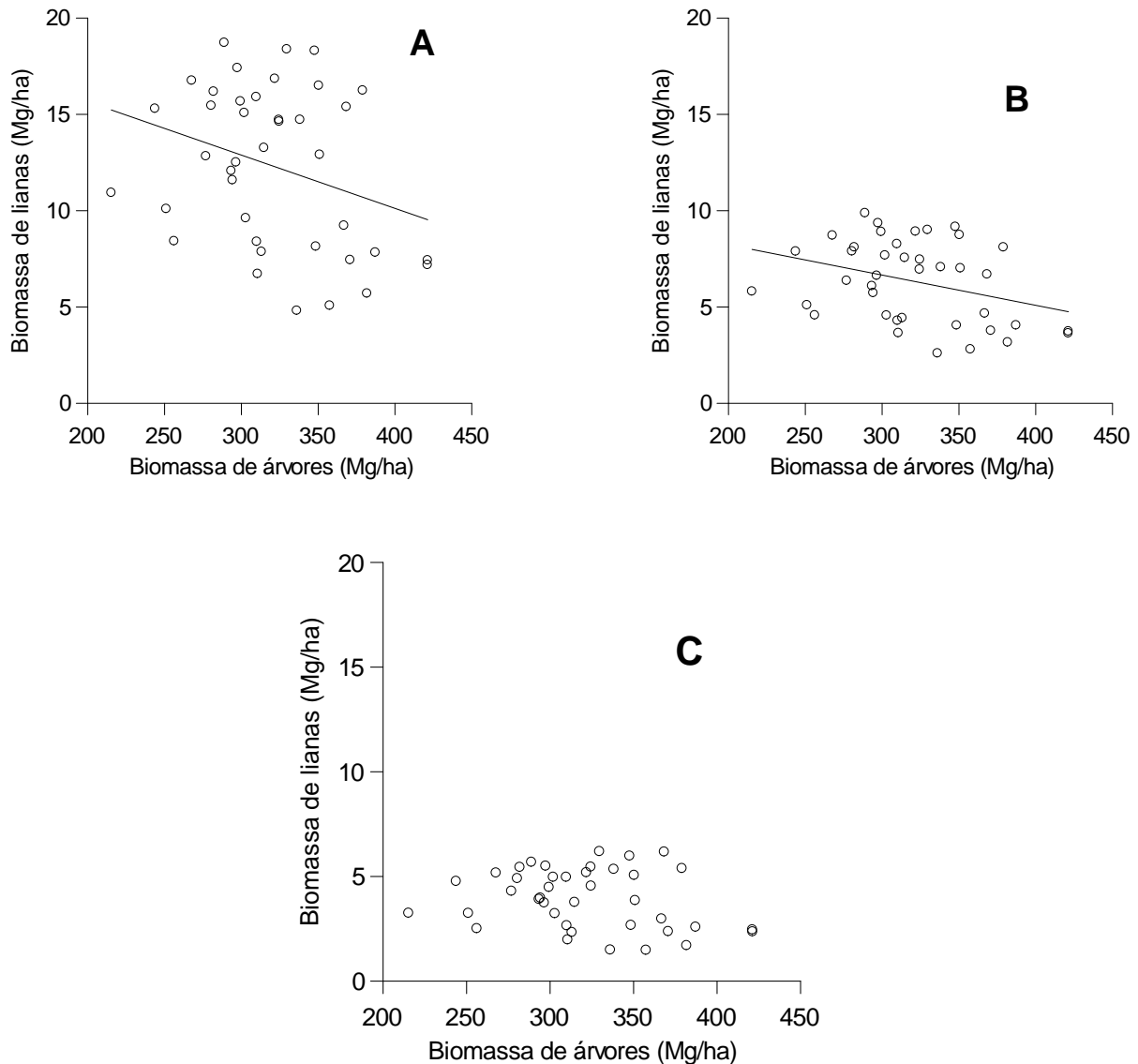
### 3.3.3. BIOMASSA DE LIANAS VERSUS A BIOMASSA ARBÓREA.

As estimativas de biomassa de lianas, independente das equações alométricas adotadas, representaram uma porcentagem pequena da biomassa lenhosa florestal total, entre 1 e 4 % (Tabela 3). A biomassa arbórea não foi um bom preditor para a biomassa de lianas nos modelos lineares testados, independente da equações alométrica adotada para as lianas (Fig. 9). A variação da biomassa arbórea explicou 9% da variação da biomassa de lianas ( $p = 0.05$ ) estimada com a equação de Gerwing & Farias (2000) e 11% ( $p = 0.03$ ) com a equação de Putz (1983). A relação entre a biomassa de lianas estimada com o modelo de Gehring et al. (2004) e a biomassa arbórea não foi significativa ( $p = 0.15$ ).

**Tabela 3** – Média das estimativas de biomassa de lianas e árvores (Mg/ha) para as 40 parcelas amostradas na Reserva Ducke, de acordo com cada equação alométrica. O cálculo da porcentagem da biomassa lenhosa representada pelas lianas usou a estimativa de biomassa arbórea de Castilho (2005) para as mesmas parcelas medidas neste estudo.

Equações alométricos ►	Putz (1983)	Gerwing & Farias (2000)	Gehring et al. (2004)	Biomassa de árvores (Mg/ha)*
Média (d.p.)	6.3 ± 2.1	12.3 ± 4.2	3.9 ± 1.4	320.8 ± 46.1
Mediana	6.6	12.9	3.9	313.9
% Média	1.9%	3.7%	1.2%	96-99%

- As estimativas de biomassa de árvores utilizou os modelos de Nascimento & Laurance (2002), Higuchi et al. (1998) e Saldarriaga et al. (1988) e foram disponibilizadas no trabalho de Castilho (2005).

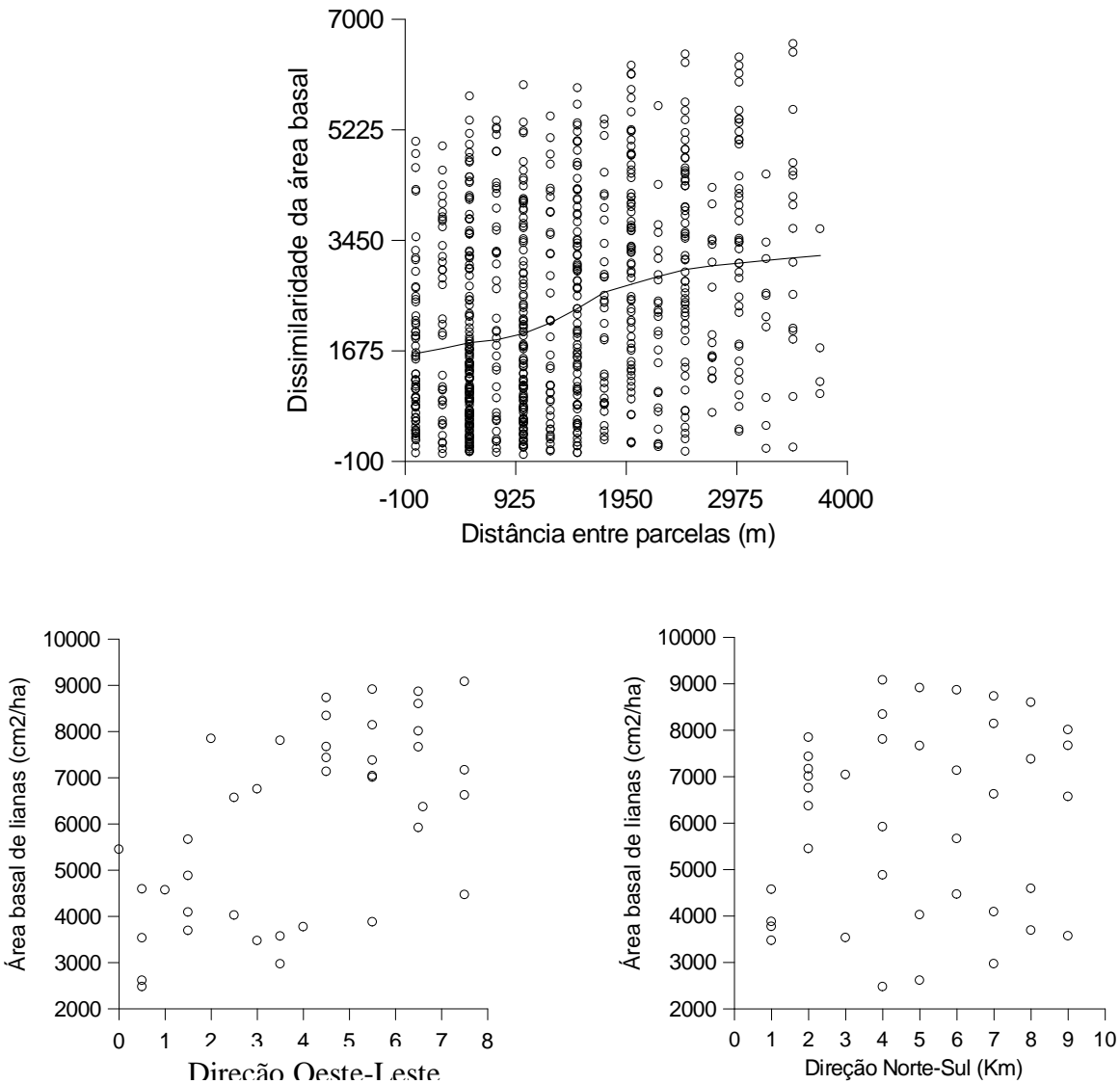


**Figura 9** – Relação entre a biomassa de árvores e a biomassa de lianas estimada com as três equações alométricas disponíveis. O gráfico A relaciona a variação da biomassa arbórea com as estimativas de biomassa de lianas calculadas com o modelo de Gerwing & Farias (2000); o gráfico B com o modelo de Putz (1983) e o gráfico C com o modelo de Gehring et al. (2004).

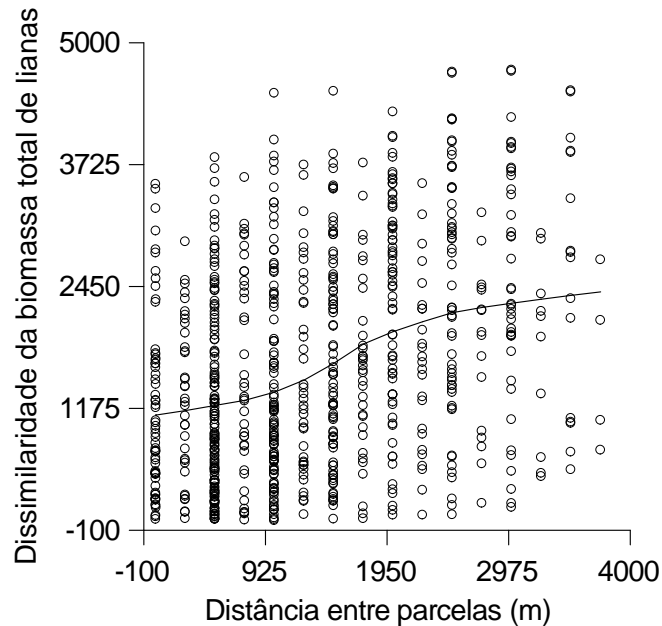
### 3.4. DEPENDÊNCIA ESPACIAL DA COMUNIDADE DE LIANAS.

De acordo com minhas hipóteses, testei a dependência espacial das variáveis descritoras da comunidade de lianas (Legendre & Legendre, 1998). Não existiu dependência espacial entre as parcelas para a variável densidade de lianas ( $p = 0.08$ ;  $r = 0.05$ ), mas a área basal esteve relacionada com o componente geográfico ( $p < 0.01$ ;  $r = 0.29$ ), aumentando na direção oeste-leste (Fig. 10). A estimativa de biomassa

utilizando a equação de Gehring et al. (2004) seguiu os mesmo padrão observado para a área basal de lianas (Fig. 11). A dissimilaridade de biomassa entre parcelas também aumentou com a distância na direção oeste-leste.



**Figura 10** - Relação entre a área basal de lianas e a distância geográfica. O gráfico acima mostra as dissimilaridades da área basal de lianas entre os pares de parcelas em função da distância geográfica. A linha representa os pesos locais ('Lowess') da regressão dos mínimos quadrados (tensão=0.5). Os gráficos abaixo são ilustrações simples da variação da área basal de lianas na direção leste-oeste e norte-sul.



**Figura 11** - Relação entre as dissimilaridades das estimativas de biomassa de lianas entre os pares de parcelas em função da distância geográfica. A linha representa os pesos locais ('Lowess') da regressão dos mínimos quadrados (tensão=0.5). A equação alométrica utilizada para estimar a biomassa foi a de Gehring et al. (2004).

### 3.5. VARIÁVEIS AMBIENTAIS

#### 3.5.1. – ESTRUTURA FÍSICA DA FLORESTA E SUPORTE PARA AS LIANAS – ÁRVORES E PALMEIRAS DE CAULE AÉREO E SUBTERRÂNEO.

Existe uma ampla variação na abundância de árvores e arbustos entre parcelas na Reserva Florestal Adolpho Ducke, dependendo das classes de diâmetro consideradas (Tabela 4). A variação absoluta nas classes iniciais foi muito grande, exageradamente na primeira classe ( $1 \leq \text{DAP} \leq 9.9$  cm) de 2400 a 7530 indivíduos/ha. Esse valor foi superior ao número máximo de indivíduos da segunda classe ( $10 \leq \text{DAP} \leq 19.9$  cm) que chegou a 488 indivíduos /ha. Já a variação relativa das últimas classes é maior, pela raridade de indivíduos muito grandes na floresta.

A primeira classe de tamanho das árvores representou melhor as plantas presentes no sub-bosque e sub-dossel. A variável densidade de palmeiras de caules subterrâneos e aéreos foi composta em média por 70% (d.p. =  $\pm 17$ ) de indivíduos de



espécies exclusivamente de sub-bosque (menores que 8 m de altura), além dos indivíduos jovens de espécies de caule aéreo, que inicialmente ocupam o sub-bosque. Assim, existiu uma relação forte ( $r = -0.6$ ;  $p < 0,01$ ) entre a abundância dessas árvores e a abundância de palmeiras (Fig.12). Dessa maneira, escolhi a abundância de palmeiras como uma das variáveis preditoras da comunidade de lianas nos modelos estatísticos. A escolha foi realizada com base nas hipóteses sobre causa e efeito das variáveis.

A abundância de árvores de outras classes diamétricas não esteve relacionada com a abundância de palmeiras. Dessa maneira, excluindo a primeira classe de árvores, relacionada com a abundância de palmeiras, utilizo as informações das demais classes de árvores para construir uma segunda variável para representar a estrutura arborea da floresta (arquitetura florestal).

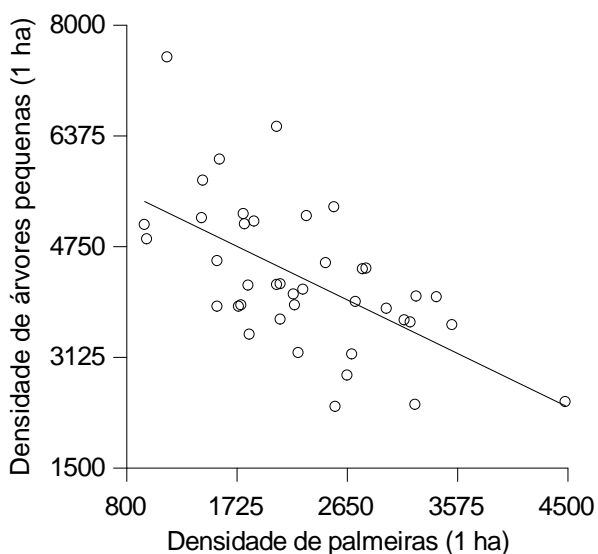
A abundância de indivíduos arbóreos das demais classes diamétricas ( $DAP \geq 10.0$  cm) foi utilizada para a construção de regressões lineares da distribuição dos indivíduos por classes diamétricas, para cada uma das parcelas. A inclinação da reta para cada parcela, quando os dados são logaritmizados, foi utilizada como um índice de estrutura física das árvores (Fig. 13). Essa foi uma tentativa de melhor representar a variação da estrutura arborea na floresta, buscando uma variável que represente as variações das abundâncias das árvores em diferentes classes diamétricas.

Parcelas com valores baixos do índice possuem muitos indivíduos finos e poucos indivíduos largos. Já parcelas com valores mais altos do índice, possuem um número maior de indivíduos largos e um dossel mais fechado.

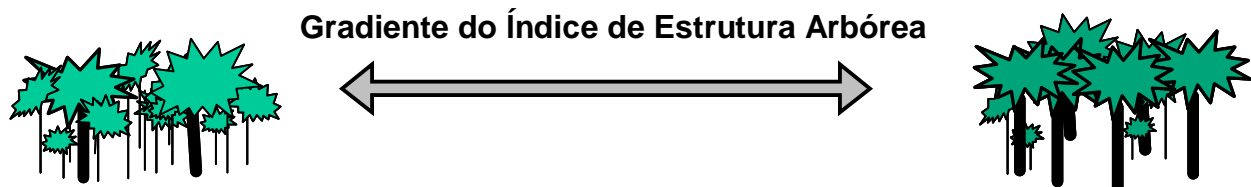
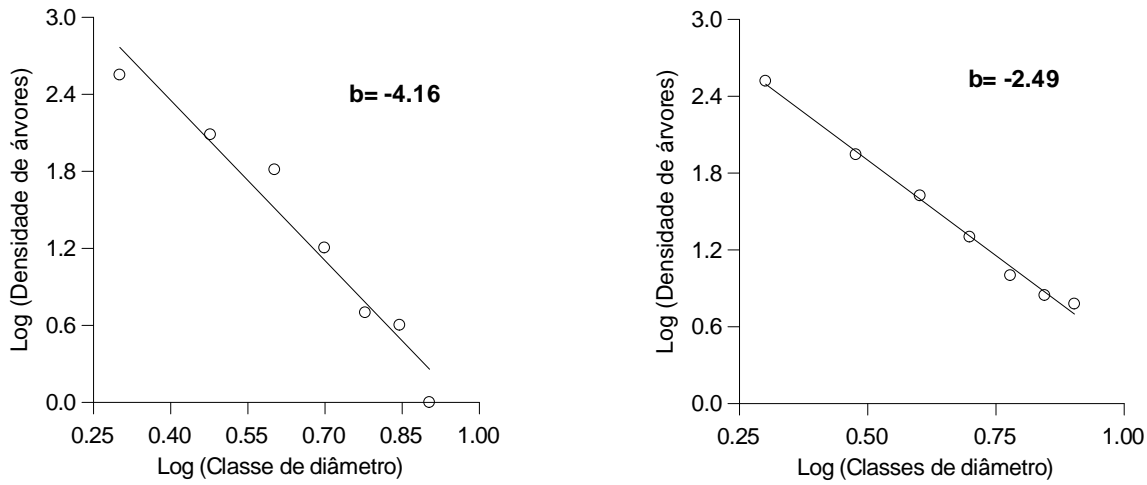
**Tabela 4** – Variação da estrutura arbórea (árvores e palmeiras) de 40 parcelas de 1 ha instaladas na Reserva Florestal Adolpho Ducke.

	No. de parcelas	Mínimo	Máximo	Mediana	Média	Desvio Padrão
<b>Árvores em diferentes classes de DAP (cm)<sup>1</sup></b>						
≥1<10	40	2400	7530	4085	4284.7	1073.2
≥10<20	40	238	488	364	360.4	54.1
≥20<30	40	76	184	115	117.9	25.9
≥30<40	40	29	68	52	51.3	8.9
≥40<50	40	12	38	23.5	23.8	5.9
≥50<60	40	3	22	10.5	11.0	3.6
≥60<70	40	0	9	4	4.3	2.4
≥70	40	0	13	4	4.7	3.0
<b>Abundância Total<sup>1</sup></b>	40	2857	8117	4686	4858.3	1107.7
<b>Palmeiras com caule aéreo e subterrâneo<sup>2</sup></b>	40	950	4480	2205	2278	754.9

Fonte dos dados: <sup>1</sup>Carolina Castilho; <sup>2</sup>Jean Louis Guillaumet.



**Figura 12** – Relação entre a densidade de árvores pequenas ( $1 \leq \text{DAP} \leq 9.9$  cm) e densidade de palmeiras de caule aéreo e subterrâneo em 40 parcelas permanentes.



**Figura 13** – Variação do índice de estrutura arbórea. Cada gráfico representa a distribuição do número de indivíduos de árvores em classes diamétricas por parcela, em uma escala logaritimizada. O gráfico à esquerda, corresponde a parcela LO2-4500, com o menor valor do índice de estrutura, e a direita, a parcela LO9-4500, com o maior valor do índice. O índice é representado pela letra *b*.

### 3.5.2. – TOPOGRAFIA E GRANULOMETRIA DO SOLO.

As 40 parcelas amostradas variaram de 45 a 108 m de altitude, tendo em média 9.6 ° de inclinação do terreno. A grande maioria das parcelas apresentou pouca

declividade, entre 1 e 15°, e uma porcentagem baixa de silte, entre 1 e 5 %. Já as variações de areia e argila foram maiores, enquanto algumas parcelas apresentaram 98 % de areia, algumas outras chegaram a somente 9.1 %, apresentando uma maioria de partículas de argila.

**Tabela 5** – Variação da topografia e granulometria do solo (superficial) das 40 parcelas amostradas na Reserva Florestal Adolpho Ducke.

VARIÁVEIS AMBIENTAIS	No. DE PARCELAS	MÍNIMO	MÁXIMO	MEDIANA	MÉDIA	DESVIO PADRÃO
Declividade (°)	40	0.7	27.0	6.8	9.6	7.9
Altitude (m)	40	45.0	108.0	75.0	75.3	19.1
Areia (%)	40	9.1	98.1	48.8	48.8	32.1
Silte (%)	40	0.3	14.1	3.5	3.7	2.4
Argila (%)	40	1.6	87.7	47.6	47.4	31.4

*Fonte dos dados: Mertens, J. (2004).*

### 3.5.3 – DEPENDÊNCIA LINEAR ENTRE AS VARIÁVEIS AMBIENTAIS E DEPENDÊNCIA ESPACIAL.

O grau de correlação entre a maioria das variáveis foi baixo, com algumas exceções (tabela 6). Dentre as variáveis correlacionadas, altitude e granulometria do solo tiveram a relação mais forte. Quanto maior a altitude, maior a proporção de argila no solo e menor a de areia (Anexo 1). Quanto maior a declividade menor o índice de estrutura arbórea (Anexo 2). Quanto maior a densidade de palmeiras menor a densidade de árvores pequenas (>1<10 cm) (Fig. 12, item anterior).

A dissimilaridade na densidade de palmeiras entre os pares de parcelas aumentou sutilmente com a distância geográfica ( $p < 0,01$ ;  $r = 0,17$ ), assim como a dissimilaridade da densidade de árvores pequenas ( $p < 0,01$ ;  $r = 0,19$ ) (Fig. 14). A coordenada geográfica Oeste-Leste esteve relacionada sutilmente com a densidade de palmeiras e a densidade de árvores pequenas (>1<10 cm). A densidade de palmeiras

diminuiu no sentido Oeste-Leste enquanto a densidade de árvores pequenas aumentou (Fig. 15).

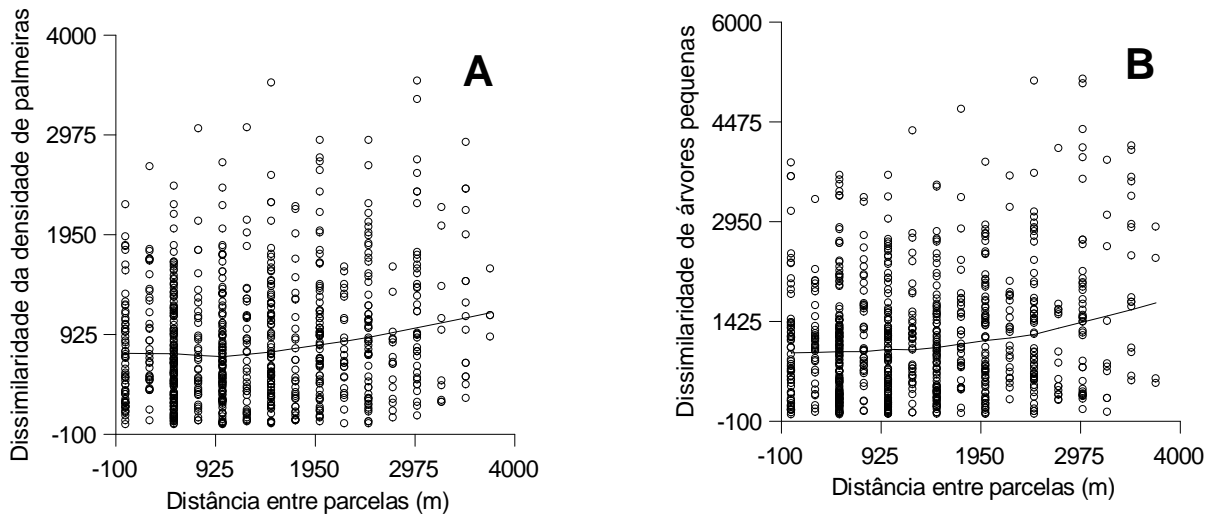
As demais variáveis não foram estruturadas espacialmente (altitude  $p = 0.10$ ,  $r = 0.04$ ; areia  $p = 0.10$ ,  $r = 0.11$ ; declividade  $p = 0.54$ ,  $r = -0.004$  e índice de estrutura arbórea  $p = 0.34$ ,  $r = 0.01$ ) e a coordenada geográfica Norte-Sul esteve correlacionada de maneira fraca com a porcentagem de silte no solo.

Dadas estas correlações e as hipóteses deste estudo, os fatores escolhidos para explicar a variação da comunidade de lianas foram: densidade de palmeiras, índice de estrutura arbórea (construído a partir das árvores com  $DAP \geq 10$  cm), conteúdo de areia no solo e as variáveis geográficas (coordenadas Oeste-Leste e Norte-Sul). Para determinar se variáveis topográficas simples teriam o mesmo poder preditivo de modelos mais complexos, foram também testados modelos estatísticos usando apenas altitude e declividade como variáveis preditoras.

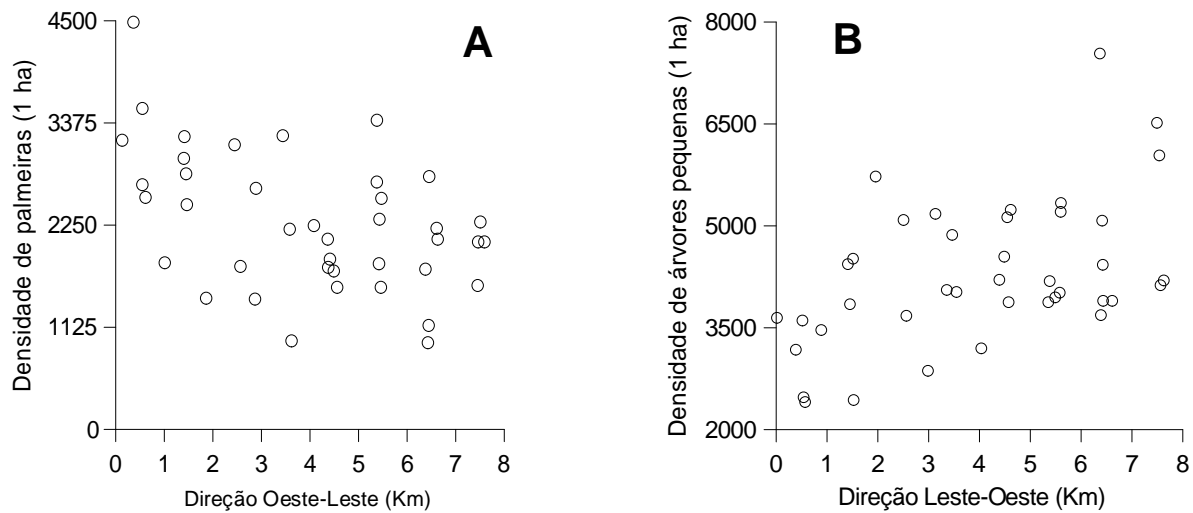
**Tabela 6** – Relação entre as variáveis topográficas, granulométricas, de estrutura vegetal e geográficas ( $r$  da correlação). Em negrito são as relações com  $p \leq 0.10$ .

Variáveis Preditoras	Granulometria do Solo Superficial			Topografia		Estrutura física da floresta			Variável Geográfica	
	AREIA	ARGILA	SILTE	DECLIV	ALT	INDICE	PALM	PEQ	OL	NS
AREIA		<b>-0.99</b>	-0.32	0.21	<b>-0.93</b>	-0.06	0.35	-0.01	-0.27	-0.001
ARGILA			0.25	-0.22	<b>0.93</b>	0.05	-0.35	0.02	0.27	0.04
SILTE				0.07	0.26	0.14	-0.12	0.02	0.14	<b>-0.47</b>
DECLIV*					-0.31	<b>-0.52</b>	-0.06	0.28	0.16	0.02
ALT*						0.11	-0.27	-0.10	0.07	0.08
INDICE**							0.24	0.45	-0.30	-0.07
PALM**								<b>0.60</b>	<b>-0.46</b>	0.05
PEQ**									<b>0.49</b>	0.12
OL+										-0.08

\*(altitude - ALT e declividade – DECLIV.); \*\*(índice de estrutura arbórea – ÍNDICE, abundância de palmeiras – PALM, densidade de árvores pequenas  $>1<10$  cm - PEQ); +(Coordenada geográfica: Oeste-Leste– OL e Norte-Sul – NS).



**Figura 14** – O gráfico A mostra as dissimilaridades da densidade de palmeiras entre os pares de parcela em função da distância geográfica. O gráfico B mostra as dissimilaridades da densidade de árvores pequenas ( $1 \text{ cm} \geq \text{DAP} \leq 9.9 \text{ cm}$ ) entre os pares de parcela em função da distância geográfica. A linha representa os pesos locais ('Lowess') da regressão dos mínimos quadrados (tensão=0.5).



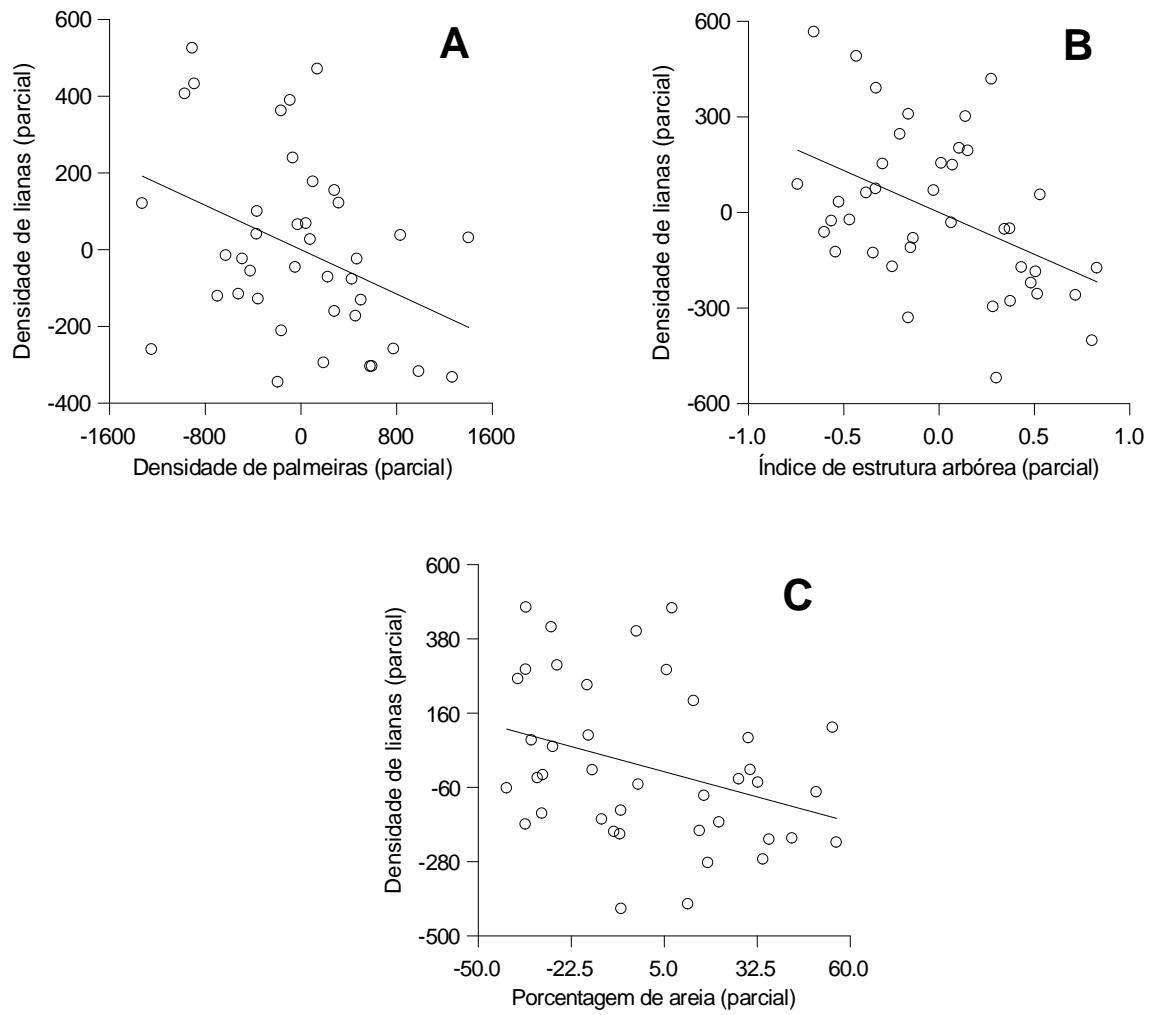
**Figura 15** – O gráfico A mostra a relação entre a abundância de palmeiras de caule aéreo e subterrâneo e a coordenada geográfica Oeste-Leste. O gráfico B mostra a relação entre a densidade de árvores pequenas ( $>1 < 10 \text{ cm}$ ) e a coordenada geográfica Oeste-Leste.

### 3.6. RELAÇÕES ENTRE OS DESCRITORES DA COMUNIDADE DE LIANAS E O AMBIENTE – ESPAÇO, SOLO, TOPOGRAFIA E ESTRUTURA FÍSICA DA FLORESTA.

#### 3.6.1. RELAÇÕES COM A DENSIDADE DE LIANAS.

A densidade total de lianas (caules/ha) na área de estudo diminuiu com o aumento da porcentagem de areia no solo ( $p < 0.05$ ,  $R^2_{\text{parcial}} = 0.11$ ), com a abundância de palmeiras ( $p < 0.05$ ,  $R^2_{\text{parcial}} = 0.15$ ) e com o índice de árvores ( $p < 0.01$ ,  $R^2_{\text{parcial}} = 0.21$ ) (Figura 16). A abundância de lianas não esteve relacionada com as variáveis geográficas ( $p \geq 0.20$  para as coordenadas leste-oeste e norte-sul), semelhante aos resultados do teste de Mantel (*item 3.4*). O modelo completo, incluindo as variáveis ambientais e geográficas explicaram 49 % da variação na densidade total de lianas (Tabela 7).

Para a maior parte das classes diamétricas a densidade de lianas decresceu com o aumento da porcentagem de areia no solo, com a abundância de palmeiras e com o índice de estrutura arbórea, mas não para todas (tabela 8). A porcentagem de areia afetou apenas os indivíduos mais jovens. Já a estrutura da vegetação, composta pelas variáveis densidade de palmeiras e índice de árvores, afetou negativamente a maioria das classes diamétricas, explicando de 26 a 36 % da variação na densidade de lianas (tabela 8). A variação na densidade de lianas da maior classe de diâmetro não foi significativamente relacionada com as variáveis ambientais ou o componente geográfico.



**Figura 16** – Relações parciais entre a densidade total de lianas (caules/ha) e a densidade de palmeiras (A), índice de estrutura arbórea (B) e a porcentagem de areia (C).



**Tabela 7** – Resultados das regressões múltiplas relacionando a densidade total de lianas com o solo (% de areia- AREIA), topografia (altitude - ALT e declividade – DECLIV.), estrutura física da floresta (abundância de palmeiras- PALM e o índice de estrutura arbórea- ÍNDICE) e a variável geográfica (na direção Leste-Oeste-LO e na direção Norte-Sul-NS). Os valores referem-se ao coeficiente *b* padronizado para cada variável nos modelos estatísticos, representando a magnitude do efeito (inclinação da reta no modelo linear). Os espaços em branco representam fatores não incluídos nos modelos.

Modelos estatísticos	Variável resposta (Lianas)	Solo			Estrutura física da floresta		Variável Geográfica		Topografia	
		AREIA	ÍNDICE	PALM	LO	NS	ALT	DECLIV	R <sup>2</sup>	P
Modelo completo	Densidade total	<b>-2.71*</b>	<b>-263.15**</b>	<b>-0.14*</b>	-0.003	-19.56			0.49	<0.001
Modelo ambiental	Densidade total	<b>-2.62*</b>	<b>-249.87**</b>	<b>-0.15**</b>					0.47	<0.001
Modelo ambiental alternativo	Densidade total						5.31	3.31	0.09	<b>NS</b>

\* $p < 0.05$ ; \*\* $p \leq 0.01$ .

NS = não significativo ( $p=0.15$ ).

A tolerância foi maior que 0.7 para todas as variáveis consideradas nos três modelos testados.

**Tabela 8** – Resultados das regressões múltiplas relacionando densidade de lianas de diferentes classes diamétricas com a granulometria do solo (% de areia- AREIA), estrutura física da floresta (abundância de palmeiras- PALM e o índice de estrutura arbórea- ÍNDICE) e a variável geográfica (na direção Leste-Oeste-LO e na direção Norte-Sul-NS). Os valores referem-se ao coeficiente *b* padronizado para cada variável nos modelos estatísticos, representando a magnitude do efeito (inclinação da reta no modelo linear). Os espaços em branco representam fatores não incluídos nos modelos.

Modelos estatísticos	Variável resposta (densidade de lianas-1ha)	Solo		Estrutura física da floresta		Variável Geográfica		
		AREIA	ÍNDICE	PALM	LO	NS	R <sup>2</sup>	p
Modelo completo	1 – 2.4	<b>-2.24*</b>	<b>-182.21**</b>	<b>-0.10*</b>	-0.01	-13.26	0.47	<0.001
Modelo ambiental	1 – 2.4	<b>-2.08*</b>	<b>-164.05**</b>	<b>-0.09*</b>			0.44	<0.001
Modelo completo	2.5 – 4.9	-0.48	<b>-74.70*</b>	-0.04	0.003	-5.99	0.40	<0.01
Modelo ambiental	2.5 – 4.9	-0.50	<b>-75.11**</b>	<b>-0.04*</b>			0.36	=0.001
Modelo completo	5.0 – 9.9	0.01	-7.56	-0.006	<b>0.003*</b>	-0.04	0.38	<0.01
Modelo ambiental	5.0 – 9.9	-0.02	-11.37	<b>-0.009*</b>			0.26	=0.01
Modelo completo	≥10	-0.00	1.32	-0.00	0.001	-0.26	0.24	<b>NS</b>
Modelo ambiental	≥10	-0.01	0.68	-0.00			0.7	<b>NS</b>

\*p < 0.05; \*\*p ≤ 0.01.

NS = não significativo

A tolerância foi maior que 0.7 para todas as variáveis consideradas em todos os modelos testados.

### 3.5.1. RELAÇÕES COM A ÁREA BASAL E A BIOMASSA VIVA ACIMA DO SOLO.

A área basal total de lianas esteve relacionada com as variáveis geográficas (dependência espacial, *item 3.4*). O modelo completo explicou 48 % da variação da área basal, mas somente o componente geográfico foi significativo. Quando o componente geográfico foi excluído do modelo estatístico, foi possível detectar a relação entre a área basal e as demais variáveis (tabela 9, modelo ambiental). O modelo passou a explicar 38 % da variação da área basal total; quanto maior a densidade de palmeiras ( $p < 0.01$ ;  $R^2_{\text{parcial}} = 0.17$ ) e maior o valor do índice de estrutura arbórea ( $p < 0.05$ ,  $R^2_{\text{parcial}} = 0.11$ ) menor a área basal de lianas (Fig. 17). Não existiu relação entre os componentes topográficos e a área basal nas 40 parcelas da Reserva Ducke (modelo ambiental alternativo).

Existem variações nas relações da área basal de lianas com as variáveis ambientais dependendo da classe de tamanho de lianas considerada (tabela 10). A porcentagem de areia teve relação negativa com a área basal dos indivíduos mais jovens ( $p < 0.05$ ), mas não com as classes de tamanho maiores, resultado que foi consistente com os obtidos para a densidade de lianas jovens (de 1 a 2.4 cm de diâmetro). A estrutura da vegetação relaciona-se negativamente com a área basal da maioria das classes diamétricas. A relação torna-se menos intensa com o aumento do tamanho das lianas, explicando 31 % da variação dos indivíduos entre 25 e 49 cm e 27 % dos indivíduos entre 50 e 99 cm (tabela 10).

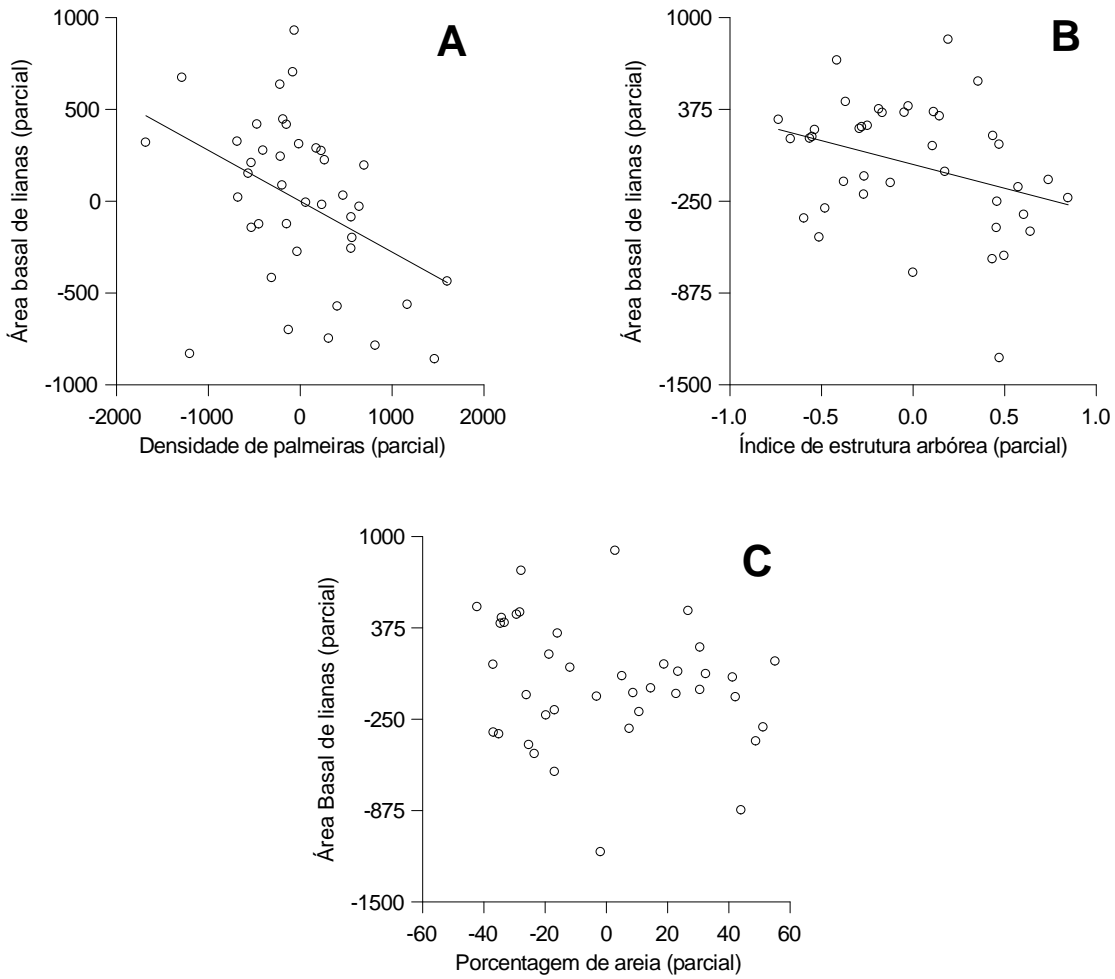
O índice de estrutura arbórea teve um efeito mais sutil sobre a área basal das lianas, enquanto o efeito da densidade de palmeiras teve um efeito mais forte. O aumento da densidade de palmeiras limita a área basal das três primeiras classes de lianas, o que foi consistente com o observado para os dados de densidade de lianas. A variação na densidade de lianas da última classe, acima de 10 cm de diâmetro, não foi significativamente relacionada com as variáveis ambientais ou o componente geográfico.

A biomassa teve um comportamento semelhante aos resultados obtidos para a área basal de lianas. O *modelo completo* com as variáveis ambientais e os componentes geográficos explicam 47 % da variação da biomassa (modelo Gehring et al., 2004) (tabela 11).

A estimativa de biomassa de lianas refletiu muito a variação da área basal entre parcelas (sessão 3.3.2 - Fig. 8), mas incluíram ruídos nas diferenças relativas entre as parcelas. Esse erro, associado as estimativas de biomassa, diminuiu o poder de detecção das relações pelos testes estatísticos. Efeitos mais sutis, de variáveis como o índice de estrutura arbórea, relacionaram-se negativamente com a área basal, mas não foram detectados para a biomassa (tabela 11, *modelo completo e ambiental*). O *modelo ambiental alternativo* não obteve relações significativas, semelhantes aos resultados obtidos para a densidade e área basal.

A variação da biomassa de lianas para diferentes classes de tamanho relacionou-se de maneira semelhante a área basal, com cada uma das variáveis ambientais e geográficas (Tabela 12). A biomassa das lianas mais finas (primeira classe) apresentou relação negativa com a % de areia, densidade de palmeiras e índice de estrutura arbórea; e nenhuma relação com as variáveis geográficas.

Para as lianas com tamanhos intermediários (entre 2.5 e 4.9 e 5.0 e 9.9) os efeitos da densidade de palmeiras e da coordenada oeste-leste se confundiram. Os *modelos completos* relacionou a biomassa de lianas somente com a variável oeste-leste ( $p \leq 0.01$ ), enquanto que nos *modelos ambientais*, a biomassa relacionou-se negativamente com a densidade de palmeiras ( $p \leq 0.01$ ). A biomassa da última classe de lianas ( $> 10$  cm) seguiu o padrão encontrado para a área basal.



**Figura 17** - Relações parciais entre a área basal total de lianas e a densidade de palmeiras (A), índice de estrutura arbórea (B) e porcentagem de areia (C) (resultados parciais do *modelo ambiental* da tabela 9).

**Tabela 9** – Resultados das regressões múltiplas relacionando a área basal de lianas com o solo (% de areia- AREIA), topografia (altitude - ALT e declividade – DECLIV.), estrutura física da floresta (abundância de palmeiras- PALM e o índice de estrutura arbórea- ÍNDICE) e a variável geográfica (na direção Leste-Oeste-LO e na direção Norte-Sul-NS). Os valores referem-se ao coeficiente *b* padronizado para cada variável nos modelos estatísticos, representando a magnitude do efeito (inclinação da reta no modelo linear). Os espaços em branco representam fatores não incluídos nos modelos.

Modelos estatísticos	Variável resposta (Lianas)	Solo			Estrutura física da floresta		Variável Geográfica		Topografia	
		AREIA	ÍNDICE	PALM	LO	NS	ALT	DECLIV	R <sup>2</sup>	P
Modelo completo	Área Basal	-2.22	-241.94	-0.19	<b>78.91*</b>	-15.35			0.48	<0.001
Modelo ambiental	Área Basal	-3.09	<b>-324.08*</b>	<b>-0.28**</b>					0.38	=0.001
Modelo ambiental alternativo	Área Basal						6.92	4.87	0.06	<b>NS</b>

\*p < 0.05; \*\*p < 0.01.

NS = não significativo (p ≥ 0.09).

A tolerância foi maior que 0.7 para todas as variáveis consideradas nos três modelos testados.

**Tabela 10** – Resultados das regressões múltiplas relacionando área basal de lianas de diferentes classes diamétricas com a granulometria do solo (% de areia- AREIA), estrutura física da floresta (abundância de palmeiras- PALM e o índice de estrutura arbórea- ÍNDICE) e a variável geográfica (na direção Leste-Oeste-LO e na direção Norte-Sul-NS). Os valores referem-se ao coeficiente *b* padronizado para cada variável nos modelos estatísticos, representando a magnitude do efeito (inclinação da reta no modelo linear). Os espaços em branco representam fatores não incluídos nos modelos.

Modelos matemáticos	Variável resposta (Área Basal de lianas)	Solo		Estrutura física da floresta		Variável Geográfica		
		AREIA	ÍNDICE	PALM	LO	NS	R <sup>2</sup>	P
Modelo completo	10-24	<b>-1.26**</b>	<b>-96.67**</b>	<b>-0.05**</b>	-4.41	-2.75	0.51	<0.001
Modelo ambiental	10-24	<b>-1.19**</b>	<b>-90.28**</b>	<b>-0.05**</b>			0.50	<0.001
Modelo completo	25-49	-0.90	<b>-152.54*</b>	-0.08	15.52	-10.41	0.34	=0.01
Modelo ambiental	25-49	-1.06	<b>-164.92*</b>	<b>-0.09*</b>			0.31	<0.01
Modelo completo	50-99	0.40	-37.93	-0.06	<b>32.89**</b>	-0.06	0.42	<0.01
Modelo ambiental	50-99	0.01	-75.41	<b>-0.09*</b>			0.27	=0.01
Modelo completo	≥100	-0.45	45.20	0.003	34.91	-2.12	0.28	<0.05
Modelo ambiental	≥100	-0.85	6.48	-0.03			0.08	<b>NS</b>

\* $p \leq 0.05$ ; \*\* $p \leq 0.01$ .

NS = não significativo ( $p \geq 0.09$ ).

A tolerância foi maior que 0.7 para todas as variáveis consideradas em todos os modelos testados.

**Tabela 11** – Resultados das regressões múltiplas relacionando a estimativa de biomassa total de lianas com o solo (% de areia- AREIA), topografia (altitude - ALT e declividade – DECLIV.), estrutura física da floresta (abundância de palmeiras- PALM e o índice de estrutura arbórea- ÍNDICE) e a variável geográfica (na direção Leste-Oeste-LO e na direção Norte-Sul-NS). Os valores referem-se ao coeficiente *b* padronizado para cada variável nos modelos estatísticos, representando a magnitude do efeito (inclinação da reta no modelo linear). Os espaços em branco representam fatores não incluídos .

Modelos estatísticos	Variável resposta (Lianas)	Solo		Estrutura física da floresta		Variável Geográfica		Topografia		R <sup>2</sup>	P
		AREIA	ÍNDICE	PALM	LO	NS	ALT	DECLIV			
Modelo completo	Biomassa total	-5.01	-356.63	-0.35	<b>0.29**</b>	-23.38				0.47	<0.001
Modelo ambiental	Biomassa total	-8.37	-678.58	<b>-0.67*</b>						0.30	<0.01
Modelo ambiental alternativo	Biomassa total							-3.72	-22.30	0.01	<b>NS</b>

\*p < 0.05; \*\*p < 0.01 . . NS = não significativo (p > 0.40).

A tolerância foi maior que 0.7 para todas as variáveis consideradas nos três modelos testados.

Para as estimativas de biomassa utilizo a equação alométrica de Gehring et al. (2004).



**Tabela 12** – Resultados das regressões múltiplas relacionando a estimativa de biomassa de lianas em diferentes classes diamétricas com a granulometria do solo (% de areia- AREIA), estrutura física da floresta (abundância de palmeiras- PALM e o índice de estrutura arbórea- ÍNDICE) e a variável geográfica (na direção Leste-Oeste-LO e na direção Norte-Sul-NS). Os valores referem-se ao coeficiente *b* padronizado para cada variável nos modelos estatísticos, representando a magnitude do efeito (inclinação da reta no modelo linear). Os espaços em branco representam fatores não incluídos nos modelos.

Modelos matemáticos	Variável resposta (Biomassa de lianas)	Variável Geográfica						
		Solo	Estrutura física da floresta					
	Classes de diâmetro (mm)	AREIA	ÍNDICE	PALM	LO	NS	R <sup>2</sup>	P
Modelo completo	10-24	<b>-2.21**</b>	<b>-144.53**</b>	<b>-0.07*</b>	-0.01	-2.11	0.51	<0.001
Modelo ambiental	10-24	<b>-2.12**</b>	<b>-134.81**</b>	<b>-0.06*</b>			0.50	<0.001
Modelo completo	25-49	-1.53	<b>-331.61*</b>	-0.15	0.03	-28.07	0.35	<0.01
Modelo ambiental	25-49	-1.83	<b>-355.08*</b>	<b>-0.19*</b>			0.31	<0.01
Modelo completo	50-99	1.15	-78.85	-0.17	<b>0.09**</b>	0.59	0.42	<0.01
Modelo ambiental	50-99	0.09	-181.88	<b>-0.26**</b>			0.27	=0.01
Modelo completo	≥100	-2.42	198.36	0.04	0.18	6.20	0.28	<0.05
Modelo ambiental	≥100	-4.52	-6.80	-0.15			0.06	<b>NS</b>

\*p < 0.05; \*\*p < 0.01 . . NS = não significativo (p > 0.40).

-A tolerância foi maior que 0.7 para todas as variáveis consideradas em todos os modelos testados.

-Para as estimativas de biomassa utilizo a equação alométrica de Gehring et al. (2004).

A correção de Bonferroni foi aplicada sobre os testes estatísticos de regressão, quando a mesma hipótese foi testada para as diferentes classes de diâmetro, mas estes dados não foram apresentados nas tabelas. Foram realizadas 5 regressões múltiplas sobre o mesmo conjunto de dados (Ex: densidade total de lianas, densidade de 1.0 a 2.4 cm, de 2.5 a 4.9 cm, de 5.0 a 9.9 cm e lianas maiores que 10.0 cm), o que aumenta a possibilidade de encontrarmos padrões de relação ao acaso. Quando aplicamos a correção ( $\alpha = 0.05 \div 5 = 0.01$ ) a grande maioria das probabilidades dos modelos ainda rejeita a hipótese nula, mas as probabilidades parciais de cada fator relacionado com a variação das lianas deixam de ser significativas, pelo caráter bastante conservativo da correção. Dessa maneira, discuto os resultados sem a correção de Bonferroni, mas assumo que tais relações podem ter sido criadas por puro acaso.

## 4. DISCUSSÃO

### 4.1. Densidade e Área Basal de lianas – o que representam.

A variação da densidade total de lianas representa principalmente a variação da densidade dos indivíduos mais finos, enquanto que a variação na área basal total representa principalmente a variação do número de indivíduos de classes de tamanho intermediário entre as parcelas. Portanto, a variação total na densidade e área basal de lianas representam conjuntos de indivíduos de classes etárias distintas, mais jovens e mais velhos, respectivamente. Esta análise não considera os indivíduos clonais, cujos tamanhos independem da idade.

Tanto a área basal como a densidade de lianas são uma função de condições prévias do ambiente, dependendo do tempo de vida dos indivíduos na floresta, já que nenhuma população responde instantaneamente às mudanças do ambiente (Mitcheell, 2005). Portanto, a correlação dos descritores de um determinado organismo com variáveis ambientais medidas no tempo presente, possuem em sua variação não explicada, a variação do ambiente no passado, que não foram consideradas e medidas. Se as diferenças relativas da densidade de lianas entre parcelas são determinadas principalmente pela variação dos indivíduos mais finos-jovens e a área basal pela variação dos indivíduos intermediários-mais velhos, então a área basal sofrerá mais a influência das variações do ambiente e dos eventos estocásticos do passado.

### 4.2. Estimativas de biomassa de lianas e as equações alométricas

As estimativas de biomassa de lianas utilizando diferentes equações alométricas variaram bastante entre parcelas, mas estiveram fortemente relacionadas à variação na área basal. A variação entre estimativas por diferentes equações é esperada, e deve ser resultado das diferenças entre as áreas onde as amostras destrutivas foram realizadas, ou das opções metodológicas nas amostragens (Tabela 1) (Putz, 1983; Gerwing & Farias, 2000; Gehring et al., 2004).

O conjunto regional de espécies de lianas, a abundância local de cada espécie e as diferenças na densidade da madeira (entre espécies, indivíduos e segmentos dentro do mesmo indivíduo) são fontes de variação na construção das equações alométricas para conjuntos mistos de espécies. As decisões quanto a amplitude das lianas a serem amostradas (espécies mais ‘comuns’, estratégias ecológicas e tamanho dos indivíduos) e o período de amostragem no campo interferem nos resultados das estimativas.

A amplitude dos tamanhos das lianas amostradas na construção das três equações alométricas disponíveis na literatura parece ter tido um efeito importante sobre as estimativas. Existe uma ausência de amostras destrutivas para indivíduos maiores que 14 cm de diâmetro na construção das equações. As diferenças entre as estimativas de biomassa para as lianas utilizando diferentes equações aumenta muito para os diâmetros maiores, que não foram amostrados. Essas extrapolações para indivíduos não amostrados (> 14 cm) têm grande influência sobre as estimativas de cada parcela. A proporção da biomassa para os indivíduos maiores que 14 cm, em relação à biomassa total, foi maior para os modelos de Gehring et al. (2004) e Gerwing & Farias (2000). Esses indivíduos de lianas determinam os valores absolutos mais altos nas estimativas por parcela, principalmente, para as estimativas geradas pela equação de Gerwing & Farias (2000).

As variações observadas nas estimativas deste estudo entre indivíduos e parcelas, derivadas das diferentes equações, sugerem a necessidade de mais amostras destrutivas para indivíduos mais largos. Phillips et al. (2005) mostraram que indivíduos largos (acima de 10 cm) representam 80 % da biomassa das lianas de dossel. Seus resultados podem estar superestimando a biomassa de lianas largas, por estarem usando modelos alométricos (Chave et al., in press) que não incorporaram uma amostragem representativa para os indivíduos largos.

Para florestas de dossel mais baixo, com maiores taxas de distúrbio (antrópicos ou não) e poucos indivíduos de lianas largas, como em algumas situações florestais (Dewalt et al.; 2000), as estimativas de biomassa devem ser mais confiáveis. Principalmente se a equação inclui para as estimativas espécies de lianas de diferentes estratégias ecológicas.

Parcelas pequenas que cobrem pequenas extensões da floresta (e também amostragens não aleatórias) podem subestimar a densidade de indivíduos largos, e assim, seu efeito sobre as estimativas de biomassa. Para isso, o esforço amostral para indivíduos de diferentes classes diamétricas de lianas necessita ser mais equilibrado. O critério de sub-amostragem dos indivíduos mais jovens e aumento da área amostral para indivíduos acima de 5 cm como o realizado neste estudo é uma das possibilidades existentes.

Embora as equações alométricas provavelmente estimem bem a média regional de biomassa das lianas para determinadas áreas, não melhoram as estimativas locais (de cada parcela). As diferenças relativas entre parcelas continuam semelhantes às diferenças para os dados de área basal de lianas. Baker et al. (2004) aplicaram correções em suas estimativas de biomassa de árvores entre regiões contrastantes da Amazônia (gradiente leste-oeste da bacia amazônica). Embora a extensão do trabalho (escala) seja muito diferente, correções semelhantes poderiam ser feitas com base em amostras destrutivas da densidade da madeira de lianas dentro de cada parcela. Embora esse procedimento possa ser muito dispendioso, a variação da biomassa de lianas entre parcelas (e não da área basal) poderia ser realmente testada contra as variáveis ambientais. Para os cálculos do estoque de carbono florestal existe a necessidade de se quantificar bem a biomassa regional de lianas e não necessariamente as variações locais, pelo interesse dos pesquisadores em avaliar processos ecossistêmicos. Sendo assim, correções para melhorar as estimativas localmente devem ser desnecessárias na maior parte dos trabalhos.

4.3. – Outras fontes de variação nas estimativas de biomassa de lianas, considerações sobre dinâmica.

Características particulares das lianas são observáveis no processo de incorporação de carbono pelos indivíduos na floresta. Granados & Korner (2002) enfoca as plântulas de lianas, mas existe pouca informação facilmente disponível sobre os indivíduos mais largos. Indivíduos maiores e mais velhos têm mais chance de se desprenderem do dossel devido a quebras e desgastes das árvores (Penalosa, 1984). Quando isso ocorre, determinadas extensões

das lianas (1 a 6 metros – observação pessoal) deitam-se no solo, enquanto a parte suspensa forma um arco na floresta (forma de 'J'). A maior parte das lianas que sofre quedas com sua árvore suporte não morre, e rebrota depois de meses (Putz, 1984; Fisher & Ewers, 1991).

Enquanto extensões do caule no solo se enraízam ou rebrotam (Penalosa, 1984; Fisher & Ewers, 1991), extensões mais antigas e danificadas podem se desfazer, sendo incorporados como matéria orgânica no solo (observações pessoais). A dinâmica de cada indivíduo, de expansão do ápice da liana no dossel entre a copa das árvores, sua queda parcial, e a decomposição das partes danificadas, tornam difícil quantificação da variação da biomassa de lianas no tempo. Provavelmente subestima-se a variação da biomassa de lianas ao longo do tempo quando se avalia a dinâmica somente através do crescimento diamétrico do caule.

Quando não existe marcação permanente na posição de 1.30 m do caule, é possível que haja um decréscimo nas medidas de diâmetro ao longo do tempo. A queda das lianas maiores altera a antiga posição de 1.30 m onde a primeira medição do diâmetro foi realizada. Em um ponto acima, geralmente com diâmetro menor, realiza-se a segunda medição. Mesmo com a marcação permanente de tinta, a queda das lianas maiores pode esconder as extensões marcadas, e impossibilitar medições futuras na mesma posição (observações pessoais).

Além dessas dificuldades, indivíduos largos têm uma variação potencial maior de seu volume (biomassa) do que os indivíduos mais finos, devido a suas quedas. Embora lianas largas sejam raras na floresta, não é difícil ao encontrarmos duas delas, observar diâmetros semelhantes e volumes (baseado na extensão do caule) visivelmente contrastantes.

A variação das estimativas dos indivíduos de lianas largas da floresta modifica muito o valor absoluto das estimativas de lianas para cada parcela, especialmente em amostragens com parcelas maiores, que quantificam melhor a densidade de indivíduos largos.

#### 4.4. – Estimativas da Biomassa Florestal, a representatividade das lianas.

Na ausência de distúrbios sérios, lianas raramente contribuem mais do que 5 % da biomassa total acima do solo (Hegarty & Caballé, 1991). Na

Reserva Ducke, as estimativas médias para a região, utilizando os três modelos disponíveis, não ultrapassaram 4 % da biomassa total acima do solo.

Regiões mais sazonais, diferentemente da Reserva Ducke, podem apresentar maior biomassa de lianas. Áreas mais sazonais podem variar em biomassa de lianas de acordo com a disponibilidade de suportes (Schintzer, 2005). Se a disponibilidade de suportes for suficiente para um grande número de lianas, provavelmente a biomassa florestal dessas áreas será mais alta (Ex: arco do desmatamento, comunicação pessoal Phillip Fearnside).

A Reserva Ducke, com o passar dos anos tornou-se um enorme fragmento florestal urbano de 10.000 ha (10 x 10 km). Com uma área core de 64 km<sup>2</sup>, a Reserva é um ambiente favorável para o monitoramento de diferentes grupos biológicos incluindo as lianas. A dinâmica e o processo de fragmentação florestal podem ser avaliados nas extensões mais próximas da borda da Reserva (Laurance et al., 2001). A base de dados sobre a distribuição da biomassa em função das variações ambientais da R. Ducke permitirá no futuro entender as relações entre fragmentação e a dinâmica da comunidade nas diferentes condições ambientais. Castilho (2005) mostrou que a dinâmica da biomassa da comunidade de árvores difere entre áreas com solo arenoso ou argiloso. Interações dos efeitos de tipo de solo e frequência de distúrbios sobre a biomassa florestal são pouco estudados e devem ser uma contribuição importante para o entendimento dos processos de fluxo de carbono.

4.5. Densidade de palmeiras, árvores pequenas e a distância geográfica – a constrição das lianas ainda no sub-bosque.

A disponibilidade de suportes satisfatórios é a maior constrição para o crescimento em altura de lianas nas florestas tropicais (Putz & Holbrook, 1991). Na Reserva Ducke, a densidade total, a área basal total e a biomassa de lianas estiveram negativamente relacionadas com a densidade de palmeiras. A maior parte dos indivíduos de palmeiras incluídos na variável 'densidade de palmeiras' foi constituída principalmente pelos indivíduos de caule subterrâneo e palmeiras jovens de caule aéreo, representando em sua maioria a variação da estrutura de palmeiras do sub-bosque. Plantas com folhas grandes como as palmeiras carregam menos lianas do que plantas com folhas pequenas (Putz, 1984). A arquitetura das palmeiras pode permitir a ocupação por lianas (Vleut &

Pérez-Salicrup, 2005), mas novas folhas emergindo de sua gema apical (folhas em espada), desarranjam as lianas podendo cortá-las. Com a troca das frondes das palmeiras as lianas se desprendem e caem (Putz, 1980).

Plântulas crescendo abaixo das palmeiras no sub-bosque também têm maiores perdas do caule, devido a danos causados por insetos e patógenos, do que plântulas em outros sítios do sub-bosque (Denslow et al., 1991). Esses danos diminuem a sobrevivência, acumulação de biomassa e área foliar total das plântulas; portanto, áreas com grande abundância de palmeiras foram inversamente relacionadas com a densidade de plântulas (Denslow et al., 1991; Harms et al., 2004). Da mesma maneira, parcelas com alta densidade de palmeiras na Reserva Ducke tiveram menor densidade de árvores pequenas ( $1.0 \text{ cm} \geq \text{DAP} \leq 9.9 \text{ cm}$ ) e lianas.

As lianas no sub-bosque iniciam sua escalada em altura através de suportes iniciais com diâmetros pequenos. As árvores pequenas representam a amplitude ideal de tamanhos de suporte para a escalada de lianas com diferentes mecanismos de ancoragem. Espécies de lianas com gavinhas, em média, precisam de suportes de 3.0 cm, enquanto espécies de caule e ramos entrelaçantes precisam de suportes de 8 e 10 cm respectivamente (Putz & Holbrook, 1991). Portanto, árvores pequenas com até 10 cm de diâmetro, podem ser bons representantes dos suportes potenciais das lianas no início do processo de escalagem ainda no sub-bosque. Árvores pequenas estiveram relacionadas positivamente com a densidade de lianas, mas por estarem altamente correlacionados com a densidade de palmeiras os resultados não foram apresentados.

Os resultados suportam a hipótese de que áreas com alta densidade de palmeiras, portadoras de mecanismos 'anti-lianas' e inibidoras de outros grupos de plantas no sub-bosque, e a baixa densidade de árvores pequenas como suportes iniciais, têm menor densidade total de lianas. Conseqüentemente, a construção ambiental das lianas finas, principalmente pela ausência de suportes adequados, determina uma densidade menor de indivíduos intermediários, e assim menores valores de área basal total e biomassa de lianas.

Além disso, as variáveis densidade de palmeiras e árvores pequenas apresentaram dependência espacial. Enquanto a densidade de palmeiras diminuiu no sentido oeste para leste na Reserva Ducke, a densidade de



árvores pequenas do sub-bosque aumentou. Não existe uma hipótese clara para as causas da dependência espacial das plantas de sub-bosque nos 64 Km<sup>2</sup> da Reserva Ducke. A coordenada geográfica oeste-leste, relacionada com os componentes do sub-bosque, poderia estar refletindo parte da história geológica da Reserva. Áreas experimentando mais atividade tectônica e sedimentação poderiam ser mais propensas a desenvolver stress ambiental e poderiam induzir o aparecimento de grupos endêmicos de plantas e animais (Rosseti et al., 2005). A tectônica pode determinar a evolução da paisagem moderna, via o desenvolvimento de drenagens, relevo, solo e as deposições dos sedimentos. Embora a Reserva Ducke esteja no limite geográfico para as hipóteses levantadas por Rosseti et al. (2005), a mudança progressiva a nordeste devido a tectônica, pode estar relacionada com as mudanças da densidade de plantas do sub-bosque na direção Oeste-Leste. As palmeiras podem ser utilizadas em futuros estudos para testar as hipóteses levantadas por Rosseti et al. (2005) e trazer indicações sobre as possíveis causas da dependência espacial encontrada.

Como algumas variáveis ambientais apresentaram dependência espacial, não foi possível estabelecer relações de causa e efeito claras sobre a comunidade de lianas. O que está estruturando a densidade de lianas: a densidade de palmeiras, densidade de árvores pequenas ou a distância geográfica (possível história geológica)? Esses fatores atuam direta ou indiretamente?

A densidade total de lianas e a densidade de lianas finas (de 1 a 2.4 cm) não estiveram relacionadas com as coordenadas geográficas, e não apresentaram dependência espacial, mas estiveram relacionadas com a densidade de palmeiras (e com a densidade de árvores pequenas). Esse resultado sugere que as lianas, inicialmente na floresta, não são estruturadas pelo espaço (ou pela história geológica da área). Os indivíduos mais finos de lianas sofreriam uma constrição na floresta devido a disponibilidade de suportes (palmeiras e árvores pequenas). Essa constrição determinaria a distribuição das lianas mais grossas (a partir de 2.5 cm), que passariam indiretamente, a estar relacionadas com o espaço, na mesma direção evidenciada para as palmeiras e as árvores pequenas, no sentido oeste-leste. A densidade de lianas acima de 2.5 cm variou ao longo da coordenada

geográfica Oeste-Leste. Isso explica a dependência espacial para área basal total e biomassa de lianas, que representam os indivíduos intermediários, e a falta de dependência espacial da densidade total de lianas, que representa os indivíduos mais finos.

4.6. Índice de estrutura arbóreo - Luz para as lianas jovens e estrutura de ancoragem em diferentes estratos da floresta para indivíduos intermediários em ascendência.

Quando uma liana atinge o limite vertical de seu suporte, um suporte adjacente de diâmetro satisfatório deve ser localizado para que a escalada na floresta continue. Essa habilidade de mover-se entre os suportes permite a liana ascender sobre o dossel da floresta (Putz & Holbrook, 1991; Balfour & Bond, 1993). A variação espacial entre os suportes potenciais (classes de frequência das árvores com diferentes tamanhos) nos diferentes estratos da floresta favorece a maior abundância de lianas em determinados locais, como a borda das clareiras (Putz, 1984). Além disso, para as lianas jovens, quanto maior a heterogeneidade do dossel maior a entrada de luz, o que pode favorecer o aumento da densidade de lianas localmente (Schnitzer & Bongers, 2002).

Procurei representar através do índice de estrutura arbórea a variação dos suportes potenciais em diferentes estratos da floresta, além da heterogeneidade do dossel, que deve determinar os padrões de entrada de luz para o sub-bosque. Parcelas com baixos valores do índice apresentaram muitas árvores pequenas (entre 10 e 20 cm de DAP) e poucas árvores largas. Valores altos dos índices apresentaram o padrão inverso. Minha hipótese foi de que o índice de estrutura arbórea é capaz de representar as diferenças de estrutura física das árvores entre parcelas. Estas diferenças de estrutura entre parcelas devem se manter constantes ao longo do tempo, mesmo que haja uma dinâmica de mudança local dentro de cada parcela. (Condit et al., 1992)

A variação da estrutura da vegetação na paisagem pode estar relacionada com a topografia e a face de exposição do terreno (aspecto) a rajadas de ventos (Palmiotto et al., 2004). Áreas com maior declividade facilitam a queda de árvores aumentando a frequência de clareiras de diferentes idades (Chen *et al.*, 1997). O índice de estrutura arbórea esteve relacionado negativamente com a declividade dentro da parcela. Quanto maior

a declividade no interior da parcela, maior a heterogeneidade da estrutura arbórea em diferentes estratos (menor o valor do índice de estrutura arbórea). Esse padrão favoreceu a proliferação de lianas finas, e parcelas tendo menor valor do índice tiveram maior densidade total de lianas. A área basal e a biomassa também foram maiores nessas áreas, mas suas relações foram mais fracas, por representarem grandemente a variação dos indivíduos intermediários.

Esses resultados são compatíveis com outros autores que evidenciaram maior densidade de lianas em áreas com distúrbio (DeWalt et al., 2000; Schintzer et al., 2000; Laurance et al., 2001) ou nas bordas das clareiras (Putz, 1984). As lianas em locais de dossel alto e menor disponibilidade de suportes em diferentes estratos da floresta ocupam as copas verticalmente, vindo de árvores adjacentes; em áreas com maior disponibilidades de suportes em diversas alturas, o crescimento vertical é mais comum (Balfour & Bond, 1993). Entretanto, áreas com um conjunto favorável de suportes potenciais não necessariamente devem ter maior densidade e biomassa de lianas. A constrição das lianas devido a falta de suportes iniciais ainda no sub-bosque ou por fatores edáficos desfavoráveis, além de aspectos bióticos como maior intensidade de herbivoria, poderiam evitar altas densidade de lianas em ambientes com estrutura geral da floresta favorável. Na Reserva Ducke, manchas de campinarana, aparentemente com uma estrutura de árvores favorável e maior quantidade de luz, não tiveram densidade de lianas visivelmente alta.

#### 4.7. Granulometria do solo – areia, argila e altitude sobre as lianas mais finas.

As lianas finas (de 1 a 2.4 cm de diâmetro) foram menos abundantes em ambientes arenosos da Reserva Ducke, o que determinou uma menor abundância total de lianas nessas áreas.

Ambientes extremamente arenosos na Reserva Ducke geralmente representaram áreas com baixa altitude, próximas a igarapés, com uma camada espessa de raízes finas superficiais ao solo, em contato com a serapilheira muito abundante (observações pessoais). As sementes e plântulas nesse ambientes encontram um grande nível de estresse ambiental, devido às amplitudes de disponibilidade hídrica, e aeração do solo (Sollins, 1998; Clark,

2002). Além disso, a ampla camada de serrapilheira e de raízes superficiais pode dificultar o enraizamento das plântulas no solo (Facelli & Pickett, 1991).

Minha hipótese é de que ambientes arenosos em geral sejam desfavoráveis aos primeiros estágios de desenvolvimento das lianas, ou até mesmo a germinação das sementes. Decorrente disso, somente as lianas mais finas foram relacionadas com o gradiente granulométrico. Já que os indivíduos intermediários não estiveram relacionados com o solo, área basal total e biomassa também não responderam a esse gradiente.

## 5. CONCLUSÕES

Os resultados indicaram que as variáveis ambientais relacionam-se com fases distintas da vida das lianas. Minhas conclusões sobre os efeitos foram que:

1. Os solos mais arenosos diminuíram a germinação e o estabelecimento das plântulas de lianas.
2. As palmeiras reduziram, no início da fase escandente das lianas, os suportes potenciais do sub-bosque (árvores finas), além de facilitar a queda de lianas diretamente, restringindo o número de lianas por área.
3. O índice de estrutura influenciou os indivíduos jovens e intermediários em ascendência, definindo a disponibilidade de suportes entre os estratos da floresta. Áreas que aparentemente tiveram uma quantidade maior de árvores em diferentes estratos da floresta favoreceram a alta abundância das lianas.

Essa cadeia hierárquica de efeitos proposta, da fase jovem-fina a fase mais velha-larga das lianas, poderá ser testada e os mecanismos causais elucidados futuramente.

O efeito da distância geográfica mostrou-se direcional (direção oeste-leste) e tornou ainda mais complexa a relação entre as variáveis. Tal componente pode trazer novas informações e hipóteses para estudos sobre distribuição de plantas, em especial lianas. São raros os trabalhos com lianas que incluem esse componente em suas análises, e não menos raros trabalhos com outros grupos vegetais que incluam o espaço explicitamente para avaliar a variação da densidade e riqueza de espécies. Tais abordagens são relacionadas frequentemente com beta diversidade e, portanto, com a mudança espacial na composição de espécies e hipóteses sobre a limitação de dispersão.

## 6. BIBLIOGRAFIA

- Balfour, D. A. & Bond, W. J. 1993 Factors limiting climbing distribution and abundance in a southern African forest. **The Journal of Ecology**. 81: 93-99.
- Baker, T. R.; Phillips, O. L.; Malhi, Y.; Almeida, S.; Arroyo, L. Di Fiore, A.; Erwin, T.; Killeen, T. J.; Laurance, S. G.; Laurance, W. F.; Lewis, S. L.; Lloyd, J.; Monteagudos, A.; Neill, D. A.; Patino, S.; Pitman, N. C. A.; Silva, J. N. M. & Martínez, R. V. 2004. Variation in wood density determines spatial patterns in Amazonian forest biomass. **Global Change Biology**. 10: 545-562.
- Burnham, R. J., 2004. Alpha and beta diversity of lianas in Yasuní, Ecuador. **Forest Ecology and Management**, 190 (1): 43-55.
- Castilho, C. V. 2004. **Variación espacial e temporal da biomassa arbórea viva em 64 Km<sup>2</sup> de floresta de terra-firme na Amazônia Central**. Tese de doutorado, INPA/UFAM, Manaus, AM. 72p.
- Chauvel, A.; Lucas, Y. & Boulet, R. 1987. On the genesis of the soil mantle of the region of Manaus, Central Amazonia, Brazil. **Experientia**, 43: 234-241.
- Chen, Z.; Hsieh, C.; Jiang, F.; Hsieh, T. & Sun, I. 1997. Relations of soil properties to topography and vegetation in a subtropical rain forest in southern Taiwan. **Plant Ecology** 132: 229-241.
- Clark, D. B.; Palmer, M. W. & Clark, D. A. (1999). Edaphic factors and the landscape-scale distributions of tropical rain forest trees. **Ecology**, 80 (8): 2662-2675.
- Clark, D. B. 2002. Los factores edáficos y la distribución de las plantas. In: M. Guariguata & G. Kattan (eds.) **Ecología y conservación de bosques neotropicales**. Cartago: Ediciones LUR, pp. 193-221.
- Condit, R.; Hubbell, S. P. & Foster, R. B. (1992). Short-Term Dynamics of a Neotropical Forest, Change within limits. **BioScience** 42 (11): 822-828.
- Condit, R.; Pitman, N.; Leigh Jr., E. G.; Chave, J.; Terborgh, J.; Foster, R. B.; Núñez, P.; Aguilar, S.; Valencia, R.; Villa, G.; Muller-Landau, H. C.; Losos, E. & Hubbell, S. P. 2002. Beta-Diversity in Tropical Forest Trees. **Science** 295: 666-669.

- Costa, F. R. C. & Magnusson, W.E.; Luizão, R. C. 2005 Mesoscale distribution patterns of Amazonian understory herbs in relation to topography, soil and watersheds. **Journal of Ecology**. 93 (5): 863-878.
- Denslow, J. S.; Newell, E. & Ellison, A. M. 1991 The effect of understory palms and cyclanths on the growth and survival of Inga seedling. **Biotropica**. 23 (3): 225-234.
- DeWalt, S. J.; Schnitzer S. A. & Denslow, J. S. 2000. Density and diversity of lianas along a chronosequence in a central Panamanian lowland forest. **Journal of Tropical Ecology** 16: 1-19.
- Engel, V. L.; Fonseca, R. C. B. & Oliveira, R. E. 1998. Ecologia de lianas e manejo de fragmentos florestais. **Série Técnica IPEF** 12 (32): 43-64.
- Facelli, J. M. & Pickett, S. T. A. 1991. Plant Litter: Its dynamics and effects on plant community structure. **The botanical review**. 57 (1): 1-32.
- Fisher, J. B. & Ewers, F. W. 1991. Structural responses to stem injury in vines. In: Putz, F. E. & Mooney, H. A. (eds.). **The Biology of Vines**. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 99-124.
- Gehring, C.; Park, S. & Denich, M. 2004. Liana allometric biomass equations for Amazonian primary and secondary forest. **Forest Ecology and Management** 195: 69-83.
- Gentry, A. H. 1991. The distribution and evolution of climbing plants. In: F. E. Putz & H. A. Mooney (eds.). **The Biology of Vines**. Cambridge, United Kingdom, Cambridge University Press, pp. 3-50.
- Gerwing, J. J. & Farias, D. L. 2000. Integrating liana abundance and forest stature into an estimate of total aboveground biomass for an eastern Amazonian forest. **Journal of Tropical Ecology** 16: 327-335.
- Gerwing, J. J. ; Schnitzer, S. A.; Burnham, R. J.; Bongers, F.; Chave, J.; DeWalt, S. J.; Ewango, C. E. N.; Foster, R.; Kenfack, D.; Martínez-Ramos, M.; Parren, M.; Parthasarathy, N.; Pérez-Salicrup, D. R.; Putz, F. E & Thomas, D. W. 2006. **Biotropica**. 38 (2): 256-261.
- Guillaumet, J. & Kahn, F. 1982. Estrutura e dinamismo da floresta. **Acta Amazônica**, 12 (4): 61-77.
- Granados, J. & Korner, C. 2002. In deep shade, elevated CO<sub>2</sub> increases the vigor of tropical climbing plants. **Global Change Biology** 8: 1109-1117.

- Harms, K. E.; Powers, J. S. & Montgomery, R. A. 2004. Variation in Small Sapling Density, Understorey Cover, and Resource Availability in Four Neotropical Forests. **Biotropica**. 36 (1): 40-51.
- Hegarty, E. E. & Caballé, G. 1991. Community Ecology of Vines. In: Putz, F. E. & Mooney, H. A. (eds.). **The Biology of Vines**. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 313-335.
- Ibarra-Manríquez, G. & Martínez-Ramos, M. 2002. Landscape variation of lianas communities in a Neotropical rain forest. **Plant Ecology** 160: 91-112.
- Kinupp, V.F. & Magnusson, W.E. 2005. Spatial patterns in the understorey genus *Psychotria* in central Amazonia: effects of distance and topography. **Journal of Tropical Ecology**. 21 (4): 363-374.
- Laurance, W. F.; Pérez-Salicrup, D.; Delamônica, P.; Fearnside, P. M.; D'Angelo, S.; Jerozolinski A.; Pohl, L. & Lovejoy, T. E. 2001. Rain Forest Fragmentation and the structure of amazonian liana communities. **Ecology** 82 (1): 105-116.
- Legendre, P. & Legendre, L. 1998. Complex Ecological Data Sets. In: **Numerical Ecology**. (Elsevier Science) pp. 1-50.
- Legendre, P. & Legendre, L. 1998. Spatial Analysis. In: **Numerical Ecology**. (Elsevier Science) pp. 707-785.
- Legendre, P.; Borcard, D. & Peres-Neto P. R. 2005. Analyzing Beta Diversity: Partitioning the spacial variation of community composition data. **Ecological Monographs**. 75 (4): 435-450.
- Magnusson, W. E.; Mourão, G. 2003. **Estatística Sem Matemática**. Editora Planta, Londrina, 126 p.
- 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).
- Marques-Filho, A. O.; Ribeiro, M. N. G.; Santos, J. M. 1981. Estudos climatológicos da Reserva Florestal Ducke, Manaus, AM. IV- Precipitação. **Acta Amazônica**, 4: 759-768.
- Mertens, J. 2004. **The characterization of selected physical and chemical soil properties of the surface soil layer in the "Reserva Ducke"**,

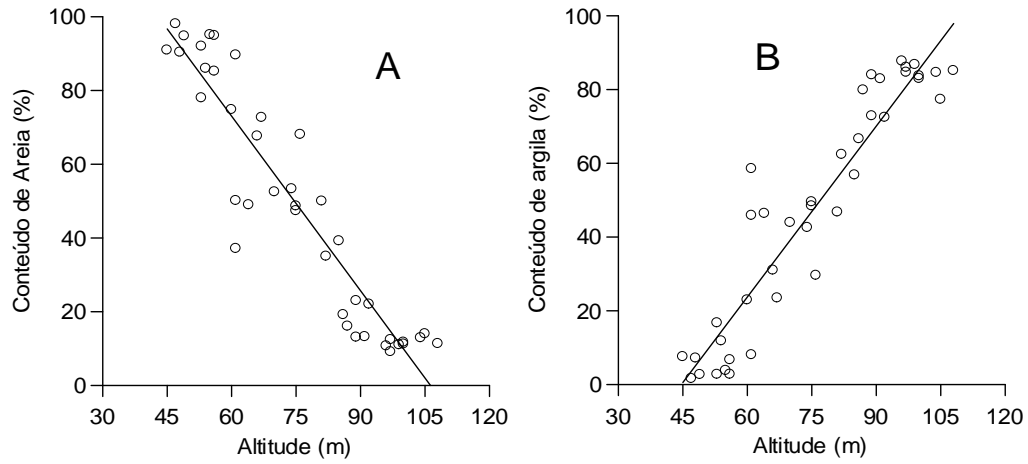


- Manaus, Brazil, with emphasis on their special distribution.** Bachelor Thesis. Humboldt-Universität Zu Berlin. Berlin. 46 p.
- Mitchell, S. C. 2005. How useful is the concept of habitat? – a critique. **Oikos**. 110 (3): 634-638.
- Palmiotto, P. A.; Vogt K. A.; Ashton, P. M. S.; Ashton, P. S.; Vogt, D. J.; LaFrankie, J. V.; Semui, H. & Seng Lee, H. 2004. Linking Canopy Gaps, Topographic Position, and Edaphic Variation in a Tropical Rainforest: Implications for Species Diversity. In: E. C. Losos & E. Leigh, Jr. (eds.). **Tropical Forest Diversity and Dynamism – Finding from a Large-Scale Plot Network** (b). The University of Chicago Press, Chicago and London, pp. 195-220.
- Parthasarathy, N.; Muthuramkumar, S. & Reddy, M. S. 2004 Patterns of liana diversity in tropical evergreen forests of peninsular India. **Forest Ecology and Management** 190: 15-31.
- Penalosa, J. 1984. Basal branching and vegetative spread in two tropical rain forest lianas. **Biotropica** 16: 1-9.
- Pérez-Salicrup, D. R.; Sork, V. L. & Putz, F. E. 2001. Lianas and trees in a liana forest of Amazonian Bolivia. **Biotropica** 33: 34-47.
- Phillips, O. L.; Martinez, R. V.; Arroyo, L.; Baker, T. R.; Killeen, T.; Lewis, S.; L.; Malhi, Y. Mendoza, A. M.; Neill, D.; Vargas, P. N.; Alexiades, M.; Céron, C.; Di Fiori, A.; Erwin, T.; Jardim, A.; Palácios, W.; Saldias, M. & Vicenti, B. 2002. Increasing dominance of large lianas in Amazonian Forests. **Nature**, 418: 770-774.
- Putz, F. E. 1980. Lianas vs. Trees. **Biotropica**. 12(3): 224-225.
- Phillips, O. L.; Martinez, R. V.; Mendoza, A. M.; Baker, T. R. & Vargas, P. N. 2005. Large lianas as hyperdynamic elements of the tropical forest canopy. **Ecology**. 86 (5): 1250-1258.
- Putz, F. E. 1983. Liana biomass and leaf area of a “Tierra Firme” forest in the Rio Negro Basin, Venezuela. **Biotropica** 15 (3): 185-189.
- Putz, F. E. 1984. The natural history of lianas on Barro Colorado Island, Panama. **Ecology** 65 (6): 1713-1724.
- Putz, F. E. 1991. Silvicultural effects of lianas. In: Putz, F. E. & Mooney, H. A. (eds.). **The Biology of Vines**. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 493-501.

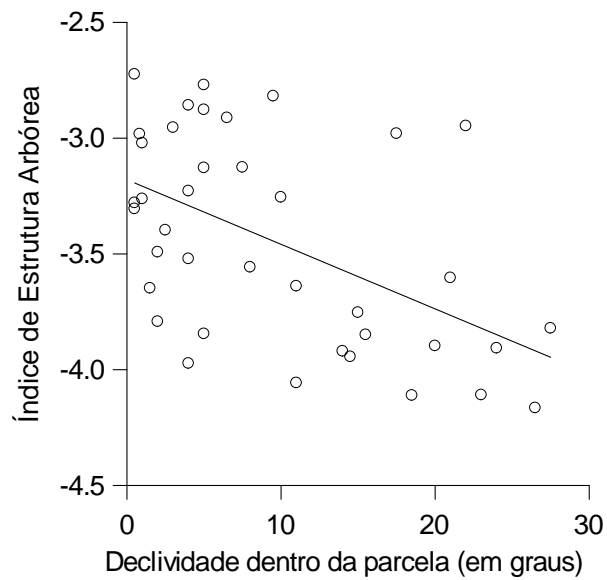
- Putz, F. E. & Holbrook, N. M. 1991. Biomechanical Studies of Vines. In: Putz, F. E. & Mooney, H. A. (eds.). **The Biology of Vines**. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 73-97.
- Rice, K.; Brokam, N. & Thompson, J. 2004. Liana abundance in a Puerto Rican forest. **Forest Ecology and Management** 190: 33-41.
- Rosseti, D. F.; Toledo, P. M. & Góes, A. M. 2005 New geological framework for Western Amazônia (Brazil) and implications for biogeography and evolution. **Quaternary Research** 63: 78-89.
- Schnitzer, S. A.; Dalling, J. W & Carson, W. P. 2000. The impact of lianas on tree regeneration in tropical forest canopy gaps: evidence for an alternative pathway of gap-phase regeneration. **Journal of Ecology**. 88: 655-666.
- Schnitzer, S. A. & Bongers, F. 2002. The ecology of lianas and their role in forests. **Trends in Ecology & Evolution** 17 (5) : 223-230.
- Schnitzer, S. A.; Kuzee, M. E. & Bongers, F. 2005. Disentangling above- and below-ground competition between lianas and trees in a tropical forest. **Journal of Ecology**, 93: 1115-1125.
- Schnitzer, S. A. (2005). A mechanistic explanation for global patterns of liana abundance and distribution. **The American Naturalist**. 166: 262.
- Sokal, R. R. & Rohlf, F. J. 1995. **Biometry**. 3<sup>a</sup> edição. W. H. Freeman, San Francisco, Califórnia. 885 pp.
- Sollins, P. 1998. Factors influencing species composition in tropical lowland rain forest: does soil matter? **Ecology** 79 (1): 23-30.
- Systat. 1998. **Systat version 8**. SPSS, Inc., USA. . 3<sup>rd</sup> ed., W.H. Freeman and Company, New York.
- Tuomisto, H.; Ruokolainen K.; Yli-Halla, M. 2003. Dispersal, environmental, and floristic variation of Western Amazonian forests. **Science** 299: 241-244.
- Vidal, E.; Johns, J.; Gerwing, J. J.; Barreto, P. & Uhl, C. 2003. Manejo de Cipós para a Redução do Impacto da Exploração Madeireira na Amazônia Oriental. In: E. Vidal & J. J. Gerwing (eds.). **Ecologia e Manejo de Cipós na Amazônia Oriental**. Belém, Imazon, pp. 13-24.
- Vleut, I. & Pérez-Salicrup, D. R. 2005. Lianas and their supporting plants in the understory at Los Tuxtlas, México. **Journal of Tropical Ecology** 21: 577-580.

- Vormisto, J.; Svenning, J-C.; Hall, P. 2004. Diversity and dominance in palm (Arecaceae) communities in terra firme forests in the western Amazon basin. **Journal of Ecology**. 92: 577-588.
- 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.
- Wilkinson, L. 1990. **SYSTAT: The system for statistics**. Evanston, Illinois, USA. SYSTAT Inc.

## 7. ANEXOS



**Anexo 1** – Relação entre (A) argila e altitude e (B) areia e altitude para as 40 parcelas amostradas.



**Anexo 2** – Relação entre o índice de estrutura arbórea e a declividade nas 40 parcelas amostradas na Reserva Ducke.