

**Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia-INPA
Universidade Federal do Amazonas- UFAM**

**Variação espacial e temporal da biomassa arbórea viva
em 64 km² de floresta de terra-firme na Amazônia Central**

Carolina Volkmer de Castilho

Manaus, 2004

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

VARIAÇÃO ESPACIAL E TEMPORAL DA BIOMASSA ARBÓREA VIVA EM
64 KM² DE FLORESTA DE TERRA-FIRME NA AMAZÔNIA CENTRAL

Carolina Volkmer de Castilho

Tese 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 doutor em Ciências Biológicas, área de concentração em Ecologia.

Manaus – AM
2004

T
514.526/2
C352
67 2

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

VARIAÇÃO ESPACIAL E TEMPORAL DA BIOMASSA ARBÓREA VIVA EM
64 KM² DE FLORESTA DE TERRA-FIRME NA AMAZÔNIA CENTRAL

Carolina Volkmer de Castilho

Orientador: Dr. William Ernest Magnusson

Tese 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 doutor em Ciências Biológicas, área de concentração em Ecologia.

Manaus – AM
2004

Castilho, Carolina Volkmer de

Variação espacial e temporal da biomassa arbórea viva em 64 km² de floresta de terra-firme na Amazônia Central/ Carolina Volkmer de Castilho. – 2004.

72 f.

Tese (doutorado) - INPA/UFAM, Manaus, 2004.

1. Biomassa arbórea viva 2. Topografia 3. Solo 4. Taxa de mudança de biomassa 5. Floresta de terra-firme 6. Amazônia Central

CDD 19., ed. 574.52642

Sinopse:

Estudo da variação espacial e temporal da biomassa arbórea viva em 72 parcelas permanentes de 1 hectare, distribuídas em 64 km² de floresta de terra-firme, na Amazônia Central. As estimativas de biomassa arbórea viva e as taxas de mudança de biomassa, após um intervalo de dois anos, foram relacionadas com o solo e a topografia para determinar os efeitos destas variáveis nas variações espaciais e temporais da biomassa arbórea.

Palavras chaves: 1. Biomassa arbórea viva 2. Topografia 3. Solo 4. Taxa de mudança de biomassa 5. Floresta de terra-firme 6. Amazônia Central

Os Árvores

Arnaldo Antunes

Os árvores são fáceis de achar
Ficam plantadas no chão
Namam do céu pelas folhas
E pela terra
Também bebem água
Cantam no vento
E recebem a chuva de galhos abertos
Há as que dão frutas
E as que dão frutos
* Os de copa larga
E as que habitam esquilos
As que chovem depois da chuva
As cabeludas, as mais jovens mudas
Os árvores ficam paradas
Uma a uma enfileiradas
Na alameda
Crescem pra cima como as pessoas
Mas nunca se deitam
O céu aceita
Crescem como as pessoas
Mas não são soltas nos passos
São maiores, mas
Ocupam menos espaço
Árvore da vida...

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, CNPq/PNOFG 400033/99-2, CNPq/IA 467794/00-6), durante os últimos 5 anos, incluindo minha bolsa de doutorado.

Não menos importante foi o trabalho incansável de dezenas de pesquisadores, técnicos e bolsistas do INPA, assistentes de campo e voluntários envolvidos desde o estabelecimento das trilhas e demarcação das parcelas à marcação, mapeamento, medição das árvores e coletas botânicas. Foi um verdadeiro trabalho em equipe, de uma grande equipe!

Dentre essa legião de anônimos, é preciso destacar a participação de Benjamim B. da Luz, que trouxe a "luz" que eu precisava no início... Ele foi o responsável pelo estabelecimento das parcelas. Não poderia ter feito este trabalho sem a ajuda de Nazaré Oliveira de Araújo, que supervisionou, com extrema dedicação, a marcação e a medição das árvores em praticamente todas as parcelas do Projeto Ducke. João Batista da Silva mediu (e re-mediou) mais de 50.000 árvores nas mesmas parcelas, nos últimos 3 anos, tornando-se um "concorrido" medidor de árvores. Tive o privilégio de trabalhar e aprender com o iniciante Antônio Tavares e com Everaldo da Costa Pereira e Sebastião Salvino de Souza, experientes (e disputados!) coletores e parataxônomos. Eles trouxeram o "dossel para o chão", coletando e identificando as amostras botânicas de praticamente todos os indivíduos marcados. Com eles aprendi a ver cada árvore como única. A identificação das amostras também contou com a ajuda inestimável de Dr. Mike Hopkins & voluntários da SAPECA (Sociedade Civil para Pesquisa e Conservação da Amazônia), Dr. Douglas Daly (Burseraceae), Alberto Vicentini (Lauraceae), José Eduardo Ribeiro (Moraceae) e Paulo Apóstolo Assunção (Lecythidaceae).

As coletas e análises de solo foram coordenadas por Dra. Regina C. C. Luizão, Dra. Eleusa Barros, Tânia Pimentel e Jane Mertens. Dra. Albertina Lima foi responsável pelas medidas de inclinação do terreno nas parcelas.

Walmira Barros da Paz, Lourival Araújo dos Santos e João Sá, da Secretaria da Coordenação de Pesquisas em Ecologia, responderam pela burocracia que permitiu nossas idas freqüentes a Reserva Ducke.

Geize Pacheco, da Secretaria da Pós-graduação em Ecologia, me ofereceu sua amizade, muitos conselhos e soluções.

Karl Mokross emprestou sua sensibilidade para fazer a arte na capa.

Os membros da banca examinadora: Dr. Eduardo Martins Venticinque, Dr. Flávio J. Luizão, Dr. Bruce Williamson, Dr. Jeffrey Chambers, Dr. Paulo De Marco Junior e Dr. Niro Higuchi, contribuíram com críticas e sugestões. Dr. Bruce Nelson e Dr. Phillip Fearnside leram atentamente versões iniciais dos primeiros capítulos e seus comentários foram fundamentais para o aprimoramento da versão final.

Dr. William Magnusson foi meu orientador. Bill tentou incansavelmente me fazer gostar desse assunto (e adiar meus planos mais queridos!), criando uma frustração que eu vou levar para o resto da vida. Mas isso deve ser pequeno... Com ele aprendi muito mais do que análises e teorias. Tive grandes lições de vida que eu também vou levar para o resto da vida.

Minha família, meus amigos de longe e os de perto (especialmente Maria Carmozina Araújo, Tânia Pimentel e Átila Oliveira) foram fontes de apoio e compreensão nas horas difíceis e certezas de muitas alegrias. Luciano Naka, sempre me esperando voltar da Ducke, me ajudou a não desistir quando tudo parecia não ter fim e é meu companheiro para toda vida.

Eu sou eternamente agradecida por esta oportunidade, pelas pessoas que conheci, pelas coisas que aprendi e por ter tido o privilegio de passar tanto tempo na floresta. Com cada uma das pessoas que convivi durante esses anos, aprendi alguma coisa e cada uma delas é, em parte, responsável pelo que sou hoje.

SUMÁRIO

Agradecimentos	ii
LISTA DE TABELAS	vii
LISTA DE FIGURAS	ix
RESUMO.....	x
ABSTRACT.....	xi
CAPÍTULO 1 – INTRODUÇÃO GERAL	1
CAPÍTULO 2 – ESTIMATIVAS DE BIOMASSA ARBÓREA VIVA: EFEITOS DO SOLO E DA TOPOGRAFIA EM UMA MESO-ESCALA ESPACIAL	
1. Introdução.....	5
2. Métodos	7
2.1. Área de estudo.....	7
2.2. Desenho amostral	9
2.3. Marcação das árvores.....	10
2.4. Topografia e coletas de solo	11
2.5. Estimativas de biomassa arbórea viva (árvores e palmeiras) acima do solo.....	12
2.6. Análise dos dados	13
3. Resultados.....	14
3.1. Topografia e gradientes do solo.....	14
3.2. Estimativas de biomassa arbórea viva acima do solo.....	18
3.3. Relações entre biomassa arbórea viva acima do solo, variáveis edáficas e topografia.....	23
3.3.1. Biomassa arbórea total (árvores e palmeiras).....	23
3.3.2. Palmeiras.....	30
4. Discussão	32
4.1. Estimativas de biomassa arbórea na Reserva Ducke no contexto local e regional	32
4.2. Contribuição de palmeiras para as estimativas de biomassa viva acima do solo.....	33
4.3. Efeitos do solo e da topografia nas estimativas de biomassa viva acima do solo	34
4.4. Os componentes orgânicos e inorgânicos do solo e as estimativas de biomassa viva acima do solo	36
4.5. Efeito da área no chão versus a área horizontal nas relações entre biomassa arbórea viva, solo e topografia.....	37
4.6. Considerações finais.....	38

CAPÍTULO 3 – DINÂMICA DA BIOMASSA ARBÓREA VIVA: EFEITOS DO SOLO E DA TOPOGRAFIA

1. Introdução.....	40
2. Métodos.....	42
2.1. <i>Área de estudo</i>	42
2.2. <i>Recenseamento das árvores marcadas</i>	42
2.3. <i>Análise dos dados</i>	42
3. Resultados.....	43
3.1. <i>Taxa de mudança da biomassa arbórea viva</i>	43
3.2. <i>Efeito do solo e da topografia na taxa de mudança da biomassa arbórea viva</i>	46
4. Discussão.....	48
4.1. <i>Tendência e magnitude da taxa de mudança de biomassa arbórea viva</i>	48
4.2. <i>Efeito do solo e da topografia na taxa de mudança de biomassa arbórea viva</i>	49

CAPÍTULO 4 – USO DE GARRAS (“FRENCH SPIKES”) PARA COLETA DE AMOSTRAS BOTÂNICAS: IMPACTOS E RECOMENDAÇÕES DO USO

1. Introdução.....	51
2. Métodos.....	53
2.1. <i>Área de estudo</i>	53
2.2. <i>Seleção dos indivíduos</i>	53
2.3. <i>Análises estatísticas</i>	54
3. Resultados.....	55
3.1. <i>Seleção de árvores e frequência do uso da garra</i>	55
3.2. <i>Efeito do uso da garra na sobrevivência e crescimento das árvores</i>	56
4. Discussão.....	58

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	64
--	-----------

LISTA DE TABELAS

CAPÍTULO 2 – ESTIMATIVAS DE BIOMASSA ARBÓREA VIVA: EFEITOS DO SOLO E DA TOPOGRAFIA EM UMA MESO-ESCALA ESPACIAL.

- Tabela 1 - Equações alométricas utilizadas para estimar a biomassa seca acima do solo (kg ha^{-1}) de árvores e palmeiras. As equações são baseadas no diâmetro à altura do peito (DAP, em cm) e/ou altura (H, em metros)..... 12
- Tabela 2- Variação encontrada nas características edáficas (solo superficial) e na topografia das 72 parcelas permanentes instaladas na Reserva Florestal Adolpho Ducke..... 15
- Tabela 3- Correlações das variáveis do solo superficial (0-5 cm) com cada um dos três primeiros eixos resultantes da Análise de Componentes Principais que descreve o gradiente do solo mineral. As amostras foram coletadas em 72 parcelas permanentes na Reserva Florestal Adolpho Ducke..... 16
- Tabela 4- Correlações das variáveis do solo superficial (0-5 cm) com cada um dos três primeiros eixos resultantes da Análise de Componentes Principais que descreve o gradiente do solo total. As amostras foram coletadas em 72 parcelas permanentes na Reserva Florestal Adolpho Ducke..... 17
- Tabela 5- Estimativas de biomassa arbórea viva (árvores e palmeiras) e área no chão de cada uma das 72 parcelas permanentes instaladas na Reserva Ducke. Todas as estimativas de biomassa foram corrigidas para uma área de 1 hectare no chão..... 19
- Tabela 6- Contribuição de cada classe diamétrica para as estimativas de biomassa de árvores por hectare na Reserva Florestal Adolpho Ducke..... 22
- Tabela 7- Resultados das regressões múltiplas relacionando a biomassa arbórea total ou a biomassa de palmeiras com características do solo (eixos 1, 2 e 3 do PCA) e topografia (inclinação – INCL e altitude – ALT) para as duas áreas utilizadas nas estimativas de biomassa (AC = área no chão e AH = área da parcela em projeção horizontal). 25
- Tabela 8 - Resultados das regressões múltiplas relacionando biomassa de árvores de diferentes classes de diâmetro com o solo (representado pelo eixo 1 do PCA solo mineral ou solo total) e a inclinação ou com a topografia (inclinação e altitude).. 28

CAPÍTULO 3 – DINÂMICA DA BIOMASSA ARBÓREA VIVA: EFEITOS DO SOLO E DA TOPOGRAFIA

Tabela 1- Taxa de mudança da biomassa arbórea viva (AGLB) em um intervalo de 2 anos, em 37 parcelas permanentes localizadas na Reserva Florestal Adolpho Ducke. 45

Tabela 2– Resultados do teste t-pareado entre a biomassa arbórea viva média por classe de diâmetro no censo inicial e após um intervalo de 2 anos. Os dados referem-se à biomassa média por classe de diâmetro de 37 parcelas permanentes instaladas na Reserva Florestal Adolpho Ducke.. 46

CAPÍTULO 4 – USO DE GARRAS (“FRENCH SPIKES”) PARA COLETA DE AMOSTRAS BOTÂNICAS: IMPACTOS E RECOMENDAÇÕES DO USO.

Tabela 1- Frequência do uso de garras para a coleta de amostras botânicas em indivíduos de tamanho apropriado para escalada com garras. 56

LISTA DE FIGURAS

CAPÍTULO 2 – ESTIMATIVAS DE BIOMASSA ARBÓREA VIVA: EFEITOS DO SOLO E DA TOPOGRAFIA EM UMA MESO-ESCALA ESPACIAL

Figura 1- Relação entre a porcentagem de areia no solo e a inclinação do terreno..... 18

Figura 2 – Distribuição de freqüência da biomassa arbórea total em 72..... 21

Figura 3 - Relação entre as estimativas de biomassa de árvores (sem palmeiras) e as estimativas de biomassa arbórea total (árvores + palmeiras) para cada uma das 72 parcelas 1-ha instaladas na Reserva Florestal Adolpho Ducke. 23

Figura 4 – Relações parciais entre a biomassa arbórea total (árvores e palmeiras) e os três eixos do PCA, representando o solo mineral, e a inclinação do terreno. 24

Figura 5 – Relações parciais entre biomassa arbórea total e a topografia (altitude e inclinação). 26

Figura 6- Relações parciais entre a biomassa de palmeiras e os três eixos do PCA, representando o solo mineral, e a inclinação do terreno..... 31

Figura 7- Relações parciais entre a biomassa de palmeiras e a topografia (altitude e inclinação). 32

CAPÍTULO 3 – DINÂMICA DA BIOMASSA ARBÓREA VIVA: EFEITOS DO SOLO E DA TOPOGRAFIA

Figura 1– Distribuição de freqüência da taxa de mudança de biomassa arbórea viva (Mg/ha/ano) em 37 parcelas permanentes instaladas na Reserva Florestal Adolpho Ducke, Amazônia Central..... 44

Figura 2- Relação entre a taxa de mudança de biomassa arbórea viva (Mg/ha/2 anos) e o eixo 1 do PCA do solo total.. 47

CAPÍTULO 4 – USO DE GARRAS (“FRENCH SPIKES”) PARA COLETA DE AMOSTRAS BOTÂNICAS: IMPACTOS E RECOMENDAÇÕES DO USO.

Figura 1- Freqüência de indivíduos com DAP entre 24 e 42,2 cm escalados com o uso de garras em 55 parcelas permanentes instaladas na Reserva Florestal Adolpho Ducke. 55

RESUMO

A variação espacial e temporal nas estimativas de biomassa arbórea viva acima do solo (AGLB) e suas relações com solo e topografia (altitude e inclinação do terreno) foram investigadas em parcelas permanentes distribuídas sistematicamente sobre 64 km², na Reserva Florestal Adolpho Ducke, Manaus, Amazonas. No total, foram instaladas 72 parcelas compridas (250 m) e estreitas (40 m), que seguiram as curvas de nível, cobrindo toda a variação de solo e topografia existente na Reserva. Indivíduos com diâmetro à altura do peito (DAP) ≥ 30 cm foram amostrados em uma área de 1 ha e sub-amostras de 0,5 e 0,1 ha foram utilizadas para indivíduos com $10 \text{ cm} \leq \text{DAP} < 30 \text{ cm}$ e $1 \text{ cm} \leq \text{DAP} < 10 \text{ cm}$, respectivamente. Análises químicas e físicas do solo foram feitas em amostras coletadas abaixo do horizonte Ah (0-5 cm de profundidade), em cada parcela. As medidas de altitude de cada parcela foram obtidas por um topógrafo profissional. A inclinação de cada parcela representa uma média de cinco medidas, feitas a cada 50 m, ao longo do maior eixo da parcela. O peso seco das árvores foi obtido a partir de uma combinação de equações alométricas utilizando o DAP de árvores ≥ 1 cm. A AGLB variou de 215-421 Mg/ha, sendo a média 321,8 Mg/ha (IC95% = 10,4). Uma Análise de Componentes Principais a partir das variáveis edáficas revelou um gradiente principal na estrutura do solo relacionado com a proporção de argila. Regressões múltiplas utilizando os eixos do PCA com variáveis do solo mineral ou do solo total (solo mineral + compostos orgânicos) e a inclinação do terreno explicaram cerca de 30% da variação espacial das estimativas de biomassa. A AGLB foi positivamente relacionada com um gradiente de textura do solo (eixo 1 do PCA) e negativamente relacionada à inclinação do terreno. Um modelo utilizando somente as variáveis topográficas (altitude e inclinação) explicou 29% da variação encontrada nas estimativas de AGLB. A AGLB aumentou com a altitude e decresceu com o aumento da inclinação. As mesmas análises utilizando parcelas de 1ha em projeção horizontal revelaram que a biomassa arbórea não foi afetada pela inclinação do terreno, indicando que um limite de área horizontal, como a área da copa, pode ser mais importante do que a quantidade de chão disponível para as árvores. A variação temporal nas estimativas de biomassa arbórea foi avaliada após um período de 2 anos. Todos os indivíduos de 37 parcelas foram re-medidos para calcular a taxa de mudança de biomassa arbórea viva (crescimento + recrutamento - mortalidade). A biomassa arbórea nas parcelas analisadas aumentou no período de estudo (teste t pareado: $t = 3,15$; $P = 0,003$), confirmando a tendência de aumento em biomassa nas florestas amazônicas. As taxas de mudança de biomassa também foram relacionadas com as características do solo, com parcelas localizadas em solos arenosos apresentando geralmente taxas negativas. O uso de garras, para coleta de material botânico, não afetou o crescimento ou sobrevivência das árvores escaladas, após um período mínimo de 1 ano e meio; portanto, as taxas de mudança não podem ser atribuídas ao efeito da metodologia utilizada. Os resultados obtidos para Reserva Ducke indicam que o poder preditivo das variáveis edáficas e topográficas, na variação espacial e temporal da biomassa arbórea, poderá ser utilizado para melhorar as estimativas de carbono estocado em florestas amazônicas.

ABSTRACT

The spatial and temporal variation of aboveground arboreal live biomass (AGLB) and its relationship to soil and topography (altitude and slope) were studied in permanent plots systematically distributed over 64 km², in Reserva Florestal Adolpho Ducke, Manaus, Amazonas. Were installed 72 permanent plots that were long (250 m) and thin and followed isoclines, in order to sample most of the variation in soil and topography found in Reserva Ducke. The width of each plot varied depending on the class of diameter at breast height (DBH) sampled. Individuals with DBH \geq 30 cm were sampled in 1 ha whereas sub-samples of 0,5 and 0,1 ha were used for individuals with $10 \text{ cm} \leq \text{DBH} < 30 \text{ cm}$ and $1 \text{ cm} \leq \text{DBH} < 10 \text{ cm}$, respectively. Chemical and physical analyses were undertaken using soil samples collected in the Ah horizon (0-5 cm deep), in each plot. A professional topographer obtained the altitude measurements for each plot. The slope of each plot was represented by the mean value of 5 consecutive measurements taken at intervals of 50 m along the length of the plot. The dry weight of trees was estimated by a combination of allometric equations using individuals with DBH \geq 1 cm. The AGLB estimates ranged from 215 to 421 Mg/ha (mean 321,8 Mg/ha; IC95% = 10,4). Principal Components Analysis with the edaphic variables revealed one major soil gradient related to percentage of clay. Multiple regressions using PCA axes with mineral or total soil (mineral soil + organic compounds) and slope explained around 30% of the spatial variation in biomass estimates. The AGLB was positively related to a soil textural gradient (PCA axe 1) and was negatively related to slope. The model using only topographic variables (altitude and slope) explained 29% of the variation found in AGLB estimates. The AGLB increased with altitude and decreased with slope. A similar analysis using the 1 ha horizontal area projection of each plot revealed that tree biomass was not affected by slope, indicating that a limit in horizontal area, such as canopy area, could be more important than ground area available for trees. The temporal variation in tree biomass was evaluated after 2 years. All individuals in 37 plots were recensused in order to calculate the rate of biomass change (growth + recruitment - mortality). The tree biomass increased in the study period (paired t-test: $t = 3,15$; $P = 0,003$), confirming the tendency of increasing biomass in Amazonian Forests. The rate of change was related to soil characteristics. Plots located in sandy soils generally showed negatives rates. The use of "French spikes" for collecting botanical samples did not affect the growth or survival of climbed trees over periods of 1,5-2 years. Therefore, the rate of biomass change could not be attributed by a methodological artifact. The results obtained at Reserva Ducke indicate that the predictive power of edaphic and topographic variables on spatial and temporal variations of tree biomass could improve the current estimates of carbon stocks in Amazonian forests.

CAPÍTULO 1 – INTRODUÇÃO GERAL

As florestas tropicais estão desaparecendo em taxas alarmantes. Estima-se que na Amazônia brasileira, no período entre 1978 – 2000, a taxa média de desmatamento foi de aproximadamente 2 milhões de hectares por ano (Laurance et al., 2001), sem incluir neste cálculo as florestas degradadas por extração madeireira e fogo rasteiro (ver Nepstad et al., 1999). No Brasil, as florestas foram convertidas principalmente em pastagem para criação de gado (Skole & Tucker, 1993), mas atualmente também existe uma forte pressão para conversão em plantios de soja (Fearnside, 2001). A perda das florestas é preocupante, não somente devido à perda da biodiversidade (Fearnside, 1999), mas porque as florestas tropicais possuem papel vital no ciclo hidrológico, no clima (Artaxo, 2004) e nos estoques terrestres de carbono (Lugo & Brown, 1992; Grace, 2004).

A importância das florestas tropicais no ciclo global do carbono deve-se a capacidade desse ecossistema em armazenar, absorver e emitir carbono para a atmosfera (Lugo & Brown, 1992; Malhi & Grace, 2000; Grace, 2004). As mudanças de uso da terra, principalmente a conversão da floresta para uso agrícola, representam a liberação dos estoques de carbono contidos na vegetação e no solo para a atmosfera (Fearnside, 1996). As emissões de carbono em consequência do desmatamento, juntamente com a queima de combustível fóssil, têm efeitos drásticos no clima global (Fearnside, 2003).

A implantação de parcelas permanentes, para estudos de longo prazo em florestas tropicais, oferece um grande potencial para monitorar os estoques de carbono acima do solo (Malhi & Grace, 2000). A quantidade de carbono estocada na vegetação pode ser obtida através de estimativas de biomassa. O carbono constitui aproximadamente 48% do peso seco da biomassa viva acima do solo (Malhi & Grace, 2000). Assim sendo, as tendências atuais e futuras no ciclo global do carbono podem ser acessadas através do monitoramento das variações temporais nas estimativas de biomassa da floresta (Malhi & Grace, 2000). A grande vantagem associada a este método é possibilitar a investigação conjunta de aspectos espaciais e temporais nas taxas de

mudança de biomassa e conseqüentemente, nos fluxos de carbono (p.ex. Phillips et al., 1998a; Baker et al., 2004; Lewis et al., 2004; Phillips et al., 2004).

Considerável atenção tem sido dada às tentativas de modelar o processo de desmatamento e estimar o potencial de liberação de carbono para a atmosfera (Houghton et al., 2000). Estes modelos reconhecem o potencial para diferenças em biomassa entre diferentes fitofisionomias (p.ex. Houghton et al., 2001), mas existe pouca informação para avaliar variação no estoque de carbono dentro da mesma fitofisionomia (para uma exceção ver Laurance et al., 1999).

As estimativas de biomassa florestal geralmente são derivadas de equações alométricas baseadas em medidas do diâmetro e densidade de árvores em uma determinada área (Brown, 1997). A principal dificuldade para modelar a distribuição da biomassa florestal é que as parcelas onde a biomassa foi medida geralmente são muito pequenas e não foram estabelecidas aleatoriamente através da paisagem (Keller et al., 2001; Clark, 2002). Portanto, estas parcelas podem não ter captado todas as condições que levam as diferenças na biomassa florestal. Grande parte das incertezas nas estimativas de fluxo de carbono nas regiões tropicais é conseqüência de inconsistências nas estimativas de biomassa da Floresta Amazônica (Keller et al., 2001; Houghton et al., 2001).

A modelagem dos estoques de carbono é mais complicada ainda porque existem fortes evidências de que a biomassa florestal e, portanto, o estoque de carbono na floresta, está aumentando na Amazônia (p.ex. Phillips et al., 1998a; Baker et al., 2004; Lewis et al., 2004; Phillips et al., 2004). Embora exista um razoável consenso que a biomassa está aumentando, não é fácil de avaliar a magnitude do aumento. Enquanto a biomassa está aumentando em algumas unidades da paisagem, é possível que esteja diminuindo em outras que ainda não foram identificadas.

Na Amazônia Central, as variações topográficas sempre foram reconhecidas como determinantes de variações na estrutura da floresta e da ocorrência de espécies (Klinge & Rodrigues, 1973; Kahn & Castro, 1985; Kahn, 1987; Ribeiro et al., 1994; Ribeiro et al., 1999). As variações topográficas também estão associadas com diferenças na textura do solo (Chauvel et al., 1987). Portanto, a variação topográfica pode ser considerada o gradiente

principal de habitat e deve ser levada em consideração na seleção dos locais de amostragem. Infelizmente, a maioria dos estudos que descreveu o efeito das variações topográficas na Amazônia Central foi realizada em pequena escala espacial e não considerou toda a variação existente (p.ex. Tello, 1995; da Silva et al., 2002; Vasconcelos et al., 2003).

O projeto integrado da Reserva Florestal Adolpho Ducke (Manaus, Amazonas) oferece uma oportunidade de avaliar a distribuição da biomassa arbórea viva acima do solo (AGLB) e a taxa de mudança na biomassa em relação às variações topográficas e edáficas em escala relativamente grande. As parcelas do Projeto Ducke foram distribuídas sobre uma área de 64 km², e a variação edáfica e topográfica da reserva são típicas da formação "Alter do Chão", que cobre aproximadamente 25% da Amazônia Central (Sombroek, 2000).

O Projeto Ducke foi planejado para evitar os problemas com os dados já existentes, como variação no tamanho das parcelas, seleção tendenciosa dos locais de amostragem e grande variação topográfica e edáfica dentro de cada parcela (Magnusson, 2002). No entanto, as coletas botânicas foram feitas com auxílio de garras ("French spikes") usadas para escalar as árvores. Este tipo de equipamento danifica as árvores e potencialmente poderia influir nas taxas de crescimento e mortalidade das árvores (Phillips et al., 1998b). Enquanto um efeito deste tipo não prejudicará as interpretações sobre a distribuição da biomassa no primeiro levantamento, poderia afetar as taxas de aumento baseadas em dados de levantamentos subseqüentes. Este potencial problema metodológico não afeta somente os dados coletados na Reserva Ducke. Uma proporção grande, se não a maioria, dos estudos sobre biomassa florestal foram feitos em parcelas onde garras foram utilizadas (ver Phillips et al., 1998b). Portanto, uma avaliação das taxas de mudança de biomassa florestal requer uma avaliação dos efeitos do uso de garras em coletas botânicas.

Organização da tese

Esta tese está organizada em três capítulos. O primeiro capítulo descreve as variações espaciais nas estimativas de biomassa arbórea viva na Reserva Ducke e suas relações com solo e topografia. O segundo capítulo apresenta a dinâmica da biomassa arbórea viva em um intervalo de dois anos.

Neste capítulo foram calculadas taxas de mudança de biomassa arbórea viva para cada parcela e estas foram relacionadas com solo e topografia. No último capítulo, apresento o efeito da metodologia utilizada para a obtenção de amostras botânicas na sobrevivência e crescimento dos indivíduos coletados. Estas análises foram feitas para validar os resultados encontrados nos capítulos anteriores.

CAPÍTULO 2 – ESTIMATIVAS DE BIOMASSA ARBÓREA VIVA: EFEITOS DO SOLO E DA TOPOGRAFIA EM UMA MESO-ESCALA ESPACIAL

1. Introdução

Existe grande variabilidade espacial nas estimativas de biomassa vegetal nas florestas tropicais (p.ex. Laurance et al., 1999, Chave et al., 2001, Chave et al., 2003). No entanto, as tentativas de descrever esta variação sobre grandes áreas, como a bacia amazônica, são pouco confiáveis (Houghton et al., 2001). A maioria dos dados existentes foi obtida em parcelas pequenas (geralmente ≤ 1 ha, veja Brown & Lugo, 1992 para exemplos), muitas vezes selecionadas de maneira tendenciosa, ou parcelas grandes (≥ 50 ha, p.ex. Chave et al., 2003), as quais não são replicáveis e podem estar em áreas não representativas (Brown & Lugo, 1992; Clark & Clark, 2000). Isto implica em generalizar atributos dos ecossistemas sem uma base confiável para extrapolação espacial. Estimativas confiáveis para grandes áreas devem ser obtidas a partir de amostras aleatórias, replicáveis, de tamanho adequado, dispostas de modo a cobrir toda a área em questão ou estratificadas de acordo com algum esquema de classificação espacial ou da vegetação (Brown & Lugo, 1992; Clark & Clark, 2000; Keller et al., 2001; Houghton et al., 2001).

A necessidade de proporcionar estimativas confiáveis de biomassa para os modelos de fluxo de carbono na atmosfera e determinação do papel das florestas tropicais no clima global em uma área gigantesca (só a Amazônia Legal, do Brasil, ocupa cerca de 5 milhões de km^2) exige o desenvolvimento de metodologias eficientes e baratas para estimar a biomassa florestal. Técnicas baseadas em sensoriamento remoto e sistemas de informação geográfica têm sido desenvolvidas (p.ex. Lucas et al., 1998; Houghton et al., 2001; Drake et al., 2002), mas as conclusões dependem em grande parte de dados obtidos em campo, na escala da paisagem, para confirmação dos resultados. Uma adequada interpretação e avaliação de estudos obtidos em grande (através de sensoriamento remoto) ou pequena escala (inventários quantitativos em parcelas de 1 ha) depende de levantamentos em escalas intermediárias (1-100 km^2) (Duivenvoorden & Lips, 1998).

Acredita-se que grande parte da variabilidade nas estimativas de biomassa florestal ocorre em pequena ou meso escala espacial e provavelmente está relacionada com a presença de clareiras e micro-variações em propriedades do solo e topografia. Variáveis ambientais como clima (Delaney et al., 1997), solo (Pires & Prance, 1985; Sabatier et al., 1997; Clark et al., 1999; Tuomisto et al., 2003), topografia (Tanner 1980, Lieberman et al., 1985, Takyu et al., 2003), estágios sucessionais (Saldarriaga et al., 1988; Alves et al., 1997; Salomão et al., 1998), distúrbios naturais (Nelson, 1994) ou antrópicos (Laurance et al., 1997, Nascimento, 2002) determinam a variabilidade espacial na estrutura da floresta e provavelmente na quantidade de biomassa acumulada.

Na Amazônia Central, as variações topográficas são reconhecidas como determinantes de variações na estrutura da floresta e da ocorrência de espécies (Klinge & Rodrigues, 1973, Kahn & Castro, 1985; Kahn, 1987; Ribeiro et al., 1994; Ribeiro et al., 1999). Além disso, as variações da textura do solo estão fortemente relacionadas à topografia nesta região (Chauvel et al., 1987). Assim sendo, estas variáveis podem ser responsáveis pela geração dos principais gradientes de habitat para as plantas e outros organismos. No entanto, a maioria dos estudos foi realizada em pequena escala, em categorias da paisagem (p.ex. platô x vertente x baixio), desconsiderando as variações inter e intracategorias (p.ex. Tello, 1995; da Silva et al., 2002; Vasconcelos et al., 2003, Luizão et al., 2004).

O estudo de Laurance et al. (1999) foi o primeiro a investigar os efeitos do solo e da topografia sobre uma grande área na Amazônia Central. Os autores estimaram a biomassa viva total acima do solo (AGBM) em 65 parcelas de 1 ha distribuídas em uma área de 1000 km² e relacionaram as estimativas obtidas com características do solo e topografia (inclinação). A conclusão de que 30% da variação na AGBM foi associada com características do solo foi surpreendente, pois geralmente considera-se que o acúmulo de biomassa em florestas tropicais é independente da qualidade do solo (Vitousek & Sanford 1986). No entanto, Laurance et al. (1999) incluíram componentes gerados principalmente pela vegetação (carbono, nitrogênio e matéria orgânica) nas características do solo. A forte relação com solos poderia ser resultado da

relação da biomassa abaixo do solo e AGBM em vez de uma relação entre AGBM e solo mineral.

O presente estudo foi especialmente delineado para avaliar a influência de fatores edáficos e da topografia na biomassa arbórea viva acima do solo em uma área 64 km² em floresta de terra-firme na Amazônia Central. Esta escala é suficientemente grande para englobar uma diversidade de tipos de solo, posições topográficas e várias bacias de drenagem na área de estudo. Foram utilizadas parcelas compridas e estreitas, seguindo as curvas de nível, permitindo a investigação dos efeitos do solo e da altitude com precisão, porque estas variáveis variaram pouco dentro das parcelas. Várias parcelas localizaram-se próximas a igarapés e a proporção de areia no solo variou de 8 a 98%, amplitude maior do que a registrada por Laurance et al. (1999). Não se sabe se isto reflete variação geográfica ou o posicionamento tendencioso das parcelas no estudo citado.

Mesmo tendo uma relação com características do solo, não é fácil usar esta informação para prever a AGBM em outras áreas porque a maior parte da Amazônia carece de estudos detalhados de solos, especialmente dos componentes orgânicos. Variáveis topográficas (altitude e inclinação) estão disponíveis em mapas da Amazônia, ou podem ser estimadas usando imagens do modelo digital de elevação (DEM), derivadas do radar SRTM (Shuttle Radio Topographic Mission), disponibilizadas pela NASA. Neste estudo, demonstro o poder preditivo da topografia nas variações das estimativas de biomassa na Amazônia Central, que pode ser usada em substituição parcial às variáveis edáficas.

2. Métodos

2.1. Área de estudo

Realizei este estudo na Reserva Florestal Adolpho Ducke (02° 55'S, 59°59'W), pertencente ao Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA). A Reserva localiza-se a noroeste de Manaus, no km 26 da Rodovia Manaus - Itacoatiara (AM-010).

A Reserva Ducke possui uma área de floresta madura de 10.000 hectares (10 x 10 km). A floresta desta área é classificada como tropical úmida de terra-firme, com dossel bastante fechado e sub-bosque com pouca

luminosidade e caracterizado pela abundância de palmeiras acaules como *Astrocaryum* spp. e *Attalea* spp. (Guillaumet & Kahn, 1982). A altura média das árvores está compreendida entre 35-40 m, com árvores emergentes que podem atingir 50 m (Ribeiro et al., 1999).

A temperatura média é 26° C, permanecendo relativamente constante ao longo do ano (médias mensais variam cerca de 2° C). A precipitação anual (média \pm dp) é 2362 \pm 400 mm variando de 1300-2900 mm (dados coletados entre 1965-1980). As chuvas concentram-se entre novembro e junho, sendo março e abril os meses de maior precipitação. A estação seca (precipitação mensal < 100 mm) concentra-se entre julho e setembro (Marques Filho et al., 1981).

A formação geológica presente na área da Reserva é denominada Alter do Chão. Os solos desta formação são derivados dos depósitos de sedimentos flúvio-lacustres do Terciário e que foram expostos à alta pluviosidade e temperatura, resultando na remoção da maioria dos nutrientes (Chauvel et al., 1987; Sombroek, 2000). Os solos da Reserva consistem de argilas caulínicas (Latosolo 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 a outro de solo (Lucas et al., 1984; Chauvel et al., 1987). De modo geral, os solos são muito pobres em nutrientes essenciais às plantas como fósforo, cálcio e potássio, são ácidos e possuem altas concentrações de alumínio (Chauvel et al., 1987).

A topografia da Reserva é variável, com altitudes variando de 39 m a 109 m s.n.m. As áreas mais altas e planas estão preservadas em poucos locais, destacando-se o platô central, no sentido norte-sul, representando um divisor de água entre duas bacias hidrográficas. Os igarapés (Bolívia e Acará) que desembocam em um dos afluentes do Rio Negro drenam áreas a oeste deste platô, e ao longo destes igarapés são encontrados solos de areias brancas que possivelmente representam antigas praias e fundos de lagos (Ribeiro et al., 1994). Para leste, drenam os igarapés que são afluentes do igarapé do Puraquequara (afluente direto do rio Amazonas).

A Reserva vem sendo constantemente ameaçada pelo crescimento da cidade de Manaus e somente na borda sudeste ainda permanece conectada a

áreas de mata contínua. A presença humana não é novidade na reserva. O igarapé do Acará é considerado um sítio lítico e recentemente um sítio arqueológico foi identificado na porção sudoeste da reserva, indicando que a área foi povoada há centenas de anos atrás (A. Carneiro, *com. pess.*). Em tempos recentes, problemas de caça são freqüentes, mas a retirada ilegal de madeira é esporádica e restrita às bordas, não interferindo diretamente nas áreas utilizadas para pesquisa.

2.2. Desenho amostral

A Reserva Ducke possui um sistema de trilhas que possibilita o acesso a toda área da Reserva. O sistema é constituído por 18 trilhas de 8 km cada; nove trilhas estão dispostas no sentido leste-oeste e nove no sentido norte-sul, cobrindo uma área de 64 km². As trilhas são paralelas e se entrecruzam a cada 1 km. Este sistema foi implantado por uma equipe coordenada por um topógrafo profissional e cada trilha possui marcações permanentes (tubos de PVC com placas numeradas de alumínio) a cada 100 m.

Utilizei o sistema de trilhas para distribuir uniformemente pela área da Reserva as parcelas permanentes utilizadas neste estudo. Estabeleci oito parcelas/trilha, ao longo de cada uma das nove trilhas que correm no sentido oeste-leste (0-8 km), totalizando 72 parcelas. As parcelas foram estabelecidas em intervalos de 1 km. A posição do início da parcela foi definida arbitrariamente, a partir de uma distância mínima de 5 m da trilha, para evitar perturbações.

As parcelas utilizadas neste estudo têm 250 m de comprimento e seguiram uma curva de nível do terreno (isoclina), determinando parcelas com formas variáveis. Algumas parcelas curvaram-se e cruzaram a trilha principal, enquanto outras se curvaram e passaram em cima de parte da parcela já demarcada. Nestes casos, aumentei a extensão da parcela para compensar a área cortada pela trilha ou onde ocorreu sobreposição. A vantagem deste sistema é que parcelas estreitas e orientadas ao longo de uma curva de nível tendem a manter as condições de solo relativamente homogêneas, uma vez que os tipos de solo estão associados com a altitude na Amazônia Central (Chauvel et al., 1987).

Para minimizar os efeitos do trânsito freqüente de pesquisadores no interior das parcelas, foi delimitada uma trilha de acesso de 2 m de largura, que corta a parcela ao meio, ao longo do seu maior eixo (250 m). A área da trilha não foi incluída na área total da parcela e somente foi utilizada para acesso e para as amostragens destrutivas, como coletas de solo.

A largura da parcela variou dependendo da classe de diâmetro a altura do peito (DAP) amostrado. Indivíduos com $1 \text{ cm} \leq \text{DAP} < 10 \text{ cm}$ foram medidos em uma faixa de 2 m de cada lado da trilha de acesso da parcela, resultando em uma área amostrada de 0,1 ha por parcela. Indivíduos com $10 \text{ cm} \leq \text{DAP} < 30 \text{ cm}$ foram medidos em uma faixa de 10 m de cada lado da trilha, resultando em uma área amostrada de 0,5 ha por parcela. Indivíduos com $\text{DAP} \geq 30 \text{ cm}$ foram medidos em uma faixa de 20 m de cada lado da trilha, resultando em uma área amostrada de 1 ha por parcela. A área da parcela foi considerada como a área vista em plano, como seria em um mapa ou imagem de satélite. No entanto, a área de chão dentro de cada parcela variou de 1 ha a 1,13 ha, dependendo da topografia. Uma vez que vários protocolos de estabelecimento de parcelas permanentes para estudos de vegetação (p.ex. Condit, 1998; Phillips & Baker, 2002) recomendam a delimitação das parcelas com base na área de chão, foi feita uma correção dos dados para que todas as parcelas apresentassem a mesma área no chão. A área de chão de cada parcela foi calculada multiplicando-se o comprimento da parcela (250 m) pela largura medida no chão, obtida através da fórmula $d=h/\cos\theta$, sendo d a distância no chão (m); h a distância horizontal (m) e θ a inclinação média da parcela ($^\circ$) (Condit, 1998). Todas as análises foram feitas utilizando as estimativas baseadas em parcelas com 1 ha de área horizontal (mesma área para as copas das árvores de dossel) e parcelas com 1 ha de área no chão para avaliar o poder preditivo das variáveis edáficas e topográficas sob diferentes métodos de amostragem.

2.3. Marcação das árvores

Utilizei placas numeradas de alumínio fixadas por pregos galvanizados (meia galhota), para marcação de árvores com diâmetro maior que 10 cm, ou fios de cobre revestidos com plástico (fio de telefone) para marcação de árvores com DAP inferior a 10 cm.

As medidas de diâmetro foram feitas a 1,30 m do chão (diâmetro à altura do peito), na maioria dos casos. Nas árvores com sapopemas grandes o diâmetro foi medido cerca de 50 cm acima do final da sapopema. Na presença de irregularidades no tronco o ponto de medida sempre foi deslocado para secções mais cilíndricas do caule. Para as medidas de diâmetro, foi utilizada uma fita métrica de costura ou uma fita diamétrica (Forestry Suppliers, modelo 283D), ambas com precisão de ± 1 mm. Nos indivíduos com diâmetro inferior a 6 cm, foi utilizado um paquímetro, posicionando-o no sentido do maior diâmetro no momento da leitura. Todas as medidas de diâmetro foram feitas por uma equipe de três pessoas, coordenadas pela mesma supervisora durante todo o trabalho. Em aproximadamente metade das parcelas, o mesmo assistente de campo mediu todos os indivíduos marcados. As medições foram feitas entre dezembro de 2000 e fevereiro de 2003.

2.4. Topografia e coletas de solo

Um topógrafo profissional mediu a cota de altitude, a cada 100 m, ao longo das 18 trilhas que cortam a Reserva. Utilizei como medida de altitude da parcela o valor correspondente à cota de altitude da trilha no ponto de início da parcela. Como as parcelas seguem uma curva de nível, o valor da altitude é constante em toda extensão da parcela.

A inclinação do terreno na parcela foi representada pela média de cinco medidas feitas a cada 50 m, ao longo da trilha de acesso que divide a parcela ao meio. Utilizei um clinômetro e a medida de inclinação foi feita sobre uma distância de 5 m (2,5 m de cada lado da linha), perpendicular à linha central da parcela.

As amostras de solo foram coletadas em seis pontos ao longo da trilha de acesso da parcela, sendo cada ponto distante 50 m do seguinte. Em cada ponto, uma amostra de solo superficial de 30 cm x 30 cm x 5 cm foi coletada com auxílio de uma pá, após remoção do folhiço e das raízes grandes. As seis coletas individuais foram misturadas, originando uma amostra composta por parcela, da qual 500 g foram coletadas e armazenadas em sacos plásticos para análises posteriores. As amostras de solo foram secas e peneiradas em uma peneira de 2 mm. As análises físicas e químicas de solo foram feitas no Laboratório Temático de Solos do INPA ou no Laboratório de Solos da

EMBRAPA (Empresa Brasileira de Pesquisas Agropecuária – Manaus). Mertens (2004) apresenta uma descrição detalhada das técnicas utilizadas nas análises físicas e químicas dos solos coletados na Reserva Ducke.

2.5. Estimativas de biomassa arbórea viva (árvores e palmeiras) acima do solo

Utilizei uma combinação de diferentes equações alométricas para as estimativas de biomassa arbórea viva acima do solo de indivíduos com DAP \geq 1 cm (Tab. 1). Todas as equações utilizadas para estimar biomassa de árvores foram desenvolvidas a partir de amostras de florestas próximas a Manaus. Para as estimativas de biomassa de palmeiras, utilizei uma equação alométrica desenvolvida a partir de várias espécies de palmeiras que ocorrem na região do alto Rio Negro na Venezuela e Colômbia (Saldarriaga et al., 1988).

Tabela 1 - Equações alométricas utilizadas para estimar a biomassa seca acima do solo (kg ha^{-1}) de árvores e palmeiras. As equações são baseadas no diâmetro à altura do peito (DAP, em cm) e/ou altura (H, em metros).

Formas de vida	Equação alométrica
Árvores	
DAP \geq 1 cm e DAP < 5 cm ^a	Biomassa = $\exp(-1,7689 + 2,3770 \cdot \ln(\text{DAP}))$
DAP \geq 5 cm e DAP < 20 cm ^b	Biomassa = $\exp(-1,754 + 2,665 \cdot \ln(\text{DAP})) \cdot 0,6^d$
DAP \geq 20 cm ^b	Biomassa = $\exp(-0,151 + 2,170 \cdot \ln(\text{DAP})) \cdot 0,6^d$
Palmeiras	
DAP \geq 1 cm ^c	Biomassa = $\exp(-6,3789 - 0,877 \cdot \ln(1/\text{DAP}^2) + 2,151 \cdot \ln(H))$

^aNascimento & Laurance (2002) ^bHiguchi et al. (1998) ^cSaldarriaga et al. (1988)

^dAs equações de Higuchi et al. (1998) fornecem estimativas de biomassa em peso fresco. Uma vez que o peso seco do tronco corresponde à cerca de 60% de seu peso fresco; e o da copa corresponde a 58% de seu peso fresco, o resultado da equação foi multiplicado por 0,6 para ser expresso em peso seco.

A equação alométrica para estimativa de biomassa de palmeiras utiliza além do diâmetro, a altura dos indivíduos. Uma vez que não medi a altura dos indivíduos no campo, defini uma altura padrão espécie-específica, com base na Flórmula de Palmeiras da Reserva Ducke (Henderson & Scariot, 1995). A definição da altura padrão foi feita comparando-se a mediana dos diâmetros amostrados por espécie com o diâmetro e a altura máximos e mínimos

registrados para indivíduos da mesma espécie na Reserva. Por exemplo, se a mediana do diâmetro de determinada espécie coincidiu com o diâmetro mínimo registrado para espécie, considereirei como altura padrão a altura mínima dos indivíduos da espécie. Para indivíduos com diâmetros intermediários, considereirei a altura média registrada para a espécie.

Como a largura da parcela variou de acordo com a classe de diâmetro amostrada, as estimativas de biomassa de cada faixa foram corrigidas para expressar valores em termos de 1 ha.

2.6. *Análise dos dados*

Para resumir os principais gradientes encontrados na estrutura do solo utilizei uma Análise de Componentes Principais (PCA) com as variáveis do solo mineral (porcentagem de argila, porcentagem de silte, pH (H₂O), Ca²⁺, Mg²⁺, Na⁺, P, K⁺, Cu⁺, Zn⁺, Fe²⁺, Al³⁺, Al³⁺ + H⁺ e Mn²⁺) ou do solo total (mesmas variáveis do solo mineral, acrescentando areia, bases trocáveis, capacidade de troca catiônica e os compostos orgânicos), como utilizado por Laurance et al. (1999). A porcentagem de areia não foi incluída no PCA do solo mineral porque não é informativa, uma vez que representa aproximadamente 1 – porcentagem de argila do solo. As análises com solo mineral permitiram avaliar o efeito do solo sem a influência direta da vegetação, uma vez que os compostos orgânicos são derivados em grande parte da vegetação. A escolha das variáveis edáficas para a análise utilizando solo total foi feita com base no estudo de Laurance et al., 1999, para permitir comparação dos resultados. Todas as variáveis utilizadas foram padronizadas pela amplitude para que recebessem aproximadamente o mesmo peso na análise.

Os eixos resultantes do PCA foram relacionados com a biomassa arbórea (biomassa de árvores + palmeiras) e individualmente com a biomassa de palmeiras para verificar se as palmeiras respondem da mesma maneira que as árvores aos gradientes de solo e topografia. As variáveis edáficas e a altitude não foram utilizadas no mesmo modelo porque foram fortemente correlacionadas.

Todas as análises foram realizadas no programa Systat 8 (SPSS Inc., 1998).

3. Resultados

3.1. Topografia e gradientes do solo

As características edáficas e topográficas das parcelas apresentaram grande variação (Tab. 2). As parcelas representaram um gradiente de textura do solo variando de 1,6% a 87,7% no teor de argila. As parcelas localizadas em solos argilosos (mais de 50% de argila) foram mais comuns na bacia leste da Reserva, enquanto que cerca de 60% das parcelas localizadas na bacia oeste apresentaram solos com porcentagem de areia igual ou superior a 50%.

A diferença de altitude entre as parcelas foi de 70 m (mínimo = 39 m s.n.m.; máximo = 109 m s.n.m.), e a altitude (média \pm dp) das parcelas amostradas foi $75,61 \pm 20,08$ m. A inclinação do terreno apresentou grande variação, desde terrenos planos ($0,67^\circ$) até muito íngremes ($27,80^\circ$), com uma inclinação média de $9,98^\circ$ (dp = $7,48^\circ$).

Os primeiros três eixos da Análise de Componentes Principais (PCA) explicaram 67% da variação nas características inorgânicas do solo (solo mineral) (Tab. 3). O primeiro eixo do PCA, correlacionado ($r > 0,6$) com a porcentagem de argila no solo, Al^{+3} , $Al^{3+} + H^+$, Na^+ e K^+ , explicou 34% da variação nos dados originais. O segundo eixo, correlacionado ($r > 0,5$) com os nutrientes P, K^+ , Ca^{+2} , Mg^{+2} e Mn^{+2} , e com pH (H_2O), explicou 25% da variação. O Fe^{+2} apresentou correlação negativa com o eixo 2. O terceiro eixo, correlacionado ($r > 0,7$) apenas com a porcentagem de silte, explicou 8% da variação nos dados originais.

Os primeiros três eixos do PCA, incluindo nitrogênio e carbono e variáveis compostas (bases trocáveis e capacidade de troca catiônica), explicaram 69% da variação das variáveis do solo (Tab. 4). O primeiro eixo, correlacionado ($r > 0,6$) positivamente com a porcentagem de argila no solo, C, N, K^+ , Na^+ , Al^{+3} , $Al^{3+} + H^+$, bases trocáveis e capacidade de troca catiônica, explicou 43% da variação encontrada. A porcentagem de areia no solo foi negativamente correlacionada com a variação do eixo 1 ($r = -0,84$). O segundo eixo, correlacionado ($r > 0,4$) com $pH_{(H_2O)}$, P, Ca^{2+} , Mg^{2+} , Mn^{2+} , Fe^{2+} e Zn^{2+} contribuiu com 20% da variação. O terceiro eixo, correlacionado ($r > 0,5$) com Cu^+ e a porcentagem de silte, contribuiu com 6% da variação no solo.

Tabela 2- Variação encontrada nas características edáficas (solo superficial) e na topografia das 72 parcelas permanentes instaladas na Reserva Florestal Adolpho Ducke.

	No. de parcelas	Mínimo	Máximo	Média	Desvio Padrão
Topografia					
Inclinação (°)	72	0,67	27,80	9,98	7,48
Altitude (s.n.m.)	72	39,00	109,00	75,61	20,08
Textura do solo					
Argila (%)	72	1,62	87,74	47,44	33,32
Silte (%)	72	0,29	14,15	3,37	1,99
Areia (%)	72	8,00	98,09	49,15	33,84
Acidez					
pH _(H2O)	72	3,45	4,87	4,04	0,27
pH _{KCl}	67	2,73	3,95	3,54	0,25
Carbono					
Carbono orgânico (g/kg)	72	7,31	73,03	28,21	12,27
Matéria orgânica (g/kg)	27	19,46	86,00	52,29	17,14
Nutrientes Primários					
N (g/kg)	72	0,52	3,16	1,79	0,71
P (mg/dm ³)	72	1,00	12,00	3,21	2,28
K (mg/dm ³)	72	12,00	52,00	24,64	7,89
Nutrientes Secundários					
Ca ²⁺ (c.mol/dm ³)	72	0,01	0,25	0,05	0,04
Mg ²⁺ (c.mol/dm ³)	72	0,01	0,12	0,05	0,03
Na ²⁺ (mg/dm ³)	72	5,00	24,00	11,96	3,85
Micronutrientes					
Cu ⁺ (mg/dm ³)	72	0,00	0,40	0,15	0,12
Fe ²⁺ (mg/dm ³)	72	6,00	449,00	164,07	104,45
Mn ²⁺ (mg/dm ³)	72	0,10	1,90	0,76	0,44
Zn ²⁺ (mg/dm ³)	72	0,23	2,94	0,52	0,34
Outros ions					
Al ³⁺ (c.mol/dm ³)	72	0,56	2,88	1,68	0,52
Al ³⁺ + H ⁺ (c.mol/dm ³)	72	5,06	15,11	9,42	2,37
Cátions					
Bases trocáveis ¹	72	25,23	111,26	52,87	18,22
Capacidade de troca catiônica ²	72	90,09	338,95	204,22	55,65

¹Bases trocáveis (cmol_c kg⁻¹ solo) = somatório de Ca²⁺ + K⁺ + Mg²⁺ + Na⁺

²Capacidade de troca catiônica (cmol_c kg⁻¹ solo) = somatório de Ca²⁺ + K⁺ + Mg²⁺ + Na⁺ + Al³⁺ + H⁺

Tabela 3- Correlações das variáveis do solo superficial (0-5 cm) com cada um dos três primeiros eixos resultantes da Análise de Componentes Principais que descreve o gradiente do solo mineral. As amostras foram coletadas em 72 parcelas permanentes na Reserva Florestal Adolpho Ducke.

Variáveis do solo	Eixo 1	Eixo 2	Eixo 3
%Argila	0,83	-0,32	0,09
%Silte	0,29	-0,12	-0,78
pH _(H2O)	-0,54	0,59	0,07
P	-0,27	0,56	-0,52
K ⁺	0,66	0,65	-0,10
Ca ²⁺	0,28	0,70	-0,12
Mg ²⁺	0,44	0,76 *	0,15
Na ⁺	0,80	0,07	-0,11
Cu ⁺	0,38	-0,14	0,09
Fe ²⁺	0,55	-0,56	-0,08
Mn ²⁺	0,42	0,57	0,32
Zn ²⁺	0,01	0,48	0,04
Al ³⁺	0,91	-0,25	0,01
Al ³⁺ + H ⁺	0,92	0,11	0,04

Tabela 4- Correlações das variáveis do solo superficial (0-5 cm) com cada um dos três primeiros eixos resultantes da Análise de Componentes Principais que descreve o gradiente do solo total. As amostras foram coletadas em 72 parcelas permanentes na Reserva Florestal Adolpho Ducke.

Variáveis do solo	Eixo 1	Eixo 2	Eixo 3
Argila	0,84	-0,41	-0,20
Silte	0,25	-0,15	0,60
Areia	-0,84	0,41	0,16
pH _(H₂O)	-0,45	0,62	-0,29
C	0,69	0,16	-0,34
N	0,94	-0,04	-0,17
P	-0,24	0,60	0,38
K ⁺	0,72	0,60	0,02
Ca ²⁺	0,34	0,68	0,18
Mg ²⁺	0,51	0,71	-0,07
Na ⁺	0,81	0,02	-0,03
Cu ⁺	0,30	-0,17	0,55
Fe ²⁺	0,48	-0,59	0,13
Mn ²⁺	0,44	0,50	0,07
Zn ²⁺	0,04	0,45	-0,04
Al ³⁺	0,88	-0,34	0,08
Al ³⁺ + H ⁺	0,91	0,03	0,04
Bases	0,71	0,66	0,06
CTC	0,96	-0,07	0,09

Os primeiros eixos de ambos PCAs (solo mineral e solo total) apresentaram correlação com a altitude ($r = 0,76$ e $r = 0,79$ respectivamente), indicando que a porcentagem de argila no solo, as concentrações de alumínio, sódio e potássio e os compostos orgânicos (carbono e nitrogênio) no solo acompanharam o gradiente altitudinal. Todos os eixos do PCA, tanto utilizando solo mineral como solo total, foram independentes da inclinação do terreno ($r < 0,18$ em todos os casos). A inclinação do terreno (IC) apresentou uma relação parabólica com a porcentagem de areia (PA) no solo (Fig. 1). Uma aparente relação linear entre PA e IC ($PA = 37,41 + 1,18 IC$, $r^2 = 0,07$, $F_{1,70} = 5,08$, $P = 0,03$) é um artefato decorrente da desigualdade no número de amostras nos extremos do gradiente de areia no solo. Áreas muito ou pouco arenosas foram encontradas em terrenos pouco inclinados.

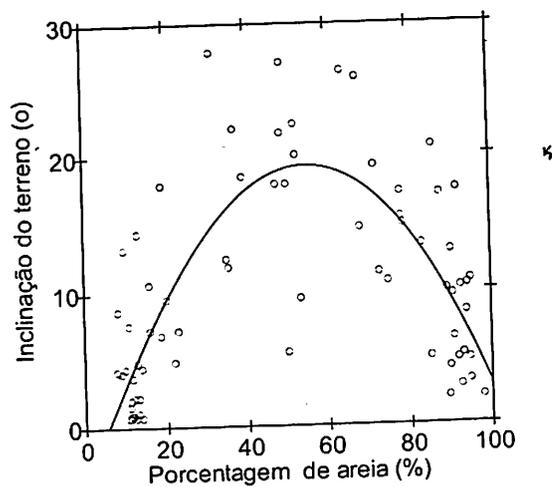


Figura 1- Relação entre a porcentagem de areia no solo e a inclinação do terreno.

3.2. Estimativas de biomassa arbórea viva acima do solo

A biomassa média de árvores (sem palmeiras) por parcela foi 319,9 Mg/ha (dp = 45,3), variando de 196,2 Mg/ha a 419,5 Mg/ha (Tab. 5). A maioria das parcelas apresentou valores de biomassa de árvores entre 300 e 350 Mg/ha (Fig. 2).

Tabela 5- Estimativas de biomassa arbórea viva (árvores e palmeiras) e área no chão de cada uma das 72 parcelas permanentes instaladas na Reserva Ducke. Todas as estimativas de biomassa foram corrigidas para uma área de 1 hectare no chão.

Código da parcela	Área no chão (hectare)	Árvores (Mg/ha)	Palmeiras (Mg/ha)	Total (Mg/ha)
LO2T0	1,00	196,2	19,1	215,3
LO9T500	1,05	218,3	2,2	220,5
LO2T4500	1,11	242,7	1,1	243,8
LO4T1500	1,02	241,6	9,5	251,1
LO6T7500	1,08	254,9	1,3	256,2
LO6T500	1,12	259,2	0,2	259,3
LO1T7500	1,04	267,3	0,2	267,6
LO8T6500	1,03	266,6	1,1	267,7
LO5T7500	1,05	270,5	3,5	274,1
LO6T5500	1,13	275,0	0,4	275,4
LO7T7500	1,12	276,4	0,4	276,9
LO9T4500	1,05	279,6	0,8	280,4
LO9T6500	1,00	279,6	2,3	281,9
LO5T5500	1,00	288,0	0,9	288,9
LO7T2500	1,03	289,2	1,0	290,1
LO3T7500	1,00	291,5	0,8	292,3
LO4T6500	1,02	292,5	0,9	293,4
LO6T1500	1,07	291,9	2,4	294,2
LO2T6500	1,02	296,4	0,1	296,5
LO8T7500	1,00	295,4	1,2	296,6
LO7T4500	1,00	297,0	0,3	297,4
LO3T1500	1,01	298,9	0,3	299,2
LO2T2000	1,05	299,1	0,3	299,4
LO7T500	1,03	300,1	0,4	300,4
LO9T5500	1,03	299,0	1,7	300,7
LO8T5500	1,00	300,6	1,3	301,9
LO8T500	1,00	294,2	8,7	302,9
LO6T2500	1,00	295,2	8,4	303,5
LO3T3500	1,02	296,8	12,6	309,4
LO4T3500	1,00	308,8	0,8	309,7
LO1T5500	1,06	309,6	0,4	310,0
LO3T500	1,02	309,9	0,7	310,6
LO9T7500	1,00	311,1	1,7	312,8
LO7T1500	1,05	310,9	2,2	313,1
LO1T0	1,08	313,5	0,5	314,0

Tabela 5- Continuação.

Código da parcela	Área no chão (hectare)	Árvores (Mg/ha)	Palmeiras (Mg/ha)	Total (Mg/ha)
LO2T3000	1,05	314,6	0,1	314,7
LO3T2500	1,02	314,9	0,1	314,9
LO7T5500	1,00	321,7	0,1	321,8
LO1T6500	1,06	322,6	0,7	323,3
LO3T5500	1,08	324,0	0,4	324,4
LO6T4500	1,03	324,0	0,6	324,6
LO5T1500	1,02	325,3	2,8	328,1
LO6T6500	1,05	329,0	0,6	329,6
LO3T6500	1,01	329,5	3,6	333,0
LO4T500	1,00	336,0	0,1	336,1
LO4T2500	1,01	334,8	1,7	336,5
LO2T7500	1,01	337,7	0,5	338,2
LO8T3500	1,00	335,6	4,0	339,5
LO5T3500	1,00	340,5	0,7	341,2
LO4T7500	1,00	347,7	0,03	347,7
LO6T3500	1,01	346,9	1,0	347,9
LO7T6500	1,01	347,5	0,7	348,2
LO5T2500	1,01	347,9	0,6	348,5
LO8T2500	1,02	352,0	2,5	349,5
LO4T4500	1,00	349,9	0,5	350,4
LO9T2500	1,01	350,8	0,3	351,0
LO4T5500	1,00	351,4	1,0	352,4
LO5T4500	1,00	352,6	0,1	352,7
LO5T500	1,00	347,7	9,8	357,5
LO1T1000	1,00	365,7	1,1	366,8
LO2T5500	1,00	368,3	0,1	368,4
LO8T1500	1,00	369,5	1,3	370,8
LO9T1500	1,02	370,2	1,0	371,2
LO5T6500	1,00	378,6	0,4	379,0
LO7T3500	1,00	381,3	0,5	381,8
LO8T4500	1,00	379,8	2,2	382,0
LO1T4000	1,01	387,1	0,03	387,2
LO3T4500	1,01	394,6	0,2	394,8
LO1T2000	1,00	395,4	1,2	396,6
LO2T1000	1,03	412,2	1,0	413,1
LO1T3000	1,00	418,9	2,4	421,2
LO9T3500	1,00	419,5	1,7	421,3

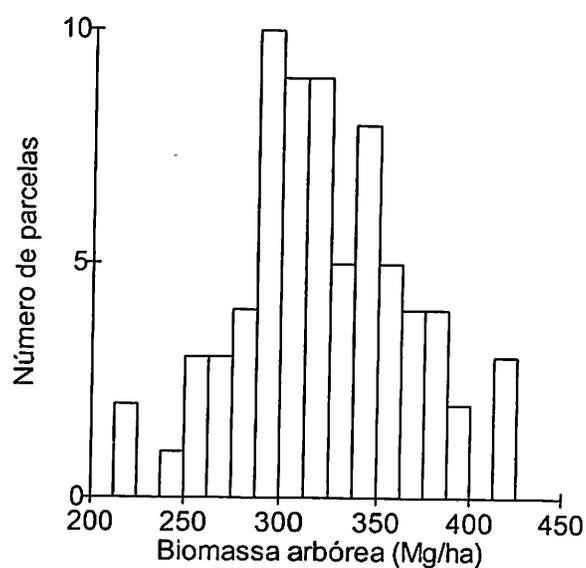


Figura 2 – Distribuição de freqüência da biomassa arbórea total em 72 parcelas 1-ha na Reserva Florestal Adolpho Ducke.

Árvores com DAP entre 20 e 40 cm contribuíram com 36,26% da estimativa de biomassa de árvores por parcela (Tab. 6). A classe de DAP < 10 cm concentrou a maior parte dos indivíduos, mas representou apenas 8,4% da biomassa total de árvores. Árvores emergentes (DAP \geq 70 cm, *senso* Clark & Clark 1996) ocorreram em baixa densidade (aproximadamente 4 indivíduos/ha) e representaram cerca de 12% da biomassa total de árvores por parcela. Em toda a área amostrada, somente 6 parcelas apresentaram árvores gigantes (DAP \geq 150 cm, *senso* Laurance 2002), apresentando 1 indivíduo/parcela com uma única exceção. Quando presente, um único indivíduo deste porte, em média, representou 14% da biomassa por parcela (47,6 Mg/ha; dp = \pm 12,9 Mg/ha, com base em 7 indivíduos com DAP entre 156 e 216,2 cm).

Tabela 6- Contribuição de cada classe diamétrica para as estimativas de biomassa de árvores por hectare na Reserva Florestal Adolpho Ducke.

Classes de DAP (cm)	Biomassa (Mg/ha)	No. Indivíduos/ha	% Biomassa (Mg/ha)
≥1<10	27,6 ± 6,2	4193,5 ± 1007,4	8,9 ± 2,6
≥10<20	45,4 ± 6,7	358,2 ± 54,8	14,5 ± 2,9
≥20<30	62,5 ± 12,3	117,6 ± 22,1	19,7 ± 4,0
≥30<40	56,8 ± 10,2	50,3 ± 8,2	17,8 ± 2,8
≥40<50	45,0 ± 11,4	23,2 ± 5,9	14,0 ± 2,9
≥50<60	31,6 ± 12,1	10,5 ± 3,9	9,8 ± 3,2
≥60<70	19,5 ± 10,8	4,5 ± 2,5	5,9 ± 3,1
≥70	40,5 ± 25,9	4,5 ± 2,7	12,2 ± 6,9

A biomassa média de palmeiras por parcela foi 1,9 Mg/ha (dp = ±3,2), variando de 0,03 Mg/ha a 19,1 Mg/ha. A maioria das parcelas (69%) apresentou valores de biomassa de palmeiras inferior a 2 Mg/ha (Tab. 5). Aproximadamente 3% dos indivíduos de cada parcela eram palmeiras, representando (média ± dp) 146,4 ± 86,2 indivíduos com DAP > 1 cm por hectare. No entanto, essa contribuição variou de 0,1 a 19,5 % dos indivíduos. A maior parte dos indivíduos apresentou DAP inferior a 20 cm, mas indivíduos de *Mauritia flexuosa* (buriti) atingiram DAP > 50 cm.

A biomassa arbórea total (árvores e palmeiras) por parcela (média ± dp) foi 321,8 ± 44,3 Mg/ha, variando de 215,3 Mg/ha a 421,3 Mg/ha (Tab. 5). A biomassa de árvores apresentou forte relação com a biomassa arbórea total ($r = 0,99$) (Fig. 3). A biomassa de palmeiras representou, em média, menos de 1% da biomassa arbórea total por parcela. No entanto, em uma parcela a biomassa de palmeiras contribuiu com aproximadamente 9% da biomassa arbórea total.

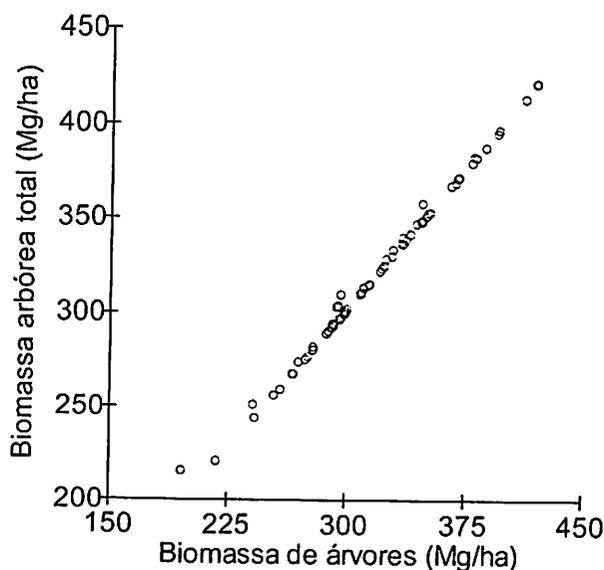


Figura 3- Relação entre as estimativas de biomassa de árvores (sem palmeiras) e as estimativas de biomassa arbórea total (árvores + palmeiras) para cada uma das 72 parcelas 1-ha instaladas na Reserva Florestal Adolpho Ducke.

✧

3.3. Relações entre biomassa arbórea viva acima do solo, variáveis edáficas e topografia

3.3.1. Biomassa arbórea total (árvores e palmeiras)

Regressões múltiplas foram utilizadas para relacionar os eixos do PCA (eixos 1, 2, 3) do solo mineral ou do solo total e a inclinação do terreno com a biomassa arbórea total. O gradiente do solo (representado pelos eixos do PCA com solo mineral ou total) e a inclinação do terreno explicaram cerca de 30% da variação espacial na biomassa arbórea total (Tab. 7). A adição dos compostos orgânicos às análises explicou apenas 1% a mais da variação na biomassa arbórea. A biomassa arbórea total foi positivamente relacionada com o eixo 1 do PCA solo mineral ($t = 2,92$; $P = 0,005$) ou eixo 1 do PCA solo total ($t = 3,10$; $P = 0,003$) e negativamente relacionada à inclinação do terreno ($t = -3,24$, $P = 0,002$; $t = -2,99$, $P = 0,004$, respectivamente) (Fig. 4).

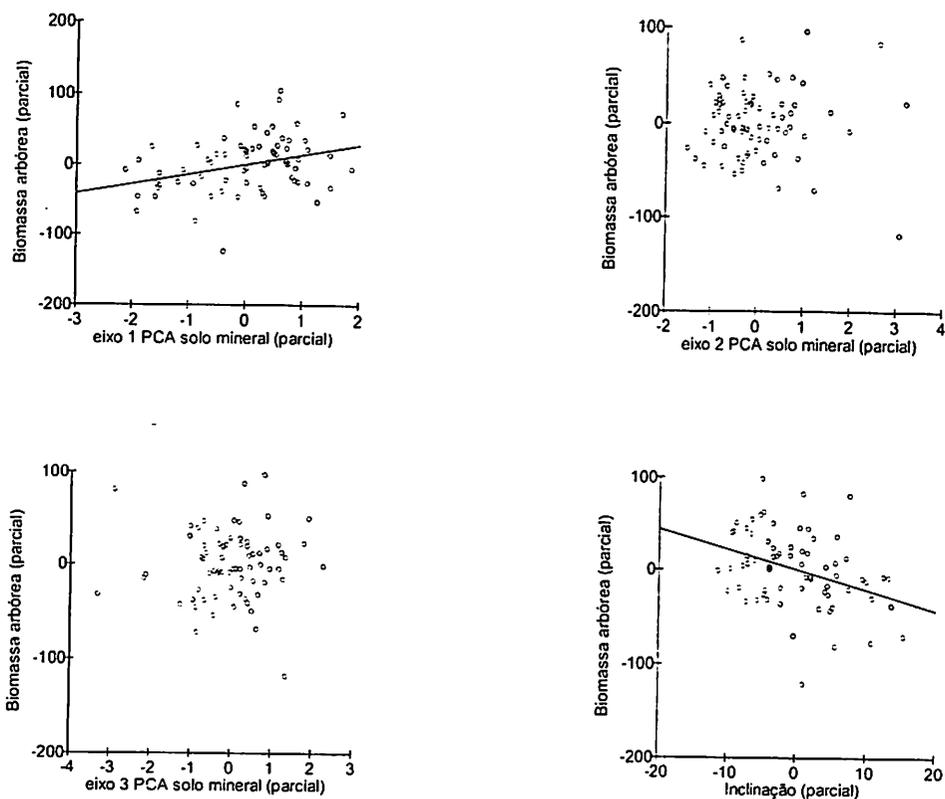


Figura 4 – Relações parciais entre a biomassa arbórea total (árvores e palmeiras) e os três eixos do PCA, representando o solo mineral, e a inclinação do terreno.

Em todas as análises, a parcela com a menor estimativa de biomassa da amostra foi um "outlier". Esta parcela estava às margens de um igarapé de segunda ordem, caracterizando-se por solos mal drenados sujeitos a inundação temporária, onde predominam palmeiras de grande porte. Excluindo esta parcela, a inclinação e o solo mineral explicaram 38% da variação na biomassa arbórea total ($F_{4,66} = 10,07$, $P < 0,001$), enquanto que a inclinação e o solo total explicaram 40% da variação na biomassa arbórea total ($F_{4,66} = 11,24$, $P < 0,001$). Somente o eixo 1 do PCA solo mineral ($t = 3,00$; $P = 0,004$) e a inclinação ($t = -3,49$; $P = 0,001$) ou o eixo 1 PCA solo total ($t = 3,43$; $P = 0,001$) e a inclinação ($t = -3,21$; $P = 0,002$) contribuíram significativamente para a variação na biomassa arbórea total.

Tabela 7- Resultados das regressões múltiplas relacionando a biomassa arbórea total ou a biomassa de palmeiras com características do solo (eixos 1, 2 e 3 do PCA) e topografia (inclinação – INCL e altitude – ALT) para as duas áreas utilizadas nas estimativas de biomassa (AC = área no chão e AH = área da parcela em projeção horizontal). Os valores referem-se ao coeficiente b padronizado de cada variável independente utilizada nas regressões. O coeficiente b representa a magnitude do efeito das variáveis independentes sobre as estimativas de biomassa. As variáveis que contribuíram significativamente ($P \leq 0,005$) para a variação na biomassa de árvores e palmeiras em cada um dos modelos testados estão destacadas em negrito.

Componentes da Biomassa	b-Solo Mineral			b-Solo com compostos orgânicos			b-Topografia		R ²	P	Área
	PCA1	PCA2	PCA3	PCA1	PCA2	PCA3	INCL	ALT			
Árvores (com palmeiras)	0,312	0,002	0,024	-	-	-	-0,371	-	0,301	< 0,001	AC
	0,353	0,000	0,025	-	-	-	-0,185	-	0,196	0,005	AH
	-	-	-	0,334	-0,018	-0,061	-0,344	-	0,313	< 0,001	AC
	-	-	-	0,378	-0,022	-0,071	-0,154	-	0,212	0,003	AH
	-	-	-	-	-	-	-0,357	0,296*	0,288	< 0,001	AC
	-	-	-	-	-	-	-0,168	0,337	0,181	0,001	AH
	-	-	-	-	-	-	-0,041	-	0,502	< 0,001	AC
Palmeiras	-0,262	0,642	-0,092	-	-	-	-0,033	-	0,50	< 0,001	AH
	-0,263	0,642	-0,092	-	-	-	-0,048	-	0,484	< 0,001	AC
	-	-	-	-0,198	0,655	-0,027	-0,048	-	0,484	< 0,001	AC
	-	-	-	-0,199**	0,655	-0,027	-0,040	-	0,481	< 0,001	AH
	-	-	-	-	-	-	-0,312*	-0,400	0,171	0,001***	AC
	-	-	-	-	-	-	-0,304	-0,401	0,169	0,001***	AH
	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-

* $P \leq 0,009$; ** $P \leq 0,05$; *** P obtido a partir de um teste de randomização (RT versão 2.1, 1997)

O modelo utilizando somente as variáveis topográficas (altitude e inclinação) explicou 29% da variação encontrada nas estimativas de biomassa arbórea total (Tab. 7). A biomassa arbórea tendeu a ser maior com o aumento da altitude ($t = 2,734$; $P = 0,008$) e decresceu com o aumento da inclinação ($t = -3,300$; $P = 0,002$) (Fig. 5). Com a exclusão do "outlier" o modelo explicou 33% da variação nas estimativas de biomassa ($F_{2,68} = 16,76$; $P < 0,001$), com efeitos significativos da inclinação ($t = -4,03$, $P < 0,001$) e da altitude ($t = 2,43$; $P = 0,018$).

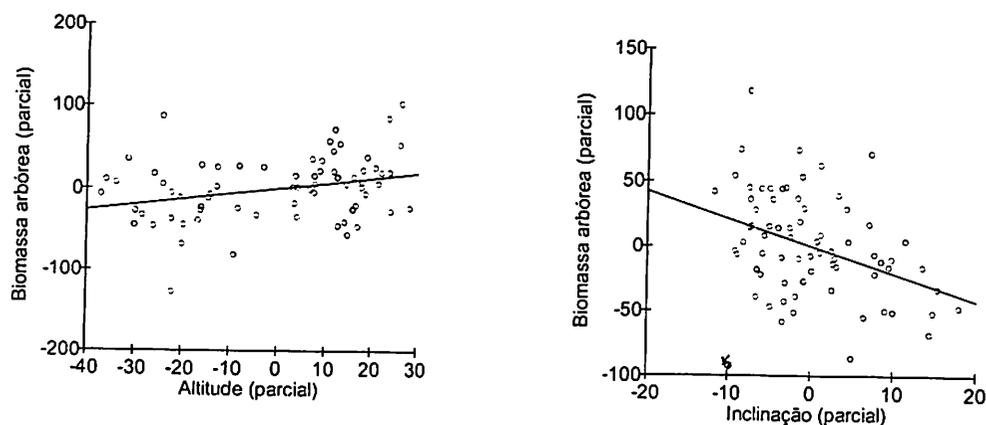


Figura 5 – Relações parciais entre biomassa arbórea total e a topografia (altitude e inclinação).

As estimativas de biomassa de árvores (sem palmeiras) por classe diamétrica apresentaram respostas diferenciadas ao solo e à inclinação (Tab.8). De modo geral, somente a biomassa de árvores com diâmetro superior a 30 cm foi afetada pelo solo e pela topografia. A inclinação foi negativamente relacionada à biomassa de árvores com $DAP \geq 30$ cm, tendo um efeito muito forte na classe de diâmetro ≥ 70 cm (Tab.8). No entanto, a inclinação foi positivamente relacionada à biomassa de árvores com $1 \text{ cm} \leq DAP < 10$ cm ($t = 2,41$, $P = 0,019$ para o modelo com solo mineral, e $t = 2,28$, $P = 0,026$, para o modelo com solo total). O solo e a inclinação afetaram particularmente a classe de $40 \text{ cm} \leq DAP < 50$ cm. O eixo 1 do PCA solo mineral ($t = 3,00$, $P = 0,004$)

ou do solo total ($t = 3,18$, $P = 0,002$) e a inclinação ($t = -2,51$, $P = 0,014$; $t = -2,26$, $P = 0,027$, respectivamente) explicaram mais de 20% da variação encontrada nas estimativas de biomassa desta classe (Tab. 8).

O modelo utilizando somente as variáveis topográficas (altitude e inclinação) não foi um bom preditor da biomassa de árvores com diâmetro inferior a 30 cm ($R^2 = 0,05$, $F_{2,69} = 1,83$, $P = 0,168$), mas foi capaz de explicar 28% da variação na biomassa de árvores com diâmetro superior a 30 cm ($F_{2,69} = 13,65$, $P < 0,001$) (Tab. 8). A biomassa de árvores com $40 \text{ cm} \leq \text{DAP} < 50 \text{ cm}$ foi a classe mais afetada pela topografia. A altitude ($t = 3,70$, $P < 0,001$) e a inclinação ($t = -2,07$, $P = 0,042$) explicaram 28% da variação nas estimativas de biomassa das árvores desta classe ($F_{2,69} = 13,17$, $P < 0,001$) (Tab. 8).

De modo geral, nas análises utilizando as estimativas de biomassa para a área da parcela em projeção horizontal o efeito da inclinação do terreno nas estimativas de biomassa deixou de ser significativo. A biomassa arbórea total foi relacionada somente com o eixo 1 do PCA solo mineral ($t = 3,08$; $P = 0,003$) ou eixo 1 do PCA solo total ($t = 3,27$; $P = 0,002$) (Tab. 7). Na ausência do "outlier", a inclinação e o solo mineral explicaram 26% da variação na biomassa arbórea total ($F_{4,66} = 5,71$, $P = 0,001$), enquanto que a inclinação e o solo total explicaram 29% da variação na biomassa arbórea total ($F_{4,66} = 6,77$, $P < 0,001$). Somente o eixo 1 do PCA solo mineral ($t = 3,16$; $P = 0,002$) ou o eixo 1 PCA solo total ($t = 3,60$; $P = 0,001$) contribuíram significativamente para a variação na biomassa arbórea total.

O modelo utilizando apenas as variáveis topográficas explicou 18% da variação encontrada nas estimativas de biomassa arbórea total, quando considerei a área da parcela em projeção horizontal (Tab. 7). A biomassa arbórea foi relacionada somente com a altitude ($t = 2,91$; $P = 0,005$). Com a exclusão do "outlier", o modelo explicou 20% da variação nas estimativas de biomassa ($F_{2,68} = 8,56$; $P < 0,001$), com efeitos significativos da altitude ($t = 2,61$; $P = 0,011$) e da inclinação ($t = -2,05$; $P = 0,044$).

Tabela 8 - Resultados das regressões múltiplas relacionando biomassa de árvores de diferentes classes de diâmetro com o solo (representado pelo eixo 1 do PCA solo mineral ou solo total) e a inclinação ou com a topografia (inclinação e altitude). As análises foram feitas para estimativas baseadas em hectares no chão (AC) ou em projeção horizontal (AH). Os valores referem-se ao coeficiente parcial padronizado de cada variável independente. As variáveis que contribuíram significativamente para a variação na biomassa de árvores de cada classe, em cada um dos modelos testados, estão destacadas em negrito.

Classes de diâmetro (cm)	PCA1 solo mineral	PCA1 solo total	Inclinação	Altitude	R ²	P	Área
≥1<10	0,173	-	0,288*	-	0,086	0,045	AC
	0,177	-	0,414**	-	0,16	0,002	AH
	-	0,117	0,279*	-	0,070	0,081	AC
	-	0,125	0,406**	-	0,15	0,004	AH
	-	-	0,284*	0,125	0,072	0,076	AC
	-	-	0,410**	0,131	0,15	0,004	AH
≥10<20	0,146	-	0,053	-	0,020	0,498	AC
	0,156	-	0,254*	-	0,07	0,090	AH
	-	0,121	0,052	-	0,013	0,632	AC
	-	0,133	0,255*	-	0,06	0,116	AH
	-	-	0,104	0,265*	0,062	0,109	AC
	-	-	0,305*	0,270*	0,11	0,018	AH
≥20<30	0,028	-	0,117	-	0,013	0,643	AC
	0,041	-	0,265*	-	0,07	0,094	AH
	-	0,007	0,112	-	0,012	0,658	AC
	-	0,021	0,261*	-	0,07	0,098	AH
	-	-	0,288*	0,099	0,073	0,073	AC
	-	-	0,288*	0,099	0,073	0,073	AH
≥30<40	0,137	-	-0,260*	-	0,105	0,021	AC
	0,154	-	-0,097	-	0,04	0,233	AH
	-	0,147	-0,249*	-	0,107	0,020	AC
	-	0,167	-0,084	-	0,04	0,211	AH
	-	-	-0,237	0,174	0,115	0,015	AC
	-	-	-0,073	0,192	0,05	0,160	AH
≥40<50	0,329**	-	-0,275*	-	0,233	< 0,001	AC
	0,350**	-	-0,179	-	0,188	0,001	AH
	-	0,352**	-0,250*	-	0,244	< 0,001	AC
	-	0,374**	-0,152	-	0,20	< 0,001	AH
	-	-	-0,226*	0,403**	0,276	< 0,001	AC
	-	-	-0,127	0,425**	0,23	< 0,001	AH
≥50<60	0,312**	-	-0,118	-	0,131	0,008	AC

Tabela 8. Continuação

Classes de diâmetro (cm)	PCA1 solo mineral	PCA1 solo total	Inclinação	Altitude	R ²	P	Área
≥50<60	0,318**	-	-0,050	-	0,112	0,017	AH
	-	0,324**	-0,097	-	0,135	0,007	AC
	-	0,330**	-0,028	-	0,12	0,014	AH
	-	-	-0,120	0,240	0,092	0,036	AC
	-	-	-0,051	0,247*	0,07	0,075	AH
≥60<70	0,218	-	-0,264*	-	0,148	0,004	AC
	0,218	-	-0,229*	-	0,13	0,009	AH
	-	0,252*	-0,241*	-	0,161	0,002	AC
	-	0,253*	-0,205	-	0,14	0,005	AH
	-	-	-0,281*	0,121	0,117	0,014	AC
	-	-	-0,246*	0,121	0,096	0,031	AH
≥70	0,067	-	-0,335**	-	0,129	0,009	AC
	0,066	-	-0,310*	-	0,11	0,017	AH
	-	0,090	-0,324**	-	0,132	0,008	AC
	-	0,088	-0,299*	-	0,11	0,015	AH
	-	-	-0,345**	0,024	0,125	0,010	AC
	-	-	-0,320**	0,023	0,11	0,020	AH
	-	-	-	-	-	-	-

* P < 0,05; ** P < 0,01

As relações entre as estimativas de biomassa de árvores (sem palmeiras) por classe diamétrica, e o solo e a topografia também foram alteradas quando foi considerada a área da parcela em projeção horizontal. Árvores com diâmetro inferior a 30 cm foram afetadas positivamente pela inclinação do terreno, mas não foram afetadas pelo gradiente do solo (Tab. 8). Por outro lado, árvores com DAP entre 40 e 60 cm não foram afetadas pela inclinação do terreno, mas foram afetadas positivamente pelo eixo 1 do PCA com solo total ou mineral (Tab. 8). A classe de árvores com DAP entre 30-40 cm não foi afetada pelo solo mineral, pelo solo total ou pela topografia. A biomassa de árvores com DAP entre 60-70 cm foi relacionada positivamente com o eixo 1 do PCA solo total ($t = 2,14$; $P = 0,002$), sugerindo uma associação de indivíduos deste porte com solos mais ricos em compostos orgânicos. Árvores emergentes (DAP ≥ 70 cm) não foram afetadas pelo solo mineral ou total, mas responderam negativamente ao aumento da inclinação do terreno ($t = -2,63$; $P = 0,011$, para o modelo com solo mineral e $t = -2,49$; $P = 0,015$, para o modelo com solo total).

O efeito das variáveis topográficas (altitude e inclinação) foi dependente da classe de DAP analisada. A topografia explicou 14% da variação na biomassa de árvores com diâmetro inferior a 30 cm ($F_{2,69} = 5,756$; $P = 0,005$). A biomassa de árvores com DAP < 30 cm foi relacionada positivamente com a inclinação ($t = 3,36$; $P = 0,001$), mas não foi afetada pelas variações de altitude ($t = 1,59$; $P = 0,118$) (Tab. 8). A altitude ($t = 2,30$; $P = 0,024$) e a inclinação ($t = -2,72$; $P = 0,008$) explicaram 22% da variação nas estimativas de biomassa das árvores com diâmetro superior a 30 cm ($F_{2,69} = 9,66$; $P < 0,001$) (Tab. 8).

3.3.2. Palmeiras

Regressões múltiplas foram utilizadas para relacionar os eixos do PCA (eixo 1, eixo 2, eixo 3) do solo mineral ou do solo total e a inclinação do terreno na biomassa de palmeiras. O solo mineral (eixos 1, 2 e 3 do PCA) e a inclinação do terreno explicaram 50% da variação na biomassa (Tab. 7). Somente os eixos 1 ($t = -2,91$, $P = 0,005$) e 2 ($t = 6,98$, $P < 0,001$) do PCA do solo mineral contribuíram significativamente para o modelo (Fig. 6). A regressão múltipla incluindo o PCA baseado no solo total, em substituição ao PCA do solo mineral, explicou 48% da variação na biomassa de palmeiras. Somente os eixos 1 ($t = -2,12$, $P = 0,038$) e 2 ($t = 7,10$, $P < 0,001$) contribuíram significativamente para a variação na biomassa.

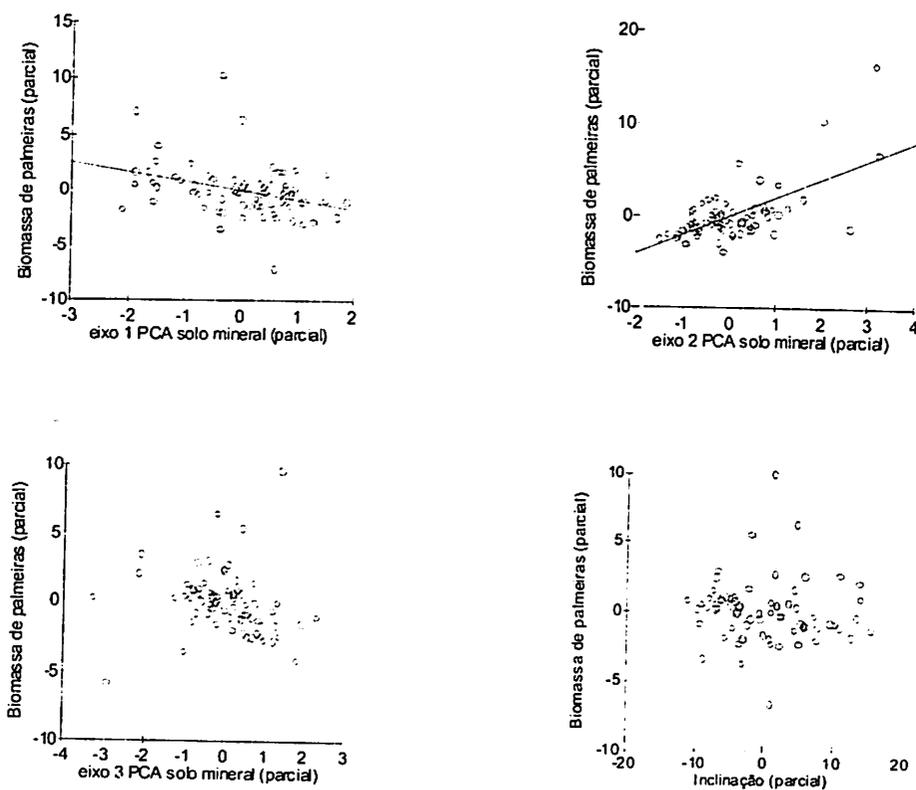


Figura 6- Relações parciais entre a biomassa de palmeiras e os três eixos do PCA, representando o solo mineral, e a inclinação do terreno.

Em todas as análises, a parcela com a maior biomassa de palmeiras da amostragem (19,1 Mg/ha) foi um "outlier". Esta parcela apresentou um número elevado de indivíduos (105) com DAP acima de 10 cm, representados principalmente por espécies de dossel ou sub-dossel como *Mauritia flexuosa* e *Oenocarpus bataua*. Na ausência do "outlier", a inclinação e o solo mineral explicaram 45% da variação na biomassa de palmeiras ($F_{4,66} = 13,44$; $P < 0,001$), enquanto a inclinação e o solo total explicaram 48% da variação na biomassa de palmeiras ($F_{4,66} = 15,69$; $P < 0,001$). Os 3 eixos do PCA usando solo mineral apresentaram efeito significativo na biomassa de palmeiras (eixo 1: $t = -3,27$, $P = 0,002$; eixo 2: $t = 5,47$, $P < 0,001$ e eixo 3: $t = -2,36$, $P = 0,021$). No entanto, sem o "outlier", somente os eixos 1 ($t = -2,54$; $P = 0,013$) e 2 ($t = 5,60$; $P < 0,001$) do solo total apresentaram efeito significativo na biomassa de palmeiras.

O modelo utilizando somente as variáveis topográficas (altitude e inclinação) explicou 17% da variação encontrada nas estimativas de biomassa de palmeiras (teste de randomização; $P = 0,001$). A biomassa de palmeiras foi negativamente relacionada à altitude ($t = -3,43$; $P = 0,001$) e à inclinação ($t = -2,67$; $P = 0,009$) (Fig. 7).

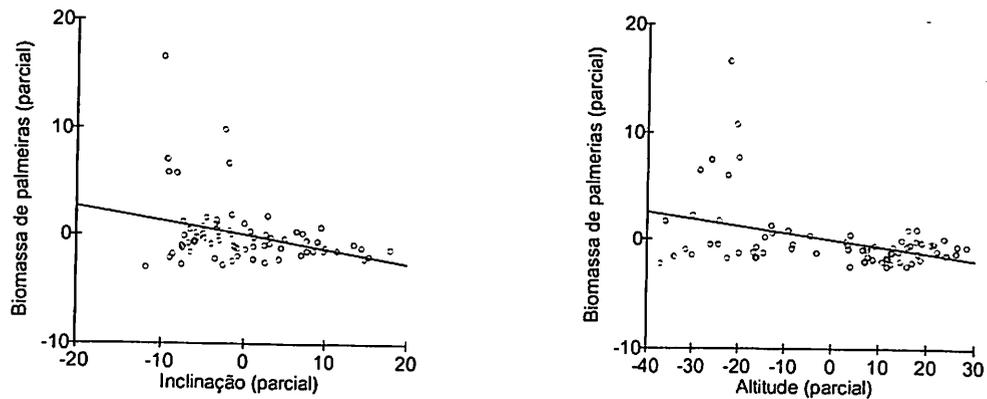


Figura 7- Relações parciais entre a biomassa de palmeiras e a topografia (altitude e inclinação).

Nas análises utilizando as estimativas de biomassa de palmeiras para a área da parcela em projeção horizontal, todas as relações encontradas foram muito semelhantes às encontradas utilizando-se a área no chão (Tab. 7).

4. Discussão

4.1. Estimativas de biomassa arbórea na Reserva Ducke no contexto local e regional

As estimativas de biomassa arbórea na Reserva Ducke variaram de 215 – 421 Mg/ha (este estudo). Áreas próximas a Manaus, administradas pelo Projeto Dinâmica Biológica de Fragmentos Florestais, apresentaram valores entre 231- 492 Mg/ha (Laurance et al., 1999). Ambos os trabalhos encontraram cerca de 50% de variação entre os valores extremos de biomassa calculados, revelando uma distribuição heterogênea da biomassa arbórea ao longo da paisagem nas florestas de terra-firme na Amazônia Central.

Os dois estudos realizados em grande escala espacial na Amazônia Central (este estudo e de Laurance et al., 1999) obtiveram estimativas de biomassa viva acima do solo muito semelhantes, utilizando metodologias bem diferentes. Laurance et al. (1999) utilizaram parcelas quadradas de 1 ha, enquanto neste estudo utilizei parcelas compridas e estreitas. Alguns autores recomendam o uso de transecto nos inventários florestais para evitar uma amostragem tendenciosa; por serem longos e estreitos a maior parte da área a ser inventariada não pode ser vista do início do transecto (Brown et al., 1995). Na Costa Rica, um estudo comparando diferentes delineamentos (parcelas circulares x parcelas quadradas) para estimativas de biomassa viva acima do solo e área basal obteve 10-16% de diferença, provavelmente relacionada com os protocolos de medições das árvores e não à forma da parcela (Clark & Clark 2000). A forma da parcela apresentou pouco efeito nas estimativas de biomassa na região de Manaus.

4.2. Contribuição de palmeiras para as estimativas de biomassa viva acima do solo

As palmeiras representaram menos de 1% da biomassa arbórea total por parcela; as outras árvores dominaram as estimativas de biomassa. A pequena contribuição de palmeiras é típica de outras florestas neotropicais. Na Costa Rica, as palmeiras representaram de 5-7% da biomassa total em um estudo em meso-escala espacial da estrutura da floresta (Clark & Clark 2000). Mesmo sendo componentes conspícuos das florestas tropicais, as palmeiras são freqüentemente excluídas das estimativas ou consideradas como árvores e equações alométricas específicas para estimativas de biomassa palmeiras são escassas. Em comparação com as árvores, as palmeiras mudam pouco em diâmetro enquanto aumentam muito em altura e biomassa. O uso de equações de árvores provavelmente deve superestimar as estimativas de biomassa de palmeiras, mas isso deve ter pouco efeito nas estimativas totais (Clark & Clark 2000).

Brown & Lugo (1992) indicaram a necessidade de melhorar nosso entendimento de como componentes não-arbóreos poderão ser incorporados nos modelos de carbono global de mudanças do uso da terra. A biomassa de componentes não-arbóreos em florestas perturbadas ou secundárias pode ser

muito diferente do que na floresta madura. Para estudos comparativos seria importante considerar as palmeiras como um componente independente nas estimativas de biomassa, para melhor caracterização da estrutura da floresta. Na Reserva Ducke, em áreas próximas a igarapés grandes, as palmeiras podem representar cerca de 20% da biomassa arbórea viva.

Além disso, em grande escala espacial, as palmeiras são componentes importantes de sete tipos de vegetação que perfazem aproximadamente 17% da Amazônia Legal (IBGE, 1997). Isso sugere que, em algumas áreas, uma proporção considerável da biomassa está armazenada nas palmeiras.

4.3. Efeitos do solo e da topografia nas estimativas de biomassa viva acima do solo

O solo e a topografia podem afetar a biomassa da floresta através de mudança na composição de espécies ou no crescimento diferencial dos indivíduos. Em solos mais favoráveis ao crescimento das plantas, espera-se maior biomassa florestal, independente da composição de espécies. Estudos em várias florestas tropicais têm indicado relações entre a distribuição de espécies e tipos de solo (p.ex. Lescure & Boulet, 1985; Ruokolainen et al., 1997; Sabatier et al., 1997; Clark et al., 1998, 1999; Phillips et al., 2003; Tuomisto et al., 2003). No entanto, a associação das espécies com tipos de solo somente estará relacionada com a biomassa florestal se as espécies caracterizadas por grandes indivíduos forem encontradas em determinados tipos de solos (Fearnside & Leal Filho, 2001). Qualquer efeito do solo na ocorrência de espécies que se tornarão emergentes poderá ter um grande efeito na biomassa porque grande parte desta está em alguns poucos indivíduos muito grandes (Brown & Lugo, 1992; Clark & Clark, 1996).

Na Reserva Ducke o tamanho da árvore determina diferentes respostas ao solo e à topografia. A biomassa de árvores com diâmetro superior a 30 cm foi particularmente afetada pelo solo e topografia. Árvores com diâmetro inferior a 30 cm foram pouco sensíveis às variações de solo e de topografia. Na Amazônia Central, aproximadamente metade da biomassa total viva acima do solo por hectare está na classe de tamanho entre 20-50 cm de DAP, com uma baixa proporção contida nas árvores com DAP > 60 cm (Nascimento, 2002; este estudo). Em algumas áreas tropicais, de 25-35% da biomassa total está

concentrada nas árvores com DAP > 60 cm (Clark & Clark, 1996). Uma vez que na Amazônia Central a maior parte da biomassa está nos tamanhos intermediários, não parece que as diferenças nas estimativas de biomassa sejam decorrentes da associação das grandes árvores com tipos de solos. Este resultado pode indicar mudanças ontogenéticas nas respostas às variáveis ambientais, crescimento diferenciado de uma mesma espécie em tipos de solos contrastantes ou distribuição não-aleatória de espécies.

A topografia parece afetar a dinâmica da floresta. Áreas mais inclinadas estão sujeitas a maior frequência de clareiras (Bellingham & Tanner, 2000), o que representaria áreas em regeneração, com menor biomassa. Por outro lado, áreas inclinadas podem reter mais água no solo na estação seca do que áreas planas e altas (Becker et al., 1988; Daws et al., 2002), o que poderia favorecer o crescimento dos indivíduos.

As relações encontradas entre solo, topografia e biomassa não são válidas para todas as florestas tropicais. Dados de La Selva, Costa Rica, mostraram que as estimativas de biomassa viva acima do solo foram relativamente insensíveis ao tipo de solo e topografia (Clark & Clark, 2000). No entanto, o tipo de solo e a topografia apresentaram forte efeito na densidade e distribuição de tamanho dos indivíduos, sugerindo um efeito na dinâmica da floresta. No Panamá, a maior parte da variação espacial nas estimativas de biomassa viva acima do solo também não foi associada com a variação topográfica (Chave et al., 2003). Na Guiana Francesa, as variações de biomassa viva acima do solo também não foram relacionadas ao solo, mas atribuídas à dinâmica da floresta e à presença de áreas de florestas em diferentes estágios de regeneração (Chave et al., 2001). Com exceção do estudo realizado na Costa Rica, os estudos não foram planejados especificamente para avaliar o efeito do solo e da topografia na variação espacial da biomassa. Os resultados do Panamá e Guiana Francesa foram obtidos em parcelas grandes e contínuas (50 e 20 hectares, respectivamente), que muito provavelmente não foram escolhidos aleatoriamente ou em áreas representativas. Estudos mais detalhados nestas áreas, possivelmente, revelariam conclusões diferentes.

4.4. Os componentes orgânicos e inorgânicos do solo e as estimativas de biomassa viva acima do solo

O estudo de Laurance et al. (1999), apesar de investigar uma parte menor do gradiente de textura do solo, também mostrou uma relação entre biomassa arbórea e o solo. No entanto, estes autores incluíram componentes do solo gerados principalmente pela vegetação, como compostos de carbono e nitrogênio na descrição do solo e atribuíram grande parte da variação nas estimativas de biomassa à disponibilidade de nitrogênio. Estabelecer uma relação entre a vegetação e componentes do solo gerados pela vegetação não é muito útil para modelar a biomassa viva acima do solo em outras áreas. O estudo na Reserva Ducke mostrou que os componentes minerais do solo apresentaram o mesmo poder de previsão das estimativas de biomassa arbórea do que os componentes orgânicos. Este resultado coloca em dúvida o papel do nitrogênio como nutriente limitante ao desenvolvimento da biomassa arbórea. É mais provável que o desenvolvimento da biomassa arbórea limite o nitrogênio.

Neste estudo, as relações entre biomassa e solo foram principalmente associadas com a textura do solo (eixo 1 do PCA). A textura é uma das características mais importantes do solo por influenciar direta ou indiretamente uma cadeia de relações entre matéria orgânica, íons e drenagem do solo (Silver et al., 2000; Fearnside & Leal Filho, 2001). Os nutrientes do solo não afetaram fortemente a biomassa de árvores. Nos trópicos, a limitada variação na fertilidade nos solos (solos tropicais em geral são muito pobres em nutrientes) e a variação sazonal na disponibilidade de alguns indicadores chave da fertilidade do solo como cátions, fósforo e pH podem explicar a ausência da relação esperada entre nutrientes e biomassa ou distribuição de espécies (Sollins, 1998).

Os resultados aqui apresentados concordam com as conclusões gerais de Laurance et al. (1999) de que a variação no solo afeta a variação espacial nas estimativas de biomassa arbórea na Amazônia Central. Os dois principais tipos de solos (Latosolo Amarelo Álico e Podzóis) encontrados na Amazônia Central estão entre os mais comuns encontrados em toda a bacia Amazônica, e a formação geológica predominante nesta área é a Formação Alter do Chão, que ocupa aproximadamente 25% da Amazônia Legal (Sombroek, 2000;

Fearnside & Leal Filho, 2001). Provavelmente estes resultados serão válidos para a maioria das áreas dentro da mesma formação geológica e tipos de solo.

4.5. Efeito da área no chão versus a área horizontal nas relações entre biomassa arbórea viva, solo e topografia

Considerando a área em projeção horizontal, as estimativas de biomassa por parcela foram relativamente constantes, mesmo com mudanças de inclinação do terreno. No entanto, observou-se um forte efeito da inclinação nas estimativas de biomassa para parcelas de 1 ha no chão. Quando as parcelas foram corrigidas para se obter uma área constante de 1 hectare no chão, as parcelas localizadas em áreas mais inclinadas foram diminuídas em área plana mais do que parcelas relativamente planas. Esse resultado indica que um limite de área horizontal, como a área da copa ou das raízes pode ser mais importante que a quantidade de chão disponível para as árvores. Lieberman & Lieberman (1994) estudaram o espaçamento entre árvores com DAP > 40 cm (árvores de dossel) e concluíram que o espaçamento entre os indivíduos era mais regular do que entre árvores do sub-bosque, sugerindo que as interações entre as copas de árvores vizinhas explicariam o padrão observado. Assim sendo, parece existir uma relação entre a área horizontal disponível para as copas e o número de árvores grandes presentes em uma dada área. Uma vez que as árvores grandes representam grande parte da biomassa de uma parcela, um efeito sobre elas representa um forte efeito nas estimativas de biomassa e nas relações destas com outras variáveis.

Análises a partir de áreas medidas no chão podem ser interessantes para organismos limitados ao chão, ou para organismos que se deslocam no chão. No entanto, para grandes árvores talvez a área horizontal seja mais adequada, porque confere a mesma área disponível para as copas, independente da topografia. Outra vantagem da área horizontal seria a facilidade de transpor a delimitação da parcela para mapas ou imagens de satélite. Para fins de estimar a biomassa arbórea sobre grandes áreas, o uso da área horizontal dispensa considerações sobre a inclinação do terreno, uma vez que esta não afetou as estimativas de biomassa, quando as parcelas apresentaram uma mesma área para as copas.

4.6. Considerações finais

Nossos resultados reforçam as estimativas anteriores de que as florestas da Amazônia Central estocam grande quantidade de biomassa viva acima do solo. A liberação destes estoques, através de mudanças no uso da terra, pode significar uma contribuição significativa para o aquecimento global. Modelos matemáticos têm sugerido que as florestas intactas da Amazônia central teriam a capacidade de absorver níveis elevados de gás carbônico na atmosfera, através de um aumento da produtividade da biomassa (Chambers et al., 2001). A relação entre biomassa florestal, solo e topografia na Amazônia Central poderá refinar nossas previsões das respostas das florestas às perturbações de origem natural ou antrópica. O tipo de solo pode influenciar as respostas da floresta a perturbações como ao fogo ou efeito de borda. Áreas de floresta sobre solos arenosos, com menor disponibilidade de água poderão sofrer mais com secas prolongadas, determinando mortalidade diferencial das árvores dependendo do tipo de solo (Fearnside & Leal Filho, 2001). Isto pode levar as diferenças significativas nos fluxos de carbono entre manchas de tipos de solo, mesmo quando os estoques de carbono são similares entre as áreas (Clark & Clark, 2000). Portanto, em longo prazo, a dinâmica da biomassa será diferente, em função do solo e da topografia e isto é um componente a mais a ser inserido nos modelos de fluxo de carbono global. A variabilidade natural das estimativas de biomassa deve ser considerada nos estudos da vegetação em regeneração. Grande parte da variabilidade nas estimativas de biomassa em florestas secundárias ou pastagens tem sido atribuída ao histórico do uso da terra, desconsiderando as diferenças naturais existente nas estimativas de biomassa (Fearnside & Leal Filho, 2001).

Mapas de solo em pequena escala espacial são muito raros para Amazônia, dificultando modelos preditivos, com base nas relações com o tipo de solo apresentadas neste estudo e de Laurance et al. (1999). Variáveis topográficas (altitude e inclinação) estão disponíveis em mapas da Amazônia, ou podem ser estimadas usando imagens do modelo digital de elevação (DEM), derivadas do radar SRTM (Shuttle Radio Topographic Mission) disponibilizadas pela NASA. Como alternativa às variáveis edáficas, as variáveis topográficas poderão ser utilizadas na previsão da biomassa arbórea sobre grandes áreas. Informações do solo explicaram aproximadamente 30%

da variação na biomassa arbórea viva, enquanto as variáveis topográficas explicaram parte quase igual (29%). É importante ressaltar que as relações apresentadas restringem-se ao efeito do solo e da topografia na biomassa arbórea viva. Evidências recentes indicam que os solos arenosos estocam mais carbono nas raízes e na superfície do que solos argilosos (Silver et al., 2000), o que poderia reduzir as diferenças no estoque de carbono total em áreas com solos diferentes.

5

CAPÍTULO 3 – DINÂMICA DA BIOMASSA ARBÓREA VIVA: EFEITOS DO SOLO E DA TOPOGRAFIA

1. Introdução

Ecossistemas capazes de estocar grandes quantidades de carbono quando estimulados a aumentar a produtividade, de modo que o ganho de carbono pela fotossíntese supera a perda pela respiração, são denominados sumidouros de carbono. A identificação destes sumidouros vem se tornando cada vez mais importante em virtude do cenário atual de mudanças climáticas associadas a um enriquecimento de CO₂ na atmosfera (Grace, 2004). Portanto, esforços mundiais, principalmente através do Protocolo de Kyoto, têm sido dedicados à identificação, quantificação e criação de sumidouros biológicos de carbono (Fearnside, 2003; Grace, 2004).

Os ecossistemas florestais, juntamente com os oceanos, são considerados os principais sumidouros biológicos de carbono. A quantificação do carbono emitido ou absorvido pelas florestas pode ser obtida por medidas diretas do fluxo de carbono entre a floresta e a atmosfera (p.ex. Grace et al., 1996; Malhi et al., 1998). No entanto, geralmente estas medidas são pontuais, o que dificulta a predição sobre grandes áreas ou vários anos. Uma vez que a biomassa representa uma medida da quantidade de carbono e outros nutrientes estocados pela floresta, as tendências atuais e futuras no ciclo global do carbono podem ser acessadas através do monitoramento das variações temporais nas estimativas de área basal ou biomassa da floresta (Malhi & Grace, 2000). A grande vantagem associada a este método é possibilitar a investigação conjunta de aspectos espaciais e temporais nas taxas de mudança de biomassa e, conseqüentemente, nos fluxos de carbono (Phillips et al., 1998a; Baker et al., 2004; Lewis et al., 2004; Phillips et al., 2004).

As mudanças temporais na biomassa são causadas pela adição de biomassa devido ao crescimento dos indivíduos e por recrutamento de novos indivíduos e pelas perdas causadas pela mortalidade dos indivíduos. As taxas de mudança não identificam as causas da mudança, uma vez que diferentes combinações de crescimento e mortalidade podem resultar na mesma taxa de

mudança, mas revelam a tendência (positiva ou negativa) e a magnitude (Mg/ha/intervalo de tempo) desta mudança (Lewis et al., 2004).

O monitoramento, nas últimas décadas, de várias parcelas permanentes, distribuídas em grande escala espacial, revelou um aumento na biomassa das florestas na Amazônia (Phillips et al., 1998a; Baker et al., 2004). Isso significa que, de modo geral, as florestas amazônicas estão acumulando mais biomassa e, em uma escala regional, atuam como sumidouros de carbono (para críticas, ver Clark, 2002). No entanto, estas parcelas foram estabelecidas para inventários florísticos e provavelmente não são amostras representativas da floresta para qualquer região amazônica. A localização das parcelas para estudos florísticos muitas vezes é influenciada pelo "efeito majestoso" da floresta (Sheil, 1995), uma vez que os pesquisadores tendem a estabelecer parcelas em terrenos planos e altos e onde a floresta parece ser mais bonita, intacta e com maior biomassa.

Os processos associados com o acúmulo de carbono no sistema podem ser sensíveis às variações topográficas e/ou edáficas (Silver et al., 2000; Luizão et al., 2004). A comparação entre parcelas localizadas em diferentes situações edáficas/topográficas nos estudos existentes é dificultada porque as parcelas utilizadas e o intervalo entre os censos variam muito entre os estudos publicados (Phillips et al., 1998a; Baker et al., 2004).

As parcelas permanentes da Reserva Florestal Adolpho Ducke oferecem uma oportunidade de refinar as estimativas de mudança de biomassa na Amazônia Central, uma vez que as parcelas foram localizadas de modo a captar toda a variabilidade edáfica e topográfica característica da floresta de terra-firme na Amazônia Central (Capítulo 1). Além disso, a remedição das parcelas foi feita em intervalos de exatamente dois anos, evitando efeitos do intervalo de tempo entre os censos (Sheil & May, 1996), permitindo uma avaliação precisa das taxas de mudança da biomassa arbórea viva em relação à variação edáfica e topográfica.

Neste capítulo, apresento os resultados do monitoramento das mudanças nas estimativas de biomassa arbórea viva de indivíduos com DAP \geq 1 cm em 37 parcelas de 1 ha em um intervalo de dois anos e relaciono a taxa de mudança com características do habitat. As taxas de mudança encontradas confirmaram a tendência de aumento da biomassa em florestas tropicais, mas

indicam que as taxas de mudança da biomassa arbórea são influenciadas por fatores edáficos e que, portanto, nem todas as áreas da floresta estão aumentando nas mesmas taxas.

2. Métodos

2.1. Área de estudo

O capítulo 1 apresenta uma descrição detalhada da área de estudo.

2.2. Recenseamento das árvores marcadas

Das 72 parcelas marcadas entre dezembro de 2001 e fevereiro de 2003, 37 parcelas foram recenseadas até fevereiro de 2004, totalizando 27.881 indivíduos monitorados. O recenseamento foi feito após um intervalo de dois anos (24 meses \pm 5 dias), a partir da data do censo inicial de cada parcela, com exceção de uma única parcela que foi recenseada após 26 meses. No recenseamento, todos os indivíduos marcados foram re-medidos. A adição de novos indivíduos às parcelas (recrutamento) seguiu os mesmos critérios utilizados na marcação dos indivíduos no censo inicial (ver métodos cap.1).

Durante o recenseamento, as medidas foram supervisionadas para que o diâmetro fosse medido exatamente no mesmo local da medida inicial. No caso de necessidade de escolha de um novo local de medida, devido à formação de irregularidades no caule durante o intervalo entre os censos, um novo ponto de medida foi definido. Os casos de mudança de ponto de medida foram avaliados individualmente antes das análises. Alguns indivíduos (134 árvores) foram excluídos das análises porque o ponto da medida do diâmetro inicial não tinha sido corretamente definido.

A maioria das parcelas (24/37) recenseadas até abril de 2004 pertence à bacia oeste da Reserva e está localizada na porção sudoeste. A bacia leste foi representada por apenas 13 parcelas. No entanto, as parcelas utilizadas para as análises de mudança de biomassa arbórea viva representam a variação encontrada na Reserva das variáveis do solo e da topografia.

2.3. Análise dos dados

As estimativas de biomassa foram obtidas utilizando-se as equações listadas na tabela 1 (ver métodos cap.1). Utilizei a área da parcela em projeção

horizontal para determinar a biomassa arbórea viva de cada parcela em cada censo. Um teste t pareado foi utilizado para testar a significância estatística da mudança na biomassa arbórea viva entre os censos. Para evitar um efeito do intervalo diferente entre os censos, as análises foram repetidas excluindo-se a parcela que foi recenseada após 26 meses.

A taxa de mudança da biomassa arbórea viva foi calculada como sendo a diferença entre a biomassa no censo final ($AGLB_{final}$) e a biomassa no censo inicial ($AGLB_{inicial}$). A biomassa no censo final foi o resultado do crescimento das árvores, mais a adição de novos recrutados e a subtração da biomassa viva perdida pela mortalidade.

A taxa de aumento de biomassa pode ser avaliada como taxa de mudança bruta ($AGLB_{final} - AGLB_{inicial}$) ou como mudança exponencial ($\ln(AGLB_{final}) - \ln(AGLB_{inicial})$) ou como mudança proporcional ($(AGLB_{final} - AGLB_{inicial}) / AGLB_{inicial}$). Nas análises estatísticas, utilizei a taxa de mudança bruta, mas os resultados para as outras taxas foram qualitativamente idênticos.

Utilizei regressões múltiplas para relacionar as taxas de mudança de biomassa com um gradiente do solo, representado pelos eixos do PCA utilizando o solo total e solo mineral (ver cap.1), a altitude, e a inclinação do terreno. Os eixos do PCA foram obtidos utilizando os dados das 72 parcelas, embora somente 37 parcelas tenham sido utilizadas nas análises de mudança de biomassa. Todas as análises foram feitas no programa Systat 8 (SPSS Inc., 1998).

Para avaliar a existência de autocorrelação espacial entre as variáveis independentes e a mudança na biomassa utilizei o teste de Mantel, disponível no programa estatístico PATN (Belbin, 1992).

3. Resultados

3.1. Taxa de mudança da biomassa arbórea viva

A biomassa arbórea viva média das 37 parcelas aumentou significativamente (t pareado = 3,145; df = 36; P = 0,003) de 321,6 Mg/ha na primeira medição para 325,1 Mg/ha na medição após um intervalo de dois anos. A taxa média de aumento de biomassa (crescimento + recrutamento) foi

de 5,62 Mg/ha/ano (IC95% \pm 1,01 Mg/ha/ano) e a taxa média de perda de biomassa (mortalidade) foi de 4,02 Mg/ha/ano (IC95% \pm 0,84 Mg/ha/ano).

Das 37 parcelas analisadas, 26 apresentaram um aumento líquido de biomassa arbórea e 11 apresentaram diminuição de biomassa em relação ao censo inicial (Fig. 1). A taxa de mudança de biomassa das parcelas que apresentaram aumento de biomassa variou de 0,2 a 7,85 Mg/ha/ano. A taxa de mudança de biomassa das parcelas que apresentaram diminuição de biomassa variou de -0,85 a -5,95 Mg/ha/ano (Tab. 1).

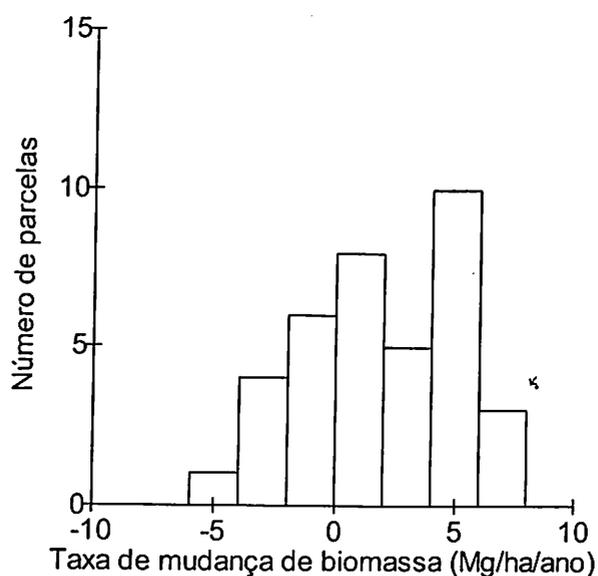


Figura 1– Distribuição de frequência da taxa de mudança de biomassa arbórea viva (Mg/ha/ano) em 37 parcelas permanentes instaladas na Reserva Florestal Adolpho Ducke, Amazônia Central.

As taxas de mudança média foram positivas para árvores com DAP menor do que 30 cm e para árvores com $60 \text{ cm} \leq \text{DAP} < 70 \text{ cm}$ e as probabilidades de obter mudanças tão grandes frente à hipótese nula de nenhuma mudança foram pequenas (Tab. 2). A taxa de mudança foi negativa somente para árvores com $50 \text{ cm} \leq \text{DAP} < 60 \text{ cm}$ ($P = 0,024$). Não houve mudança significativa ($P \geq 0,128$) para árvores nas classes de diâmetro entre 30 e 50 cm.

Tabela 1- Taxa de mudança da biomassa arbórea viva (AGLB) em um intervalo de 2 anos, em 37 parcelas permanentes localizadas na Reserva Florestal Adolpho Ducke. A biomassa perdida refere-se à perda de biomassa pela mortalidade; o recrutamento refere-se à entrada de novos indivíduos; e o crescimento refere-se à soma dos incrementos em biomassa das árvores sobreviventes.

Código da parcela	AGLB 2001-02 (Mg/ha)	Perda (Mg/ha)	Recrutamento (Mg/ha)	Crescimento (Mg/ha)	AGLB 2003-04 (Mg/ha)	Mudança (Mg/ha/2 anos)
LO6T2500	301,1	22,4	0,9	9,6	289,2	-11,9
LO7T3500	383,5	16,0	1,3	8,5	377,3	-6,2
LO6T1500	292,4	6,0	2,6	-2,5	286,5	-5,9
LO8T3500	330,5	10,3	1,0	3,8	325,0	-5,5
LO7T500	302,7	13,9	3,1	6,2	298,1	-4,6
LO6T3500	348,1	11,2	3,1	4,1	344,1	-4,0
LO1T0	332,7	10,2	6,4	-1,7	328,9	-3,8
LO6T500	283,7	10,3	0,7	5,9	280,0	-3,7
LO4T500	335,3	5,5	2,2	0,4	332,4	-2,9
LO8T2500	349,5	11,5	1,3	8,2	347,5	-2,0
LO1T4000	337,8	7,7	3,9	2,1	336,1	-1,7
LO3T4500	375,6	15,8	3,2	13,0	376,0	0,4
LO1T2000	257,7	2,9	0,7	2,8	258,3	0,6
LO8T500	287,9	4,6	1,8	4,0	289,1	1,2
LO3T2500	319,6	1,9	4,0	-0,8	320,9	1,3
LO9T2500	354,9	3,7	2,3	3,1	356,6	1,7
LO8T4500	376,4	4,7	1,0	5,6	378,3	1,9
LO4T6500	296,3	14,7	6,6	10,8	299,0	2,7
LO2T0	194,9	15,1	4,1	14,1	198,0	3,1
LO8T5500	299,5	6,6	1,8	9,2	303,9	4,4
LO8T7500	294,9	4,4	1,3	8,1	299,7	4,8
LO2T1000	421,7	4,4	0,7	9,1	427,1	5,4
LO3T500	317,4	2,6	1,6	6,6	323,0	5,6
LO1T6500	329,5	12,3	2,3	16,8	336,3	6,8
LO9T500	207,7	2,6	2,0	9,1	216,1	8,4
LO7T1500	309,3	3,7	3,0	9,5	318,1	8,8
LO2T7500	339,8	5,3	5,2	9,2	348,9	9,1
LO8T1500	348,5	12,6	5,9	16,8	358,6	10,1
LO7T2500	262,4	5,6	3,9	11,8	272,5	10,1
LO9T1500	376,3	6,1	3,5	12,8	386,5	10,2
LO2T6500	296,1	16,3	16,0	10,5	306,3	10,2
LO2T5500	331,6	2,5	3,2	9,5	341,8	10,2
LO1T5500	323,9	2,7	4,4	9,9	335,5	11,6
LO3T6500	323,4	2,7	3,2	11,2	335,1	11,7
LO4T7500	347,7	2,2	2,2	12,4	360,1	12,4
LO2T3000	332	5,8	3	15,3	344,5	12,5
LO9T3500	379,2	3,8	4,7	14,8	394,9	15,7

Tabela 2– Resultados do teste t-pareado entre a biomassa arbórea viva média por classe de diâmetro no censo inicial e após um intervalo de 2 anos. Os dados referem-se à biomassa média por classe de diâmetro de 37 parcelas permanentes instaladas na Reserva Florestal Adolpho Ducke. As probabilidades não foram corrigidas para o número de comparações feitas.

Classe de diâmetro (cm)	Biomassa média em 2001 (Mg/ha)	Biomassa média em 2003 (Mg/ha)	t	P
≥1<10	18,2	19,6	6,93	< 0,001
≥10<20	44,8	45,5	2,00	0,053
≥20<30	64,8	66,1	2,23	0,032
≥30<40	56,3	56,3	0,005	0,996
≥40<50	42,7	44,2	1,56	0,128
≥50<60	33,0	31,4	-2,35	0,024
≥60<70	19,7	21,2	2,07	0,046
≥70	42,2	40,4	-1,84	0,073

As estimativas de ganho de biomassa e de taxa de mudança de biomassa de cada parcela foram independentes da distância entre elas (Teste de Mantel: respectivamente, $P = 0,10$ e $P = 0,57$). A perda de biomassa por parcela (mortalidade), no entanto, apresentou autocorrelação espacial inversamente relacionada à distância (Teste de Mantel: $P = 0,02$). Ou seja, parcelas mais distantes uma da outra apresentaram perda de biomassa mais semelhante do que parcelas próximas.

3.2. Efeito do solo e da topografia na taxa de mudança da biomassa arbórea viva

Uma análise de regressão múltipla foi utilizada para relacionar os eixos do PCA (eixos 1, 2, 3) do solo total ou mineral e a inclinação do terreno com a taxa de mudança de biomassa arbórea viva. A taxa de mudança de biomassa somente foi relacionada com o eixo 1 do PCA solo total ($t = 2,53$; $P = 0,017$) e o eixo 1 do PCA solo mineral ($t = 2,36$; $P = 0,024$). A taxa de mudança de biomassa mostrou uma tendência positiva (aumento de biomassa) relacionada com solos mais argilosos. Parcelas localizadas em solos mais arenosos apresentaram tendência negativa de mudança de biomassa (Fig. 2). No entanto, a análise de variância associada com a regressão total não indicou um

efeito significativo das três variáveis do solo em conjunto (para solo total: $R^2=0,20$; $F = 1,96$; $P = 0,125$; para solo mineral: $R^2= 0,20$; $F = 2,00$; $P = 0,118$), indicando que estudos futuros serão necessários para confirmar o efeito da qualidade do solo.

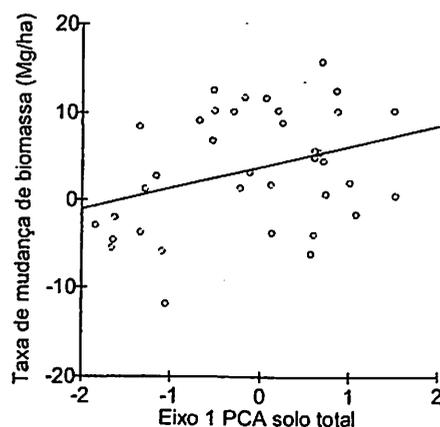


Figura 2- Relação entre a taxa de mudança de biomassa arbórea viva (Mg/ha/2 anos) e o eixo 1 do PCA do solo total. O eixo 1 do PCA foi fortemente relacionado com a porcentagem de argila no solo.

O modelo incluindo somente altitude e inclinação como variáveis independentes indicou que as taxas de mudança de biomassa não foram relacionadas com altitude ($P = 0,886$) ou inclinação do terreno ($P = 0,866$). As variáveis independentes, altitude (Teste de Mantel: $P = 0,74$), inclinação (Teste de Mantel: $P = 0,25$) e os eixos 1 (Teste de Mantel: $P = 0,77$) e 2 (Teste de Mantel: $P = 0,80$) do PCA representando o solo total, não apresentaram correlação com a distância entre as parcelas. Somente o eixo 3 do PCA apresentou autocorrelação espacial (Teste de Mantel: $P < 0,001$), mas este eixo não apresentou relações significativas com as estimativas de biomassa ou com as taxas de mudança da biomassa. A distância entre as parcelas explicou somente 3% das diferenças entre as parcelas nos valores do eixo 3 do PCA ($r^2 = 0,027$, $F = 18,58$, $P < 0,001$).

4. Discussão

4.1. *Tendência e magnitude da taxa de mudança de biomassa arbórea viva*

Os resultados apresentados neste estudo estão de acordo com outras evidências de aumento de biomassa nas florestas da Amazônia (Phillips et al., 1998a; Baker et al., 2004), atribuindo a estas florestas importante papel no ciclo global do carbono. A taxa de mudança da biomassa arbórea viva calculada neste estudo foi mais variável do que a baseada no monitoramento de 59 parcelas distribuídas pela Amazônia, incluindo florestas de terra-firme em solos argilosos e arenosos e floresta sazonalmente alagada, em um intervalo médio de cerca de 11 anos (Baker et al., 2004). As taxas anuais de mudança de biomassa variaram de $-5,85$ Mg/ha a $7,85$ Mg/ha para as 37 parcelas monitoradas em um intervalo de dois anos na Reserva Ducke. No estudo de Baker et al. (2004) as taxas variaram de $-4,14$ a $5,4$ Mg/ha/ano. Estes resultados podem sugerir que as florestas da Amazônia Central são mais dinâmicas que o restante da Amazônia. No entanto, o intervalo entre os censos neste estudo é muito pequeno para generalizações. Sheil et al. (2000) analisaram a dinâmica da vegetação em uma floresta tropical da África em um intervalo de 53 anos e alertaram que muitos dos padrões observados não foram previsíveis, baseando-se em estudos de curto prazo, e somente puderam ser detectados através de estudos de longo prazo.

Alguns estudos têm relacionado o aumento da biomassa a um aumento da substituição de indivíduos nas florestas da Amazônia nas últimas décadas (Phillips & Gentry, 1994; Lewis et al., 2004; Phillips et al., 2004), sugerindo, além disso, que as florestas estão se tornando mais densas, em virtude de um aumento nas taxas anuais de recrutamento. Com um intervalo de apenas dois anos é difícil estabelecer mecanismos causais de mudança da biomassa. A maioria das parcelas monitoradas na Reserva Ducke apresentou ganho de biomassa no intervalo de estudo e este esteve associado em grande parte ao crescimento das árvores existentes e não a adição de novos indivíduos nas parcelas.

As taxas de mudança de biomassa foram geralmente inversamente relacionadas ao diâmetro das árvores. No Panamá, a maior parte do aumento de biomassa, em um intervalo de 15 anos, foi representado pela classe de DAP entre 1 e 25 cm, enquanto as árvores de maior diâmetro não apresentaram

mudança de biomassa ou esta foi negativa (Chave et al., 2003). A situação foi semelhante na Reserva Ducke, mas uma das classes de árvores grandes (60-70 cm) apresentou aumento significativo na biomassa.

4.2. Efeito do solo e da topografia na taxa de mudança de biomassa arbórea viva.

A taxa de mudança da biomassa arbórea viva mostrou uma tendência positiva relacionada com solos mais argilosos, indicando que o tipo de solo é capaz de influenciar a dinâmica da biomassa arbórea nas florestas de terra firme na Amazônia Central. O tipo de solo foi capaz de explicar parte da variação espacial nas estimativas de biomassa na Amazônia Central (cap.1; Laurance et al., 1999) e parece afetar a dinâmica temporal da biomassa arbórea viva nestas florestas, além de influenciar as taxas de acúmulo de biomassa em florestas secundárias (Johnson et al., 2000).

O tipo de solo pode afetar a dinâmica da biomassa através de efeitos diretos ou indiretos no crescimento, recrutamento e mortalidade de árvores. Phillips et al. (2004) observaram que parcelas localizadas em solos mais ricos (solos argilosos) eram cerca de duas vezes mais dinâmicas do que as localizadas em solos mais pobres (solos arenosos), sugerindo um efeito da qualidade do solo nos processos de recrutamento e mortalidade de árvores.

O tipo de solo pode influenciar a frequência de formação de clareiras (ver Kapos et al., 1990) e, conseqüentemente, as taxas de mudança de biomassa. As características do solo determinam a resistência física encontrada pelas raízes para o enraizamento das árvores, afetando a densidade e a profundidade das raízes e determinando probabilidades diferenciais de sobrevivência (Kapos et al., 1990). Estudos na Amazônia Equatoriana indicaram que a área coberta por clareiras foi menor em solos mais pobres do que em solos mais ricos (Kapos et al., 1990), mas os autores alertam que, sem estudos em longo prazo, não se pode generalizar sobre frequência de formação de clareiras em relação a tipo de solo e topografia.

O tipo de solo também afeta a drenagem e esta pode afetar o crescimento e a sobrevivência dos indivíduos. No Panamá, áreas próximas a igarapés ou sujeitas a inundação temporária apresentaram um maior aumento de biomassa em relação a outros tipos de habitats em um intervalo de 15 anos

(Chave et al., 2003). No entanto, na Reserva Ducke, o aumento de biomassa não foi associado com a topografia. Em outro estudo realizado na região de Manaus, em que o crescimento de árvores foi medido com dendrômetros durante 19 meses, não foi encontrada diferença no crescimento individual de árvores em diferentes posições topográficas (platô x vertente x baixio), mas o ano de estudo foi muito úmido (da Silva et al., 2002).

Diversos estudos têm mostrado relação entre a distribuição de espécies vegetais, o solo e a topografia. Também é bem conhecido que diferentes espécies apresentam estratégias diferentes de crescimento, longevidade e probabilidades diferenciadas de mortalidade (Korning & Balslev, 1994; Clark & Clark, 1999; da Silva et al., 2002; Laurance et al., 2004a). Assim sendo, parte da variação temporal nas estimativas de biomassa arbórea podem ser relacionadas às variações na composição florística das parcelas analisadas. Um estudo recente sugeriu haver mudanças não aleatórias na dinâmica e composição florística das florestas da Amazônia Central, independentes de grandes perturbações ambientais, o que pode estar afetando a dinâmica da biomassa nestas florestas (Laurance et al., 2004b). A ausência de uma relação forte com a topografia (altitude e inclinação do terreno) sugere que a taxa de mudança de biomassa pode ser determinada por processos estocásticos de mortalidade de grandes árvores, que dominariam a mudança de biomassa e também a abertura de dossel e fatores associados (regeneração e crescimento) (Sheil et al., 2000).

Na Reserva Ducke, aproximadamente 20% da taxa de aumento bruto da biomassa arbórea foi associada com as características do solo, mas a confirmação deste resultado precisa esperar a remedição das 35 parcelas restantes. Uma vez que poucos estudos foram especialmente planejados para verificar o efeito do solo ou da topografia nas taxas de mudança de biomassa, poucas previsões ainda podem ser feitas.

CAPÍTULO 4 – USO DE GARRAS (“FRENCH SPIKES”) PARA COLETA DE AMOSTRAS BOTÂNICAS: IMPACTOS E RECOMENDAÇÕES DO USO.

1. Introdução

Em florestas tropicais, parcelas permanentes têm sido estabelecidas para identificar mudanças naturais (p.ex. Condit, 1995; Malhi et al., 2002) ou impactos antrópicos (p.ex. Bierregaard & Gascon, 2001) na estrutura e composição da floresta. Estas informações aumentam nosso entendimento da ecologia das florestas e fornecem subsídios teóricos para decisões de manejo e conservação. No entanto, a qualidade das informações obtida nestes estudos pode ser comprometida por inconsistências metodológicas, pelo impacto da metodologia na vegetação e ou por deficiências na manipulação ou análise dos dados (Sheil, 1995; Clark & Clark, 1999).

Nos últimos anos, grande atenção tem sido dada à definição de protocolos para estabelecimento e monitoramento de parcelas permanentes (p.ex. Condit, 1998; Phillips & Baker, 2002), bem como para a manipulação e análise dos dados. No entanto, os impactos das metodologias aplicadas são raramente descritos e poucos estudos foram planejados para documentar e avaliar estes impactos nas informações resultantes do monitoramento das parcelas permanentes. O pisoteio de plântulas e vegetação rasteira, a compactação do solo e a formação de danos ou deformidades no caule pelo uso de pregos ou tintas para marcação de árvores são alguns dos possíveis impactos da atividade de pesquisa na vegetação de parcelas permanentes (Sheil, 1995). O impacto da coleta de amostras botânicas no crescimento e mortalidade dos indivíduos amostrados também deve ser considerado (Phillips et al., 1998b).

Phillips et al. (1998b) avaliaram o efeito da coleta de material botânico na probabilidade de mortalidade de árvores na Amazônia peruana. Os autores propuseram a hipótese de que o dano causado pela poda de ramos e pelo uso de garras (“French spikes”), para escalada de árvores, poderia tornar o indivíduo mais vulnerável à infecção por patógenos e, assim, aumentaria a probabilidade de mortalidade. Os autores rejeitaram esta hipótese porque a sobrevivência dos indivíduos sujeitos à coleta foi semelhante à sobrevivência

de indivíduos não-coletados. No entanto, existem métodos de coleta de amostras botânicas que provocam danos adicionais à poda de um galho ou ramo e que ainda não foram investigados. O uso de garras ou esporas para escalar árvores, por exemplo, provoca uma série de ferimentos no ritidoma da árvore escalada, o que pode representar uma porta de entrada para patógenos e, deste modo, afetar a sobrevivência e crescimento da mesma. O estudo de Phillips et al. (1998b) incluiu indivíduos escalados com garras, mas indivíduos escalados e indivíduos sujeitos somente à poda de galhos foram colocados na mesma categoria de dano nas análises.

Muitos pesquisadores utilizam garras para escalada de árvores (ver Mōri & Prance, 1987), mas, de modo geral, estas técnicas são desencorajadas em parcelas permanentes, uma vez que o efeito do uso de garras não é conhecido (Moffett & Lowman, 1995). Apesar dos possíveis problemas, o uso de garras tem vantagens sobre os métodos alternativos, e os escaladores consideram o uso de garras, em árvores maiores, mais seguro do que o uso de peconha. A escalada com cordas é uma boa alternativa (Perry, 1978; Perry & Williams, 1981), mas requer alto grau de treinamento e aumenta o tempo necessário para múltiplas escaladas.

Em algumas parcelas permanentes estabelecidas na década de 80 (p.ex. Phillips et al., 1998b), muitas árvores foram escaladas com garras, mas raramente o método utilizado para escalar árvores foi registrado, ou, se foi registrado, o número e a identidade das árvores escaladas não foi informado. Uma vez que estas parcelas serviram como base para nosso entendimento de mudanças na biomassa e "turnover" na floresta tropical (p.ex. Phillips & Gentry, 1994), e serão utilizadas para comparações com parcelas estabelecidas utilizando novas técnicas, é importante avaliar o efeito das garras na dinâmica das árvores.

Caso o uso de garras afete a mortalidade ou crescimento dos indivíduos, isto poderia afetar a composição da floresta, pois o uso de garras é bastante seletivo em relação ao diâmetro e características das árvores. As garras são utilizadas geralmente para classes de diâmetro entre 10-20 e 30-40 (dependendo do tamanho da garra) e são evitadas árvores com sapopemas ou irregularidades no tronco. Os escaladores afirmam que preferem escalar árvores que não liberam grande quantidade de látex quando feridas, porque o

exsudato gruda nas roupas e equipamentos (E. C. Pereira, *com. pess.*), indicando que árvores de algumas famílias, como Sapotaceae e Moraceae, poderiam estar sendo evitadas. Frente a estas preocupações, é importante determinar a seletividade do uso de garras em termos de tamanho e categoria taxonômica, e qual proporção das árvores pode ser afetada em um inventário botânico completo.

Durante a realização dos inventários florísticos nas parcelas permanentes da Reserva Ducke, as garras foram utilizadas para escalar árvores, durante a coleta de amostras botânicas. Todas as árvores escaladas com o uso de garras foram registradas e monitoradas em um intervalo de aproximadamente 2 anos. A coleta foi feita por coletores botânicos profissionais, utilizando técnicas aprendidas em outros projetos botânicos como Projeto Flora da Reserva Ducke (Ribeiro et al., 1999) e Projeto Lecythidaceae (Smithsonian/INPA). Este estudo permitiu uma avaliação da seletividade e do efeito em médio prazo do uso de garras em parcelas que representam uma variedade de condições edáficas, distribuídas sobre uma área de 64 km².

2. Métodos

2.1. Área de estudo

O capítulo 1 apresenta uma descrição detalhada da área de estudo.

2.2. Seleção dos indivíduos

Durante a realização dos inventários florísticos nas parcelas permanentes instaladas na Reserva Ducke, todos os indivíduos escalados com garras foram registrados. A garra utilizada para escalada ("French spikes", Ets Lacoste-França) possui 35 cm de diâmetro, permitindo sua utilização em árvores com diâmetro entre 26 e 50 cm (Mori & Prance, 1987). Cada garra foi constituída de um semicírculo de ferro com sete dentes de aproximadamente 2 cm de comprimento para fixação no tronco. Durante a escalada, os dentes das garras penetram a uma profundidade de 5-10 mm no tronco, originando ferimentos devido à remoção de pedaços da casca de cerca de 5 cm de comprimento.

As análises do efeito do uso das garras no crescimento das árvores foram limitadas aos indivíduos com identificação específica determinada com

confiança e sem problemas de mudança do ponto de medida do diâmetro entre os censos. Para cada indivíduo escalado, foi selecionado um indivíduo da mesma espécie e de diâmetro aproximado e que não tivesse sido escalado com o uso de garras. Desta maneira foram obtidos 54 pares de indivíduos da mesma espécie e de diâmetro semelhante, nos quais um indivíduo foi escalado com garra e o outro não. Para cada indivíduo selecionado calculei o seu crescimento em um período de exatamente 24 meses, mas o intervalo entre o uso da garra e a segunda medida de crescimento variou de 15 a 23 meses.

Para estas análises, foram utilizados dados referentes a 55 das 72 parcelas permanentes de 1-ha instaladas na Reserva. As parcelas utilizadas representam o gradiente edáfico e topográfico encontrado na Reserva Ducke e foram distribuídas sobre uma área de 64 km².

2.3. Análises estatísticas

O efeito do uso das garras no crescimento das árvores foi avaliado através de um teste-t pareado. Para cada indivíduo escalado com o uso de garras, selecionei um indivíduo da mesma espécie e com diâmetro mais próximo, para permitir um teste pareado do crescimento sem influência da espécie ou da classe de tamanho.

Análise de Covariância (ANCOVA) foi utilizada para avaliar possíveis diferenças no crescimento das árvores dependentes da espécie e do intervalo de tempo decorrido após o uso da garra.

Para investigar se existe uma seleção taxonômica nas árvores escaladas, foi utilizada uma análise de Tabela de Contingência (χ^2). Como existe uma seletividade nos tamanhos das árvores escaladas com garras, foram utilizadas nestas análises somente árvores com diâmetro à altura do peito (DAP) no intervalo de 1 desvio padrão da média de DAP das árvores escaladas com uso de garras. A análise de contingência foi feita comparando-se o número de indivíduos escalados com garra em relação ao número de indivíduos de tamanho adequado para escalada, mas não escalados, dentro das 11 famílias mais abundantes na amostra selecionada.

As análises foram realizadas no programa Systat 8 (SPSS Inc., 1998).

3. Resultados

3.1. Seleção de árvores e freqüência do uso da garra

Somente foram escalados com garra indivíduos com DAP entre 24 e 42,2 cm, sendo a maior parte com DAP entre 30 e 35 cm (Fig. 1). Em 55 parcelas permanentes analisadas, 149 indivíduos foram escalados com o uso de garras para a obtenção de amostras botânicas. O número de indivíduos escalados com garra corresponde a 2,1% (149/7118) dos indivíduos com DAP entre 24 e 42,2 cm na amostra analisada. Em nove parcelas, nenhum indivíduo foi escalado com o uso de garras. Nas parcelas onde a garra foi utilizada, em média 3,30 (dp = ± 1,92) indivíduos foram escalados utilizando esta técnica.

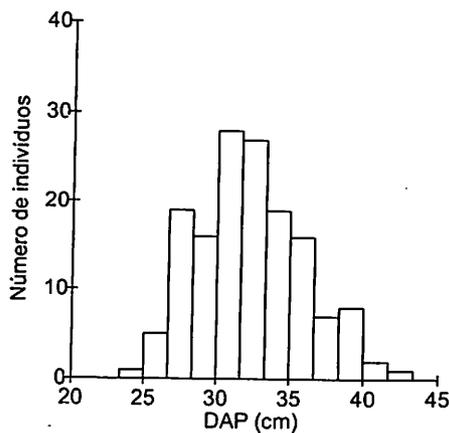


Figura 1- Freqüência de indivíduos com DAP entre 24 e 42,2 cm escalados com o uso de garras em 55 parcelas permanentes instaladas na Reserva Florestal Adolpho Ducke.

O DAP médio das árvores escaladas com garra foi 32,3 (dp = ± 4,98) cm. No intervalo entre ± 1 desvio padrão da média, foram contabilizados 3090 indivíduos nas 55 parcelas amostradas. Estes indivíduos foram considerados apropriados para a escalada com garra. Deste conjunto, 123 indivíduos, pertencentes a 25 famílias diferentes, foram escalados com garras. Considerando as 11 famílias, com pelo menos 80 indivíduos, e uma categoria incluindo todas as outras famílias, entre os indivíduos com DAP apropriado ao uso de garras (Tab.1) a proporção de indivíduos escalados não foi diferente do esperado pelo acaso ($\chi^2 = 13,12$; gl = 11; $0,25 < P < 0,5$).

Tabela 1- Frequência do uso de garras para a coleta de amostras botânicas em indivíduos de tamanho apropriado para escalada com garras.

Família	Número de indivíduos escalados com garra	Número total de indivíduos disponíveis para escalada
01. Sapotaceae	15	517
02. Lecythidaceae	13	493
03. Chrysobalanaceae	13	175
04. Moraceae	10	162
05. Leg. Papilionoideae	09	181
06. Leg. Caesalpinoideae	08	179
07. Leg. Mimosoideae	06	99
08. Burseraceae	05	125
09. Humiriaceae	04	81
10. Euphorbiaceae	04	93
11. Lauraceae	04	127
12. Outras	32	858

3.2. Efeito do uso da garra na sobrevivência e crescimento das árvores

O efeito da garra na sobrevivência e crescimento das árvores foi avaliado após um intervalo médio de 622 (dp = \pm 61,0) dias (ou cerca 20 meses), variando de 443 a 693 dias. O uso da garra não afetou a sobrevivência dos indivíduos. Nenhum dos 149 indivíduos escalados com garra morreu, em um intervalo de 2 anos.

Do total de indivíduos escalados com garra, somente 54 cumpriram todos os critérios exigidos para as análises de crescimento (ver Métodos; seleção dos indivíduos). Os indivíduos selecionados representaram 34 espécies, pertencentes a 15 famílias diferentes (Tab. 2).

O crescimento médio dos indivíduos escalados com garra (0,60 cm/ano) foi maior do que o dos indivíduos controle (0,36 cm/ano), mas esta diferença não foi estatisticamente significativa ($t = 1,450$; $df = 53$; $P = 0,153$). O crescimento das árvores não foi afetado pela espécie ($F = 0,524$; $P = 0,970$) ou pelo intervalo de tempo decorrido após o uso da garra ($F = 0,585$; $P = 0,449$), e não houve interação entre espécie e intervalo de tempo ($F = 1,094$; $P = 0,390$).

Tabela 2 – Lista dos pares de indivíduos utilizados para analisar o efeito do uso de garras no crescimento em diâmetro de árvores. O crescimento foi obtido como sendo a diferença entre duas medidas de DAP, em um intervalo de 2 anos. O tempo refere-se ao intervalo entre o uso da garra e a segunda medida usada para estimar o crescimento.

Família	Espécie	Crescimento (cm)		Tempo (dias)	
		Garra	S/ Garra		
Bignoniaceae	<i>Jacaranda copaia</i>	-0.53	-0.05	594	
Bombacaceae	<i>Scleronema micranthum</i>	1.04	0.59	661	
	<i>Scleronema micranthum</i>	-0.20	0.40	608	
Burseraceae	<i>Protium altsonii</i>	0.40	0.80	622	
Celastraceae	<i>Goupia glabra</i>	0.84	1.27	631	
Chrysobalanaceae	<i>Licania heteromorpha</i>	1.17	0.60	626	
	<i>Couepia bracteosa</i>	0.53	0.32	624	
	<i>Licania heteromorpha</i>	0.70	0.81	633	
	<i>Licania heteromorpha</i>	1.07	0.80	626	
	<i>Licania heteromorpha</i>	0.75	0.49	690	
	<i>Licania heteromorpha</i>	0.80	0.03	654	
	<i>Licania heteromorpha</i>	-0.32	1.60	657	
	<i>Licania oblongifolia</i>	0.00	-0.10	631	
	Euphorbiaceae	<i>Croton lanjouwensis</i>	-1.52	0.65	693
	Humiriaceae	<i>Pogonophora schomburgkiana</i>	0.40	-0.26	654
<i>Endopleura uchi</i>		-0.22	0.40	608	
<i>Sacoglottis guianensis</i>		1.25	0.14	681	
<i>Sacoglottis guianensis</i>		0.76	1.00	658	
<i>Sacoglottis guianensis</i>		1.50	-1.39	654	
Lauraceae	<i>Sacoglottis guianensis</i>	1.02	-0.42	595	
	<i>Aniba canelilla</i>	0.60	1.97	514	
Lecythidaceae	<i>Cariniana decandra</i>	1.00	0.01	658	
	<i>Corythophora rimosa</i>	-0.31	0.50	670	
	<i>Corythophora rimosa</i>	-0.33	-0.54	444	
	<i>Couratari stellata</i>	0.60	0.77	605	
	<i>Eschweilera atropetiolata</i>	0.11	0.70	663	
	<i>Eschweilera coriacea</i>	-0.38	-0.14	689	
	<i>Eschweilera coriacea</i>	0.20	0.72	635	
	<i>Eschweilera pseudodecolorans</i>	1.41	1.28	657	
	<i>Eschweilera pseudodecolorans</i>	0.02	-0.11	660	
	<i>Eschweilera rhododendrifolia</i>	0.20	-0.36	514	
	<i>Eschweilera rhododendrifolia</i>	0.26	0.00	687	
	<i>Eschweilera truncata</i>	-0.35	-0.10	601	
	<i>Eschweilera truncata</i>	-0.03	0.70	652	
	Leg. Caesalpinoideae	<i>Lecythis poiteaui</i>	6.22	0.11	688
		<i>Lecythis poiteaui</i>	0.37	0.08	594
	<i>Hymenaea intermedia</i>	1.08	1.27	679	

Tabela 2- Continuação

Família	Espécie	Crescimento (cm)		Tempo (dias)
		Garra	S/Garra	
Leg. Mimosoideae	<i>Inga gracilifolia</i>	1.10	0.40	611
	<i>Inga gracilifolia</i>	0.50	0.60	610
	<i>Zygia racemosa</i>	0.44	0.70	653
Leg. Papilionoideae	<i>Andira unifoliolata</i>	0.81	-0.43	595
	<i>Dipteryx odorata</i>	0.24	-0.15	513
Malpighiaceae	<i>Byrsonima crispera</i>	0.42	0.23	657
	<i>Byrsonima crispera</i>	1.01	0.61	672
	<i>Byrsonima crispera</i>	1.43	-0.90	658
Moraceae	<i>Brosimum rubescens</i>	0.21	0.82	651
	<i>Brosimum rubescens</i>	0.21	0.38	573
	<i>Brosimum rubescens</i>	0.50	0.00	622
Peridicaceae	<i>Peridiscus lucidus</i>	1.72	0.62	681
Sapotaceae	<i>Ecclinusa guianensis</i>	0.20	0.20	606
	<i>Manilkara bidentata</i>	0.09	0.71	513
Vochysiaceae	<i>Pouteria caimito</i>	0.34	-0.28	681
	<i>Erisma bicolor</i>	1.76	0.40	473
	<i>Vochysia biloba</i>	1.09	1.03	443

4. Discussão

A obtenção de amostras botânicas de árvores tropicais é um desafio para pesquisadores. O dossel destas florestas geralmente está a 30-40 metros de altura, e os primeiros galhos só aparecem a aproximadamente 25 metros do chão. Diversas técnicas de acesso ao dossel têm sido desenvolvidas (p. ex. Mori, 1984; Perry, 1978; Perry & Williams, 1981; Whitacre, 1981), mas muitas são caras ou demoradas para implementar. Para realização de inventários florísticos em grande escala espacial são necessários métodos rápidos, seguros e baratos de acesso ao dossel.

O uso de garras não é recomendado pelos danos óbvios que provoca no tronco das árvores escaladas. No entanto, nossos resultados demonstram que os ferimentos causados às árvores não afetaram o crescimento e a sobrevivência das árvores, em um intervalo de no mínimo um ano e meio. É possível que os danos só sejam perceptíveis em longo prazo, mas parece que uma única escalada tem pouco efeito em comparação com processos naturais como a queda de árvores e quebra de galhos. É pouco provável que um efeito

na mortalidade seja verificado após um intervalo maior de tempo porque as feridas, após 2 anos, já estão cicatrizadas e o risco de infecção por patógenos diminui. O dano causado pelo uso da garra poderia causar um declínio no vigor das árvores, o que também não parece muito provável. No presente estudo, as árvores escaladas com garras não apresentaram um crescimento diferente do grupo controle. Phillips et al. (1998b) avaliaram o efeito da coleta de material botânico, que inclui a escalada com garras em alguns indivíduos, após um intervalo 5 anos da coleta e não observaram efeito na mortalidade das árvores.

Outra possibilidade é que a resposta ao dano não se manifeste no crescimento ou sobrevivência, mas afete processos como a produção de metabólitos secundários ou outros compostos envolvidos na defesa da planta a patógenos. Um investimento extra na defesa poderia comprometer aspectos reprodutivos como a produção de flores e frutos e, desta maneira, o efeito das garras seria sentido nas próximas gerações. No entanto, não foram preocupações com efeitos sutis deste tipo que levaram à recomendação de evitar o uso de garras.

Os resultados deste estudo referem-se aos indivíduos com DAP entre 24 e 42,2 cm. Não se sabe se outras classes de diâmetro respondem da mesma maneira ao uso das garras. Também não se pode garantir que todas as espécies responderão de maneira semelhante ao uso da garra. Neste estudo, as 35 espécies estudadas apresentaram uma variedade grande de tipos de casca e densidade da madeira; entretanto, não foram observadas diferenças espécie-específicas no crescimento ou mortalidade das árvores. Também não foi observada uma seleção por categorias taxonômicas entre as árvores escaladas. Embora os escaladores tenham comentado que preferiam não escalar árvores com látex, não houve diferenças significativas entre famílias na proporção de árvores escaladas. Parece que a escolha das árvores para escalada é definida principalmente com base no diâmetro e na posição espacial da mesma, de modo a permitir a coleta do maior número de indivíduos em uma única subida, uma vez que várias árvores vizinhas podem ser coletadas a partir de uma única árvore escalada.

É possível a existência de alguma interação entre o uso das garras e características do ambiente (fertilidade do solo, umidade do solo) ou época do ano (seca, chuva), o que favoreceria o ataque por patógenos ou comprometeria

uma resposta da planta aos danos provocados pelas garras. No entanto, os dados foram coletados em todos meses do ano e em uma variedade de ambientes típicos da Amazônia Central. Outros estudos são necessários, mas este estudo mostra que muitas das dúvidas sobre o efeito de garras poderiam ter sido solucionadas se os pesquisadores tivessem simplesmente registrado quais árvores foram escaladas.

Nas parcelas permanentes da Reserva Ducke, as garras foram utilizadas em cerca de 2% das árvores com diâmetro entre 30-35 cm. Esta classe representa cerca de 18% da biomassa arbórea viva de uma parcela de 1 ha e qualquer dano a estes indivíduos poderia representar um forte efeito na dinâmica da biomassa arbórea das parcelas monitoradas. No entanto, o uso de garras para escalada de árvores não afetou a sobrevivência ou o crescimento das árvores, durante o intervalo de estudo (2 anos). Portanto, conclusões resultantes de observações de crescimento e mortalidade das árvores obtidas nas parcelas permanentes da Reserva Ducke, no intervalo deste estudo (Capítulos 2 e 3), não poderão ser atribuídas ao efeito do uso de garras na escalada de árvores.

Embora ainda existam algumas lacunas quanto aos possíveis efeitos do uso das garras para a coleta de material botânico, seu uso não deve ser descartado. As garras representam um método rápido, simples e barato de acesso ao dossel. São especialmente úteis em áreas tropicais de difícil acesso, para realização de inventários rápidos, e em projetos com orçamento limitado. As garras são relativamente leves e fáceis de transportar, em comparação com outras técnicas de escalada em árvores. No entanto, por precaução, seu uso não deve ser indiscriminado. Escaladas freqüentes no mesmo indivíduo devem ser evitadas. Neste estudo, cada indivíduo foi escalado apenas uma vez. Portanto, não foi possível avaliar o efeito de escaladas repetidas no mesmo indivíduo.

CAPÍTULO 5 – DISCUSSÃO GERAL

As estimativas de biomassa arbórea viva acima do chão (AGLB) encontradas neste estudo (média = 321,8 Mg/ha, IC95% = 10,4 Mg/ha) foram semelhantes a outras obtidas para a Amazônia Central (Laurance et al., 1999). Este estudo também confirmou a tendência de aumento na biomassa da floresta registrado por outros autores (Phillips et al., 1998a; Baker et al., 2004). No entanto, a distribuição da AGBM e a taxa de mudança da biomassa variaram espacialmente.

Aproximadamente 30% da variação na AGLB esteve associada com variações nas características do solo, o que corrobora as estimativas de Laurance et al. (1999). Estes autores relacionaram a variação nas estimativas de biomassa à variação na disponibilidade de nitrogênio. No entanto, é provável que a quantidade de nitrogênio no solo seja o resultado e não a causa da quantidade de biomassa viva acima do solo.

Nos trópicos, os nutrientes geralmente têm pouca relação com a biomassa arbórea (Sollins, 1998), mas a textura do solo pode influenciar direta ou indiretamente uma cadeia de relações entre matéria orgânica, íons e drenagem do solo (Silver et al., 2000; Fearnside & Leal Filho, 2001). Neste estudo, mostrei que a relação da AGLB com as características minerais do solo é tão forte quanto à relação com as variáveis do solo que incluem características minerais e nutrientes importantes para as plantas.

A relação entre AGLB e solo mineral tem importância prática, além de teórica. Mapas de solo geralmente são baseados em características minerais do solo e não incluem informações precisas sobre a distribuição de nutrientes. Estes mapas já podem ser utilizados para melhorar as estimativas de biomassa arbórea viva na Amazônia Central. Mais importante ainda é o resultado que a AGLB está fortemente relacionada com a topografia. Mapas detalhados de topografia são disponíveis, ou podem ser criados a partir de imagens de satélites, para áreas onde os mapas de solo são inexistentes ou imprecisos.

As taxas de aumento na AGLB também foram relacionadas com o solo mineral, mas não foram relacionadas com as características topográficas das parcelas. Previsões sobre a capacidade de estocagem da floresta precisam

levar em consideração a variação em relação ao tipo de solo. Neste estudo, a taxa de mudança da biomassa foi positiva, como em estudos anteriores (Phillips et al., 1998a; Baker et al., 2004), que consideraram parcelas que provavelmente foram localizadas preferencialmente em solos argilosos. Porém, neste estudo, as taxas de aumento geralmente foram negativas em solos arenosos, que cobrem apenas uma pequena área da Reserva Ducke. No entanto, em regiões como o alto Rio Negro, existem áreas extensas dominadas por solos arenosos. Estudos detalhados em outras áreas são necessários para determinar a taxa de aumento médio da biomassa arbórea viva para toda a Amazônia.

Previsões sobre a trajetória do aumento em biomassa também precisarão considerar que nem todas as classes de árvores estão acumulando biomassa da mesma maneira. A tendência geral é para um aumento maior nas classes menores (Chave et al., 2003). O efeito deste aumento, quando estas árvores menores começarem a competir com as maiores, ainda é imprevisível.

Este estudo obteve dois resultados importantes, relacionados aos métodos de coleta e análise dos dados para as estimativas de AGLB. Existe preocupação com os efeitos de coletas botânicas, especialmente o uso de garras para escalar árvores (Phillips et al., 1998b). No entanto, as garras não tiveram efeito detectável na mortalidade ou crescimento das árvores na Reserva Ducke. Sugere-se que as árvores escaladas com garras em parcelas permanentes sejam registradas e monitoradas em estudos futuros, embora pareça que o uso de garras tenha pouco efeito nas árvores escaladas.

A área de parcelas permanentes pode variar dependendo do uso de área horizontal (área de mapa) ou de área do terreno contida na parcela, de acordo com a decisão do pesquisador. Em geral, é recomendado que a parcela seja delimitada usando a área horizontal (Condit, 1998; Phillips & Baker, 2002), mas que a área de terreno seja utilizada nas estimativas de densidade. Isto faz sentido para pequenos organismos terrícolas, mas pode não ser apropriado para as árvores. Este estudo mostrou que as estimativas de AGLB não estão relacionadas com a inclinação do terreno quando as parcelas possuem a mesma área horizontal. No entanto, as estimativas de AGLB estão relacionadas com a inclinação quando as parcelas têm a mesma área de

terreno, o que implica que a área de terreno varia proporcionalmente com a inclinação do terreno.

É provável que as árvores em florestas tropicais sejam limitadas pela área disponível para as copas, em um "jogo de soma zero" (Hubbell, 1995), no qual todos os espaços são ocupados e nenhuma espécie pode aumentar em abundância sem o decréscimo equivalente de outra espécie. Dentro de uma parcela pequena, provavelmente as árvores tendem a compensar as diferenças no terreno e mantêm o nível das copas relativamente horizontal. Isto é uma explicação provável para a relação mais estreita entre a AGLB e a área horizontal do que entre a AGLB e a área do terreno. De qualquer forma, extrapolações da AGLB para áreas maiores provavelmente serão baseadas em áreas de mapa. Portanto, é recomendável que os resultados das estimativas de AGLB sejam registrados em relação à área de mapa, além da área do terreno.

A Floresta Amazônica tem um papel importante no orçamento global do carbono (Fearnside, 2003), mas ainda temos poucos dados para previsões seguras. A metodologia utilizada na Reserva Ducke se mostrou eficaz e relativamente barata para estudos de longo prazo sobre a dinâmica da biomassa arbórea na Amazônia Central. A instalação de sistemas semelhantes em outras áreas poderia ser uma maneira eficiente para rapidamente melhorar nosso conhecimento da dinâmica da biomassa acima do solo na Amazônia.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Alves, D.; Soares, J.V.; Amaral, S.; Mello, E.M.K.; Almeida, S.A.S.; da Silva, O.F. & Silveira, A.M. 1997. Biomass of primary and secondary vegetation in Rondônia, Western Brazilian Amazon. *Global Change Biology*, 3: 451-461.
- Artaxo, P. 2004. As mudanças climáticas globais e a Amazônia. *Ciência Hoje*, 35(206): 40-42.
- Baker, T.R.; Phillips, O.L.; Malhi, Y.; Almeida, S.; Arroyo, L.; Di Fiore, A.; Erwin, T.; Higuchi, N.; Killeen, T.J.; Laurance, S.G.; Laurance, W.L.; Lewis, S.L.; Monteagudo, A.; Neill, D.A.; Núñez Vargas, P.; Pitman, N.C.A.; Silva, J.N.M. & Vásquez Martínez, R. 2004. Increasing biomass in Amazonian forest plots. *Phil. Trans. R. Soc. London*, 359: 353-365.
- Becker, P.; Rabenold, P.E.; Idol, J.R. & Smith, A.P. 1988. Water potential gradients for gaps and slopes in a Panamanian tropical moist forest's dry season. *Journal of Tropical Ecology*, 4: 173-184.
- Belbin, L. 1992. *PATN: Patterns Analysis Package*. CSIRO, Canberra, Australia.
- Bellingham, P.J.; Tanner, E.V.J. 2000. The influence of topography on tree growth, mortality, and recruitment in a Tropical Montane Forest. *Biotropica*, 32(3):378-384.
- Bierregaard Jr., R.O. & Gascon, C. 2001. The Biological Dynamics of Forest Fragments Project: overview and history of a long-term conservation project. In: Bierregaard Jr., R.; Gascon, C.; Lovejoy, T.E. & Mesquita, R.C.G. (Eds.). *Lessons from Amazonia: The ecology and conservation of a fragmented forest*. Yale University Press. p.5-12.
- Brown, I.F.; Martinelli, L.A.; Wayt Thomas, W.; Moreira, M.Z.; Cid Ferreira, C.A. & Victoria, R.A. 1995. Uncertainty in the biomass of Amazonian forests: An example from Rondônia, Brazil. *Forest Ecology and Management*, 75: 175-189.
- Brown, S. & Lugo, A.E. 1992. Aboveground biomass estimates for tropical moist forests of the Brazilian Amazon. *Interciencia*, 17(1): 8-18.
- Brown, S. 1997. *Estimating biomass and biomass change of tropical forest: a primer*. FAO Forestry Paper 134. Food and Agriculture Organisation, Roma.
- Chambers, J.Q.; Higuchi, N.; Tribuzy, E.S. & Trumbore, S.E. 2001. Carbon sink for a century. *Nature*, 410:429.
- 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.

- Chave, J.; Condit, R.; Lao, S.; Caspersen, J.P.; Foster, R.B. & Hubbell, S.P. 2003. Spatial and temporal variation of biomass in a tropical forest: results from a large census plot in Panama. *Journal of Ecology*, 91: 240-252.
- Chave, J.; Riéra, B. & Dubois, M. 2001. Estimation of biomass in a neotropical forest of French Guiana: spatial and temporal variability. *Journal of Tropical Ecology*, 17: 79-96.
- Clark, D.A. 2002. Are tropical forests an important carbon sink? Reanalysis of the long-term plot data. *Ecological Applications*, 12(1): 3-7
- Clark, D.A. & Clark, D.B. 1999. Assessing the growth of tropical rain forest trees: issues for forest modeling and management. *Ecological Applications*, 9(3): 981-997.
- Clark, D.B. & Clark, D.A. 1996. Abundance, growth and mortality of very large trees in neotropical lowland rain forest. *Forest Ecology and Management*, 80: 235-244.
- Clark, D.B. & Clark, D.A. 2000. Landscape-scale variation in forest structure and biomass in a tropical rain forest. *Forest Ecology and Management*, 137: 185-198.
- Clark, D.B.; Palmer, M.W. & Clark, D.A. 1999. Edaphic factors and the landscape-scale distribution of tropical rain forest trees. *Ecology*, 80(8): 2662-2675.
- Clark, D.B.; Clark, D.A. & Read, J. 1998. Edaphic variation and the mesoscale distribution of tree species in a neotropical rain forest. *Journal of Ecology*, 86: 101-112.
- Condit, R. 1995. Research in large, long-term tropical forest plots. *Trends in Ecology and Evolution*, 10(1): 18-22.
- Condit, R. 1998. *Tropical Forest census plot: methods and results from Barro Colorado Island, Panama and a comparison with other plots*. Springer-Verlag, Alemanha. 211p.
- da Silva, R.P.; Santos, J.; Tribuzy, E.S.; Chambers, J.Q.; Nakamura, S. & Higuchi, N. 2002. Diameter increment and growth patterns for individual tree growing in Central Amazon, Brazil. *Forest Ecology and Management*, 166: 295-301.
- Daws, M.I.; Mullins, C.E.; Burslem, D.F.R.P.; Paton, S.R. & Dalling, J.W. 2002. Topographic position affects the water regime in a semideciduous tropical forest in Panamá. *Plant and soil*, 238: 79-90.
- Delaney, M.; Brown, S.; Lugo, A.E.; Torres-Lezama, A. & Bello Quintero, N. 1997. The distribution of organic carbon in major components of forests

- located in five life zones of Venezuela. *Journal of Tropical Ecology*, 13:697-708.
- Drake, J.B.; Dubayah, R.O.; Clark, D.B.; Knox, R.G.; Blair, J.B.; Hofton, M.A.; Chazdon, R.L.; Weishampel, J.F. & Prince, S.D. 2002. Estimation of tropical Forest structural characteristics using large-footprint lidar. *Remote Sensing of Environment*, 79: 305-319.
- Duivenvoorden, J.F. & Lips, J.M. 1998. Mesoscale patterns of tree species diversity in Colombian Amazonia. In: Dallmeier, F. & Comiskey, J.A. (Eds.). *Forest Biodiversity in North, Central and South America and Caribbean*. MAB, vol 21. UNESCO & The Parthenon Publishing Group.
- Fearnside, P.M. 1996. Amazonian deforestation and global warming: carbon stocks in vegetation replacing Brazil's Amazon forest. *Forest Ecology and Management*, 80: 21-34.
- Fearnside, P.M. 1999. Biodiversity as an environmental service in Brazil's Amazonian forest: risks, value and conservation. *Environmental Conservation*, 26(4): 305-321.
- Fearnside, P. M. 2001. Soybean cultivation as a threat to the environment in Brazil. *Environmental Conservation*, 28(1): 23-28.
- Fearnside, P.M. 2003. *A Floresta Amazônica nas mudanças globais*. INPA, Manaus, Amazonas. 134 p.
- Fearnside, P.M. & Leal Filho, N. 2001. Soil and development in Amazonia: Lessons from the Biological Dynamics of Forest Fragment Project. In: Bierregaard Jr., R.; Gascon, C.; Lovejoy, T.E. & Mesquita, R.C.G. (Eds.). *Lessons from Amazonia: The ecology and conservation of a fragmented forest*. Yale University Press. p.291-312.
- Grace, J. 2004. Understanding and managing the global carbon cycle. *Journal of Ecology*, 92: 189-202.
- Grace, J.; Malhi, Y.; Lloyd, J.; McIntyre, J.; Miranda, A. C.; Meir, P. & Miranda, H.S. 1996. The use of eddy covariance to infer the net carbon dioxide uptake of Brazilian rainforest. *Global Change Biology*, 2: 209-217.
- Guillaumet, J.; Kahn, F. 1982. Estrutura e dinamismo da floresta. *Acta Amazonica*, 12(4): 61-77.
- Henderson, A.; Scariot, A. 1993. A flórua da Reserva Ducke, I: Palmae (Arecaceae). *Acta Amazonica*, 23(4): 349-370.
- Higuchi, N.; Santos, J.D.; Ribeiro, R.J.; Minette, L. & Biot, Y. 1998. Biomassa da parte aérea da vegetação da floresta tropical úmida de terra-firme da Amazônia Brasileira. *Acta Amazonica*, 28: 153-166.

- Houghton, R.A.; Lawrence, K.T.; Hackler, J.L. & Brown, S. 2001. The spatial distribution of forest biomass in the Brazilian Amazon: a comparison of estimates. *Global Change Biology*, 7: 731-746.
- Houghton, R.A.; Skole, D.L.; Nobre, C.A.; Hackler, J.L.; Lawrence, K.T. & Chomentowski, W.H. 2000. Annual fluxes of carbon from deforestation and regrowth in the Brazilian Amazon. *Nature*, 403: 301-304.
- Hubbell, S. P. 1995. Towards a theory of biodiversity and biogeography on continuous landscapes. In: Carmichael, G.R.; Folk, G.E. & Schnoor, J.L. (Eds.). *Preparing for global change: a Midwestern perspective*. SPB Academic Publishing, Amsterdam. p. 171-199.
- IBGE. 1997. *Diagnóstico ambiental da Amazônia Legal*. IBGE, Rio de Janeiro. (CD-Rom).
- Johnson, C.; Zarin, D.J. & Johnson, A.H. 2000. Post-disturbance aboveground biomass accumulation in global secondary forests. *Ecology*, 81(5): 1395-1401.
- Kahn, F. & Castro, A. 1985. The palm community in a forest of Central Amazonia, Brazil. *Biotropica*, 17(3): 210-216.
- Kahn, F. 1987. The distribution of palms as a function of local topography in Amazonian terra-firme forests. *Experientia*, 43: 251-259.
- Kapos, V.; Pallant, E.; Bien, A. & Freskos, S. 1990. Gap frequencies in lowland rain forest sites on contrasting soils in Amazonian Ecuador. *Biotropica*, 22(3): 218-225.
- Keller, M.; Palace, M. & Hurtt, G. 2001. Biomass estimation in the Tapajós National Forest, Brazil. Examination of sampling and allometric uncertainties. *Forest Ecology and Management*, 154: 371-382.
- Klinge, H. & Rodrigues, W.A. 1973. Biomass estimation in a central Amazonian rain forest. *Act. Cient. Venez.*, 24: 225-237.
- Korning, J. & Balslev, H. 1994. Growth rates and mortality patterns of tropical lowland tree species and the relation to forest structure in Amazonian Ecuador. *Journal of Tropical Ecology*, 10: 151-166.
- Laurance, W.F.; Albernaz, A.K.M.; da Costa, C. 2001. Is deforestation accelerating in the Brazilian Amazon? *Environmental Conservation*, 28(4):305-311.
- Laurance, W.F.; Fearnside, P.M.; Laurance, S.G.; Delamonica, P.; Lovejoy, T.E.; Rankin-de-Merona, J.M.; Chambers, J. & Gascon, C. 1999. Relationship between soils and Amazon forest biomass: a landscape-scale study. *Forest Ecology and Management*, 118: 127-138.

- Laurance, W.F.; Laurance, S.G.; Ferreira, L.V.; Rankin-de-Merona, J.; Gascon, C. & Lovejoy, T.E. 1997. Biomass collapse in Amazonian forest fragments. *Science*, 278: 1117-1118.
- Laurance, W.F.; Nascimento, H.E.M.; Laurance, S.G.; Condit, R.; D'Angelo, S. & Andrade, A. 2004a. Inferred longevity of Amazonian rainforest trees based on a long-term demographic study. *Forest Ecology and Management*, 190: 131-143.
- Laurance, W.F.; Oliveira, A.A.; Laurance, S.G.; Condit, R.; Nascimento, H.E.M.; Sanchez-Thorin, A.C.; Lovejoy, T.E.; Andrade, A.; D'Angelo, S.; Ribeiro, J.E. & Dick, C.W. 2004b. Pervasive alteration of tree communities in undisturbed Amazonian forest. *Nature*, 428: 171-174.
- Lescure, J.-P.; Boulet, R. 1985. Relationships between soil and vegetation in a tropical rain forest in French Guiana. *Biotropica*, 17(2):155-164.
- Lewis, S.L.; Phillips, O.L.; Baker, T.R.; Lloyd, J.; Malhi, Y.; Almeida, S.; Higuchi, N.; Laurance, W.L.; Neill, D.A.; Silva, J.N.M.; Terborgh, J.; Torres Lezama, A.; Vásquez Martínez, R.; Brown, S.; Chave, J.; Kuebler, C; Núñez Vargas, P. & Vinceti, B. 2004. Concerted changes in tropical forest structure and dynamics: evidence from 50 South American long-term plots. *Phil. Trans. R. Soc. London*, 359: 421-436.
- Lieberman, M.; Lieberman, D. 1994. Patterns of density and dispersion of forest trees. In: McDade, L.A.; Bawa, K.; Hespenheide, H.A.; Hartshorn, G.S. (Eds.). *La Selva: Ecology an natural history of a neotropical forest*. The University of Chicago Press, Chicago. p.106-119.
- Lieberman, M.; Lieberman, D.; Hartshorn, G.S. & Peralta, R. 1985. Small-scale altitudinal variation in lowland wet tropical forest vegetation. *Journal of Ecology*, 73: 505-516.
- Lucas, R.M.; Honzak, M.; Amaral, I.; Curran, P.J.; Foody, G.M. & Amaral, S. 1998. Composição florística, biomassa, e estrutura de florestas tropicais em regeneração: uma avaliação por sensoriamento remoto. In: Gascon, C. & Moutinho, P. (Eds.). *Floresta Amazônica: dinâmica, regeneração e manejo*. Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, Manaus, AM. p. 61-82.
- Lucas, Y.; Chauvel, A.; Boulet, R.; Ranzani, G. & Scatolini, F. 1984. Transição latossolos-podzóis sobre a Formação Barreiras na Região de Manaus, Amazônia. *Revista Brasileira de Ciência do Solo*, 8: 325-335.
- Lugo, A. E. & Brown, S. 1992. Tropical forests as sinks of atmospheric carbon. *Forest Ecology and Management*, 54: 239-255.
- Luizão, R.C.C.; Luizão, F.J.; Paiva, R.Q.; Monteiro, T.F.; Sousa, L.S. & Kruijt, B. 2004. Variation of carbon and nitrogen cycling processes along a topographic gradient in a Central Amazonian forest. *Global Change Biology*, 10: 592-600.

- Magnusson, W.E. 2002. Um sistema de amostragem da biota da Reserva Florestal Adolpho Ducke. In: *Resumos do 19º Congresso Brasileiro de Entomologia*, Sociedade Entomológica do Brasil, Manaus, Amazonas.
- Malhi, Y. & Grace, J. 2000. Tropical forests and atmospheric carbon dioxide. *Trends in Ecology and Evolution*, 15(8): 332-337.
- Malhi, Y.; Phillips, O.L.; Baker, T.R.; Lloyd, J.; Almeida, S.; Frederiksen, T.; Grace, J.; Higuchi, N.; Killeen, T.; Laurance, W.F.; Leão, C.; Lewis, S.L.; Meir, P.; Monteagudo, A.; Neill, D.; Núñez, V.P.; Panfil, S.N.; Pitman, N.; Rudas-LI, A.; Salomão, R.; Saleska, S.; Silva, N.; Silveira, M.; Sombroeck, W.G.; Valencia, R.; Vasquez, M.R.; Vieira, I. & Vinceti, B. 2002. An international network to understand the biomass and dynamics of Amazonian forests (RAINFOR). *Journal of Vegetation Science*, 13: 439-450.
- Malhi, Y.; Nobre, A.D.; Grace, J.; Kruijt, B.; Pereira, M.G.P.; Culf, A. & Scott, S. 1998. Carbon dioxide transfer over a Central Amazonian rain forest. *Journal of Geophysical Research*, 103: 31593-31612.
- Marques-Filho, A. O.; Ribeiro, M. N. G.; Santos, J. M. 1981. Estudos climatológicos da Reserva Florestal Ducke, Manaus, AM. IV- Precipitação. *Acta Amazonica*, 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 spatial distribution*. Bachelor Thesis. Humboldt-Universität Zu Berlin. Berlin. 46 p.
- Moffett, M.W. & Lowman, M.D. 1995. Canopy access techniques. In: Lowman, M.D. & Nadkarni, N.M. (Eds.). *Forest canopies*. Academic Press, San Diego, California. p. 587-603.
- Mori, S.A. & Prance, G.T. 1987. A guide to collecting Lecythidaceae. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 74: 321-330.
- Mori, S.A. 1984. Use of "Swiss Tree Grippers" for making botanical collections of tropical trees. *Biotropica*, 16(1): 79-80.
- Nascimento, H.E.M. & Laurance, W.F. 2002. Total aboveground biomass in central Amazonian rainforest: a landscape-scale study. *Forest Ecology and Management*, 168: 311-321.
- Nascimento, H.E.M. 2002. *Biomassa total acima do solo e a fragmentação de floresta de terra-firme na Amazônia Central*. Tese de doutorado, Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, Manaus, Amazonas. 98p.
- Nelson, B.W. 1994. Natural forest disturbance and change in the Brazilian Amazon. *Remote Sensing Reviews*, 10: 105-125.

- Nepstad, D.C.; Veríssimo, A.; Alencar, A.; Nobre, C.; Lima, E.; Lefebvre, P.; Schlesinger, P.; Potter, C.; Moutinho, P.; Mendoza, E.; Cochrane, M. & Brooks, V. 1999. Large-scale impoverishment of Amazonian forests by logging and fire. *Nature*, 398: 505-508.
- Perry, D.R. 1978. A method of access into the crowns of emergent and canopy trees. *Biotropica*, 10(2): 155-157.
- Perry, D.R. & Williams, J. 1981. The tropical rain forest canopy: A method of providing total access. *Biotropica*, 13(4): 283-285.
- Phillips, O.L.; Malhi, Y.; Higuchi, N.; Laurance, W.F.; Núñez, P.V.; Vásquez, R.M.; Laurance, S.G.; Ferreira, L.V.; Stern, M.; Brown, S. & Grace, J. 1998a. Changes in the carbon balance of tropical forests: evidence from long-term plots. *Science*, 282: 439-442.
- Phillips, O. L.; V. Nuñez, P. & Timaná, M.E. 1998b. Tree mortality and collecting botanical vouchers in tropical forests. *Biotropica*, 30(2): 298-305.
- Phillips, O.L. & Baker, T.R. 2002. Field manual for plot establishment and remeasurement. (<http://www.geog.leeds.ac.uk/projects/rainfor/>).
- Phillips, O.L. & Gentry, A.H. 1994. Increasing turnover through time in tropical forests. *Science*, 261: 954-958.
- Phillips, O.L.; Núñez Vargas, P.; Monteagudo, A.L.; Cruz, A.P.; Zans, M.E.C.; Sánchez, W.G.; Yli-Halla, M. & Rose, S. 2003. Habitat association among Amazonian tree species: a landscape-scale approach. *Journal of Ecology*, 91: 757-775.
- Phillips, O.L.; Baker, T.R.; Arroyo, L.; Higuchi, N.; Killeen, T.J.; Laurance, W.L.; Lewis, S.L.; Lloyd, J.; Malhi, Y.; Monteagudo, A.; Neill, D.A.; Núñez Vargas, P.; Silva, J.N.M.; Terborgh, J.; Vásquez Martínez, R.; Alexiades, M.; Almeida, S.; Brown, S.; Chave, J.; Comiskey, J.A.; Czimczik, C.I.; Di Fiore, A.; Erwin, T.; Kuebler, C.; Laurance, S.G.; Nascimento, H.E.M.; Olivier, J.; Palacios, W.; Patiño, S.; Pitman, N.C.A.; Quesada, C.A.; Saldias, M.; Torres Lezama, A. & Vinceti, B. 2004. Pattern and process in Amazon tree turnover, 1976-2001. *Phil. Trans. R. Soc. London*, 359: 381-407.
- Pires, J.M. & Prance, G.T. 1985. The vegetation types of the Brazilian Amazon. In: Prance, G.T.; Lovejoy, T.E. (Eds.). *Key Environments: Amazonia*. Pergamon Press. New York. p. 109-145.
- Ribeiro, J.E.L.S.; Hopkins, M.G.; Vicentini, A.; Sothers, C.A.; Costa, M.A.S.; Brito, J.M.; Souza, M.A.D.; Martins, L.H.P.; Lohmann, L.G.; Assunção, P.A.C.L.; Pereira, E. C., Silva, C.F.; Mesquita, M.R.; Procópio, L. 1999. *Flora da Reserva Ducke: Guia de Identificação das Plantas Vasculares de uma Floresta de Terra Firme na Amazônia Central*. INPA, Manaus.

- Ribeiro, J.E.L.S.; Nelson, B.W.; Silva, M.F.; Martins, L.S.S. & Hopkins, M. 1994. Reserva Florestal Ducke: diversidade e composição da flora vascular. *Acta Amazonica*, 24 (1/2): 19-30.
- Ruokolainen, K.; Linna, A.; Tuomisto, H. 1997. Use of Melastomataceae and pteridophytes for revealing phytogeographical patterns in Amazonian rain forests. *Journal of Tropical Ecology*, 13: 243-256.
- Sabatier, D.; Grimaldi, M.; Prévost, M.-F.; Guillaumet, J.; Godron, M.; Dosso, M. & Curmi, P. 1997. The influence of soil cover organization on the floristic and structural heterogeneity of a Guianan rain forest. *Plant Ecology*, 131: 81-108.
- Saldarriaga, J.G.; West, D.C.; Tharp, M.L. & Uhl, C. 1988. Long-term chronosequence of forest succession in the upper Rio Negro of Colombia and Venezuela. *Journal of Ecology*, 76: 938-958.
- Salomão, R.P.; Nepstad, D.C. & Vieira, I.C.G. 1998. Biomassa e estoque de carbono de florestas tropicais primárias e secundárias. In: Gascon, C. & Moutinho, P. (Eds.). *Floresta Amazônica: dinâmica, regeneração e manejo*. Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, Manaus, AM. p. 99-120.
- Sheil, D. 1995. A critique of permanent plot methods and analysis with examples from Budongo Forest, Uganda. *Forest Ecology and Management*, 77: 11-34.
- Sheil, D. & May, R.M. 1996. Mortality and recruitment rate evaluations in heterogeneous tropical forests. *Journal of Ecology*, 84 (1): 91-100.
- Sheil, D.; Jennings, S. & Savill, P. 2000. Long-term permanent plot observations of vegetation dynamics in Budongo, a Ugandan rain forest. *Journal of Tropical Ecology*, 16: 765-800.
- Silver, W.L.; Neff, J.; McGroddy, M.; Veldkamp, E.; Keller, M. & Cosme, R. 2000. Effects of soil texture on belowground carbon and nutrient storage in a lowland Amazonian forest ecosystem. *Ecosystems*, 3: 193-209.
- Skole, D. & Tucker, C. 1993. Tropical deforestation and habitat fragmentation in the Amazon: satellite data from 1978 to 1988. *Science*, 260: 1905-1910.
- Sollins, P. 1998. Factors influencing species composition in tropical lowland rain forest: does soil matter? *Ecology*, 79(1): 23-30.
- Sombroek, W.G. 2000. Amazon land forms and soils in relation to biological diversity. *Acta Amazonica*, 30:81-100.
- Systat. 1998. *Systat version 8*. SPSS, Inc., USA.
- Takyu, M.; Aiba, S. & Kitayama, K. 2003. Changes in biomass, productivity and decomposition along topographical gradients under different geological

- conditions in tropical lower montane forests on Mount Kinabalu, Borneo. *Oecologia*, 134: 397-404.
- Tanner, E.V.J. 1980. Studies on the biomass and productivity in a series of montane rain forests in Jamaica. *Journal of Ecology*, 68: 573-588.
- Tello, J.C.R. 1995. *Aspectos fitossociológicos das comunidades vegetais de uma topossequência da Reserva Florestal Ducke do INPA, Manaus- AM*. Tese de doutorado, INPA/FUA, Manaus, AM. 335p.
- Tuomisto, H.; Ruokolainen, K.; Aguilar, M. & Sarmiento, A. 2003. Floristic patterns along a 43-km long transect in an Amazonian rain forest. *Journal of Ecology*, 91: 743-756.
- Vasconcelos, H.L.; Macedo, A.C.C. & Vilhena, J.M.S. 2003. Influence of topography on the distribution of ground-dwelling ants in an Amazonian Forest. *Studies on Neotropical Fauna and environment*, 38(2): 115-124.
- Vitousek, P.M. & Sanford, R.L. 1986. Nutrient cycling in moist tropical forest. *Ann. Rev. Ecol. Systematics*, 17: 137-167.
- Whitacre, D.F. 1981. Additional techniques and safety hints for climbing tall trees, and some equipment and information sources. *Biotropica*, 13(4): 286-291.