

Altura de árvores no ‘arco do desmatamento’ brasileiro: árvores mais baixas no sul e sudoeste da Amazônia implicam em menor biomassa

Euler Melo Nogueira¹
Bruce Walker Nelson²
Philip Martin Fearnside²
Mabiane Batista França¹
Átila Cristina Alves de Oliveira³

¹ Programa de Pós-Graduação em Ciência de Florestas Tropicais, Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia - INPA, Av. André Araújo, nº 2936, C.P. 478, CEP 69 011-970, Manaus, Amazonas, Brasil.

² Coordenação de Pesquisas em Ecologia –CPEC, Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia - INPA, Av. André Araújo, nº 2936, C.P. 478, CEP 69 011-970, Manaus, Amazonas, Brasil.

³ Programa de Pós-Graduação em Ecologia, Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia - INPA

Tradução de:

Nogueira, E.M., Nelson, B.W., Fearnside, P.M., França, M.B., de Oliveira, A.C.A., 2008. Tree height in Brazil’s ‘arc of deforestation’: Shorter trees in south and southwest Amazonia imply lower biomass. *Forest Ecology and Management* 255, 2963-2972.
doi:10.1016/j.foreco.2008.02.002

Resumo

Este capítulo estima a diferença de estoque de biomassa por área devido as árvores serem mais baixas e mais leves no sudoeste (SW) e no sul da Amazônia (SA) comparado a floresta densa na Amazônia central (CA). As estimativas oficiais de biomassa usadas para estimar a emissão de carbono a partir do desmatamento em toda a Amazônia brasileira tem sido baseadas em relações alométricas obtidas na CA. Assim, as estimativas de emissão seriam afetadas por qualquer diferença entre as florestas na CA e aquelas no 'arco do desmatamento' onde estão concentradas as atividades de corte da floresta, ao longo da borda sul da floresta Amazônica. Em 12 sites (nos estados brasileiros do Amazonas, Acre, Mato Grosso e Pará) 763 árvores (DAP = 5 a 124 cm) foram derrubadas e medições foram feitas da altura total e do diâmetro do tronco. Na floresta densa na CA, as árvores são mais altas a um dado diâmetro que as árvores na floresta aberta dominada por bambu no SW, tanto em floresta densa livre de bambu como em florestas abertas no SA. Comparados a CA, os três tipos de floresta no arco do desmatamento ocorrem sobre solos mais férteis, experimentam uma estação seca mais longa e/ou são perturbadas por bambus semi-escandentes que causam freqüentes danos na copa. As relações observadas entre diâmetro e altura foram inconsistentes com as suposições da teoria de ecologia metabólica. Este resultado reforça o argumento que o expoente escalar alométrico (2/3) entre altura e diâmetro varia em florestas sobre diferentes substratos ou com diferentes níveis de perturbações naturais. As reduções na biomassa por área devido somente a menor altura das árvores foram 11,0%, 6,2% e 3,6%, respectivamente, nos três tipos de florestas no arco do desmatamento. Um estudo prévio tem demonstrado que estes tipos de florestas têm a madeira menos densa que floresta densa na CA. Quando os efeitos da altura das árvores e da densidade de madeira foram considerados juntos, a correção total para baixo na estimativa de biomassa por área foram 39%, 22% e 16%, respectivamente. Correções para baixo nestas florestas foram 76 Mg.ha⁻¹ (~ 21,5 Mg.ha⁻¹ para o efeito de altura somente), 65 Mg.ha⁻¹ (18,5 Mg.ha⁻¹ a partir da altura), e 45 Mg.ha⁻¹ (10,3 Mg.ha⁻¹ a partir de altura). Conseqüentemente, o estoque de biomassa e a emissão de carbono são superestimados quando relações alométricas obtidos na floresta densa são aplicadas para tipos de floresta no SW ou SA. As estimativas de biomassa e emissão na Comunicação Nacional Brasileira sob a Convenção Quadro das Nações Unidas sobre Mudanças Climáticas requerem correções para baixo devido a menor densidade de madeira e altura das árvores.

Palavras-chave:

Alometria; Carbono; Aquecimento global; Emissão de gases de efeito estufa; Floresta tropical; Densidade de madeira.

Introdução

Padrões em larga-escala, tais como fisionomia da vegetação, composição florística, *turnover* das árvores, e estoque de biomassa tem sido recentemente descritos para a vegetação Amazônica (Eva et al., 2004; Houghton et al., 2001; Malhi et al., 2006; Phillips et al., 2004; Terborgh and Andresen, 1998; ter Steege et al., 2000, 2006). Classificações convencionais têm geralmente assumido que a região Amazônica tem dois tipos principais de florestas, identificadas como floresta ‘densa’ e ‘aberta’ (Veloso et al., 1991). A floresta densa é mais extensiva (Brasil, IBGE, 1997) e tem a madeira mais densa (Chave et al., 2006; Nogueira et al., 2005, 2007), resultando nesta floresta um maior estoque de biomassa que na floresta aberta (Malhi et al., 2006). A área basal total por hectare tem sido claramente demonstrada ser maior na Amazônia central que na borda sul da região, principalmente devido a diferenças na abundância de pequenas árvores (Baker et al., 2004; Malhi et al., 2006). Enquanto florestas densas estão sobre solos pobres, florestas abertas ocorrem sobre solos mais férteis na porção sul da Amazônia brasileira (Brasil, RadamBrasil, 1973-1983; Brown and Prance, 1987; Malhi et al., 2004; Sombroek, 2000). A radiação solar é mais sazonal e a estação seca é mais longa na floresta aberta, afetando a diversidade de espécies de árvores e a produtividade primária líquida acima do solo (Baker et al., 2004; Chave et al., 2006; Laurance et al., 2006; Malhi et al., 2004; Meinzer et al., 1999, 2001; ter Steege et al., 2003, 2006; Tuomisto et al., 1995).

Dois tipos de florestas abertas perturbadas pela abundância de lianas ou bambu semi-escandentes cobrem 366.000 km² do sul da Amazônia brasileira (Brasil, IBGE, 1997). Recentes aberturas e pequenas áreas de baixa estatura ocuparam 40% de uma floresta dominada por lianas no leste da Amazônia (Gerwing and Farias, 2000). Florestas dominadas por bambu semi-escandentes (*Guadua* spp.) é também largamente compostas de manchas perturbadas. Estas florestas ricas em aberturas mantêm mais espécies de árvores pioneiras de rápido crescimento. Conseqüentemente, a densidade da madeira é menor que em floresta densa vizinha sem trepadeiras (Nelson et al., 2006). Em florestas abertas perturbadas por bambu semi-escandentes ou lianas (Putz et al., 1983; Putz, 1984; Schnitzer et al., 2000; Silveira, 1999), as árvores menores sofrem dano no tronco e perda de altura (Clark and Clark, 2001; Griscom and Ashton, 2006). Na Amazônia Peruana, Griscom and Ashton (2006) encontraram que, na presença da abundante trepadeira *Guadua* spp., árvores 5-29 cm no diâmetro alcançam uma média de altura que foi cerca de 50-55% do que árvores na mesma classe de tamanho em parcelas vizinhas livres de bambu. Griscom and Ashton (2006) atribuíram esta diferença a danos na copa e no tronco. Árvores maiores que 30 cm de DAP foram na sua maioria além do alcance do bambu e estas demonstraram não haver diferença na altura média entre as parcelas vizinhas com e sem bambu. Em uma floresta aberta dominada por liana na Amazônia boliviana, Alvira et al. (2004) encontraram que grande porcentagem das árvores estavam infestadas em todas as classes de tamanho de DAP; as árvores maiores tendo mais alta frequência e abundância. Árvores com lianas têm mais dano nas copas que árvores sem lianas.

Diferenças na altura total das árvores são também esperadas entre tipos de florestas Amazônicas devido a diferenças nas interações ecológicas, tais como a mortalidade de árvores, desenvolvimento de árvores do sub-bosque, competição e composição florística, as quais afetam os padrões da estrutura vertical e horizontal no dossel da floresta (Griscom and Ashton, 2003; Latham et al., 1998; Laurance et al., 2006; Lugo and Scatena, 1996; Muller-Landau et al., 2006; Weiner and Thomas, 1992). Assim, relações alométricas (tais como o relacionamento entre diâmetro do fuste, altura da árvore, diâmetro da copa e densidade de

madeira) seriam úteis para o entendimento da estrutura e dinâmica das florestas tropicais e as interações competitivas entre as espécies de árvores (Bohlman and O'Brien, 2006; O'Brien et al., 1995; Perez, 1970; van Gelder et al., 2006; Weiner and Thomas, 1992). Além disso, o entendimento da variação nos padrões alométricos entre as florestas Amazônicas é provável ser útil para aperfeiçoar a base da teoria do relacionamento escalar universal entre o diâmetro e o tamanho da árvore (Enquist, 2002; Enquist et al., 1999; Muller-Landau et al., 2006; Niklas and Spatz, 2004).

A variação na estrutura vertical das florestas pode afetar diretamente o estoque de biomassa. Em floresta de transição (aberta), as árvores podem ser mais baixas a um dado diâmetro quando comparadas a árvores em floresta densa na Amazônia central, e obviamente o caule mais curto de mesmo diâmetro teria menos biomassa. Similarmente, caules com densidade mais leve com o mesmo volume têm menos biomassa.

Recentes estudos de biomassa das florestas Amazônicas aplicaram correções para a densidade da madeira e reconheceram a necessidade de adaptação alométrica para aperfeiçoar as estimativas de biomassa, principalmente na borda sul da Amazônia (Baker et al., 2004; Malhi et al., 2004, 2006). No entanto, se não são feitas correções para o efeito de altura, a biomassa seria superestimada por relações alométricas derivadas a partir estudos na Amazônia central. Recentes estudos de densidade de madeira (Nogueira et al., 2007), combinado com apropriado entendimento da estrutura do sul das florestas Amazônicas, pode fornecer substancial discernimento a cerca do impacto das mudanças na cobertura e uso da terra sobre o ciclo global do carbono. Isto porque a borda sul da Amazônia inclui o 'arco do desmatamento', que constitui a fonte predominante de emissão de carbono a partir do desmatamento no Brasil. Esta é também a área onde permanecem as maiores incertezas nas estimativas de estoque de carbono (Houghton et al., 2000, 2001; Nepstad et al., 2001; Nogueira et al., 2007).

Neste estudo é avaliado se as árvores nas florestas do sudoeste e sul da Amazônia são mais baixas a um dado diâmetro que na Amazônia central. Também é avaliado se o escalonamento do diâmetro da árvore (D) com a altura total (L) é consistente com as suposições da teoria metabólica ecológica que sugerem uma relação escalar universal $\log L \propto \log D^{2/3}$ (Muller-Landau et al., 2006). Além disso, são convertidas eventuais diferenças na altura total da árvore e densidade de madeira entre tipos de florestas em diferenças na estimativa de biomassa por área.

Materiais e Métodos

Sites de estudo

Em 12 sites na Amazônia brasileira (nos estados do Amazonas, Acre, Mato Grosso e Pará) 763 árvores foram mensuradas ('diâmetro na altura do peito', ou DAP = 5 a 124 cm). Seis sites foram próximos a Manaus na Amazônia central (Nogueira et al., 2005) e os outros seis sites foram distribuídos no 'arco do desmatamento': dois sites no estado do Acre (floresta aberta dominada por bambu no SW e floresta densa no SW), três sites no noroeste do estado do Mato Grosso e um site na porção sul do estado do Pará (juntos designados como 'floresta aberta no SA') (Nogueira et al., 2007). Em cada tipo de floresta, árvores acima de 5 cm DAP foram cortadas e foram feitas medições da altura total, diâmetro (DAP ou acima de sapopemas) e densidade da madeira: 310 árvores em floresta densa na CA, 92 árvores em floresta aberta dominada por bambu no SW, 97 árvores em floresta densa sem bambu no SW e 264 árvores em floresta aberta no SA (neste último tipo de floresta, amostras de densidade de madeira foram feitas de 72% das árvores).

Descrições detalhadas de todos os sites estão disponíveis em Nogueira et al. (2005, 2007). Estes dois estudos prévios focalizaram o efeito da densidade de madeira sobre a biomassa e a estimativa de emissão de carbono baseados em inventários de volume de madeira para toda a Amazônia. No presente estudo o efeito da altura total das árvores, juntamente com dados de densidade de madeira previamente publicados são usados para ajustar as equações alométricas desenvolvidas em florestas bem estudadas na Amazônia central para florestas do sul e sudoeste da Amazônia. Este objetivo é similar a estudos recentes que aplicaram somente adaptações de densidade de madeira para equações alométricas (Baker et al., 2004; Malhi et al., 2006).

Coletas de dados

Em todos os sites, as árvores cortadas foram escolhidas randomicamente, mas estratificadas pela classe de tamanho iniciando com 5 cm DAP, de acordo com a contribuição de cada classe para a área basal conforme inventários locais. Para cada árvore, medições do DAP foram feitas (1,36 m acima do solo nos sites na Amazônia central e 1,30 m acima do solo nos outros sites, ou acima de sapopemas quando presentes em todos os sites), e altura total. O conjunto de dados de densidade de madeira usado neste estudo foi obtido a partir de Nogueira et al. (2005, 2007), onde informações detalhadas são dadas sobre espécimes botânicas e sobre a metodologia utilizada para determinação da densidade da madeira.

Ajuste alométrico

Relação altura \times diâmetro: efeito sobre a biomassa

Os dados obtidos a partir de duas florestas no sudoeste da Amazônia e dados combinados das florestas no sul foram comparados com dados da Amazônia central em regressões pareadas. Os dados para cada par foram agrupados de modo a examinar o efeito do $\ln(\text{diâmetro})$ sobre a altura total das árvores, tipo de floresta e a interação entre $\ln(\text{diâmetro})$ e o tipo de floresta. Se a interação é significativa (inclinações diferentes), as duas regressões em um par são diferentes. Se a interação é não-significante, as duas inclinações são homogêneas e uma análise de co-variância é necessária para testar a diferença entre os dois interceptos. Se os interceptos são diferentes, uma correção de altura pode ainda ser aplicada para a biomassa. Se nem as inclinações nem os interceptos são diferentes, as árvores da floresta teste não são distinguíveis com aquelas da floresta na Amazônia central (Neter and Wasserman, 1974; Sokal and Rohlf, 1995). Somente o efeito de um tronco mais curto é considerado, incluindo a porção no interior da copa. No tronco está contido 66% da biomassa total da árvore em florestas densas na Amazônia central (Higuchi et al., 1998). Biomassas de galhos, ramos e folhas são presumidas não ser afetadas pela altura reduzida.

Foi assumido que a altura total menor em uma árvore no sul ou sudoeste da Amazônia, quando comparado com uma árvore na Amazônia central com o mesmo diâmetro, traduz em uma redução da biomassa total da árvore. Um fator de correção foi aplicado baseado na razão de duas alturas totais da árvore para um dado diâmetro. A altura total da árvore esperada para um dado diâmetro em cada tipo de floresta foi obtido a partir do relacionamento entre altura total e $\ln(\text{diâmetro})$ nas amostras de calibração (árvores cortadas). Após testar para diferenças de significância, regressões lineares entre estas duas variáveis foram desenvolvidas para cada um dos quatro tipos de floresta neste estudo (Tabela 1).

Tabela 1. Parâmetros de regressões lineares para diferentes tipos de floresta na Amazônia.

Tipos de floresta	Parâmetros* [Altura total = $a + b \ln(\text{diâmetro})$]									
	a ($\pm SE$)	a IC 95%		b ($\pm SE$)	b IC 95%		n	Intervalo DAP	r^2 ajustado	SEE**
Aberta dominada por bambu no SW Amazônia	-16,223 (1,494)	-19,15	-13,29	11,198 (0,464)	10,29	12,11	91	5 - 85	0,866	3,577
Floresta densa no SW Amazônia	-12,068 (1,883)	-15,81	-8,33	10,672 (0,553)	9,59	11,76	97	5 - 106	0,794	4,185
Floresta densa na Amazônia central	-11,168 (0,793)	-12,72	-9,61	11,210 (0,254)	10,71	11,71	307	5 - 106	0,864	2,691
Floresta aberta no sul da Amazônia	-10,678 (0,637)	-11,93	-9,43	10,581 (0,233)	10,12	11,04	264	5 - 124	0,887	2,454

*Todos os parâmetros são significantes para um valor de $p = 0,0001$. Três *outliers* foram excluídos na floresta da Amazônia central, dois na floresta no sul da Amazônia e um na floresta dominada por bambu no SW. Para identificação dos *outliers*, os resíduos pela distribuição de *Student* ('studentizados'; para identificar *outliers* no espaço y) foram plotados contra *leverage* (para identificar *outliers* no espaço x) e a '*Distância de Cook*' foi calculada. A '*Distância de Cook*' indica a influência de cada amostra observada sobre o coeficiente de estimativa (Cook and Weisberg, 1982; Wilkinson, 1990).

**Erro Padrão de Estimativa (SEE) = $\sqrt{\text{Quadrado Médio do Resíduo}}$

Densidade de madeira: efeito sobre a biomassa

Análises prévias de dados de densidade de madeira para quatro tipos de floresta (Nogueira et al., 2005, 2007) demonstraram que os fustes das árvores são mais densas na Amazônia central que nos outros três tipos de florestas ($p = 0,0001$, post-hoc Bonferroni). A densidade da madeira é maior em floresta densa na Amazônia central, menor em floresta dominada por bambu no sudoeste da Amazônia, e tem valor intermediário em floresta densa no sudoeste da Amazônia sem bambu e em floresta aberta no sul da Amazônia. Como não houve nenhuma tendência para aumentar ou diminuir a densidade em função do DAP dentro de qualquer dos quatro tipos de floresta (Nogueira et al., 2005, 2007), um simples fator de correção pode ser aplicado para cada floresta para calcular o efeito da densidade de madeira sobre a biomassa, independente do DAP, ou numa base árvore-por-árvore ou para a biomassa de árvore total por hectare. O fator de correção foi multiplicado pelo peso seco da biomassa das árvores estimados usando alometria de floresta densa na Amazônia central (Higuchi et al. 1998), na mesma forma como descrito acima para o efeito de altura. O fator de correção é a razão de $W_s : W_c$; onde W_s = densidade média da madeira na altura do peito em florestas no sul ou sudoeste da Amazônia e W_c = densidade média da madeira na altura do peito em floresta densa na Amazônia central.

Resultados

Relação diâmetro \times altura: árvores no sul e sudoeste da Amazônia tendem a ser mais baixas que árvores de mesmo diâmetro na Amazônia central

A relação entre altura total e $\ln(\text{diâmetro})$ das árvores são demonstradas em três regressões pareadas (Figura 1). Em todos os três pares o efeito da interação foi insignificante ($p = 0,922$, $p = 0,438$ e $p = 0,818$), significando que as inclinações são homegêneas dentro de cada par. Análise de co-variância da altura total da árvore usando o tipo de floresta como o fator categórico e $\ln(\text{diâmetro})$ como a co-variável contínua, demonstram que os interceptos das três florestas no arco do desmatamento são diferentes das florestas da Amazônia central (ANCOVA $p < 0,001$). Portanto, em todos os três tipos de floresta do sul e sudoeste da Amazônia, árvores para um dado diâmetro tendem a ser mais baixas que árvores de mesmo diâmetro na Amazônia central.

A fim de expressar o efeito da altura total como diferença de biomassa entre os tipos de floresta, a biomassa das árvores foi estimada utilizando somente o DAP (ou diâmetro acima de sapopemas quando estas estruturas estão presentes) a partir da regressão de Higuchi et al. (1998), que foi desenvolvida para a Amazônia central. Isto gera a estimativa de biomassa B_1 para cada árvore. Se B_2 é a biomassa total da árvore em qualquer outro tipo de floresta após correção somente para o efeito de altura, e C_m é um fator multiplicativo da correção, tal que $B_2 = B_1 \times C_m$, então sob as suposições mencionadas nos métodos, pode ser demonstrado que $C_m = 0,66 (H_{1d}/H_{2d}) + 0,34$; onde H_{1d} = a altura esperada no sul ou sudoeste da floresta Amazônica, ao diâmetro d ; e H_{2d} = altura esperada em floresta densa na Amazônia central, ao mesmo diâmetro d . As alturas esperadas são obtidas a partir de regressões lineares demonstradas na Figura 1. O relacionamento entre $\ln(\text{diâmetro})$ e C_m é demonstrado na Figura 2 para cada floresta do SW da Amazônia e para florestas do sul da Amazônia. Correções para baixo da biomassa são maiores para árvores com menores diâmetros e para floresta dominada por bambu. Considerando somente o efeito da menor altura das árvores para um dado diâmetro, a biomassa estimada por área (árvores e palmeiras ≥ 5 cm DAP) é menor que na Amazônia central por 11% em floresta aberta com bambu no SW da Amazônia, 6,2% na floresta densa no SW da Amazônia, e 3,6% nas florestas abertas no sul da Amazônia.

De modo geral, o expoente escalar $2/3$ predito pela teoria de ecologia metabólica foi violado por árvores maiores nas quatro florestas Amazônicas estudadas. Quando consideradas árvores de todos os tamanhos, o expoente escalar encontrado entre $\log_{10}(\text{diâmetro})$ e $\log_{10}(\text{altura total})$ para três tipos de florestas foram significativamente menor que os valores de $2/3$ predito pela teoria metabólica ecológica. A exceção foi a floresta dominada por bambu no SW, as quais incluem o valor de $2/3$ no intervalo de confiança de 95% (Tabela 2). Para árvores pequenas ($\text{DAP} < 20 \text{ cm}$), o expoente escalar foi significativamente maior que $2/3$ na floresta densa no SW, e não foi significativamente diferente de $2/3$ nos outros tipos de floresta. Estes resultados reforçam o argumento que o expoente escalar alométrico varia em florestas com diferentes recursos ambientais ou diferentes regimes de perturbação.

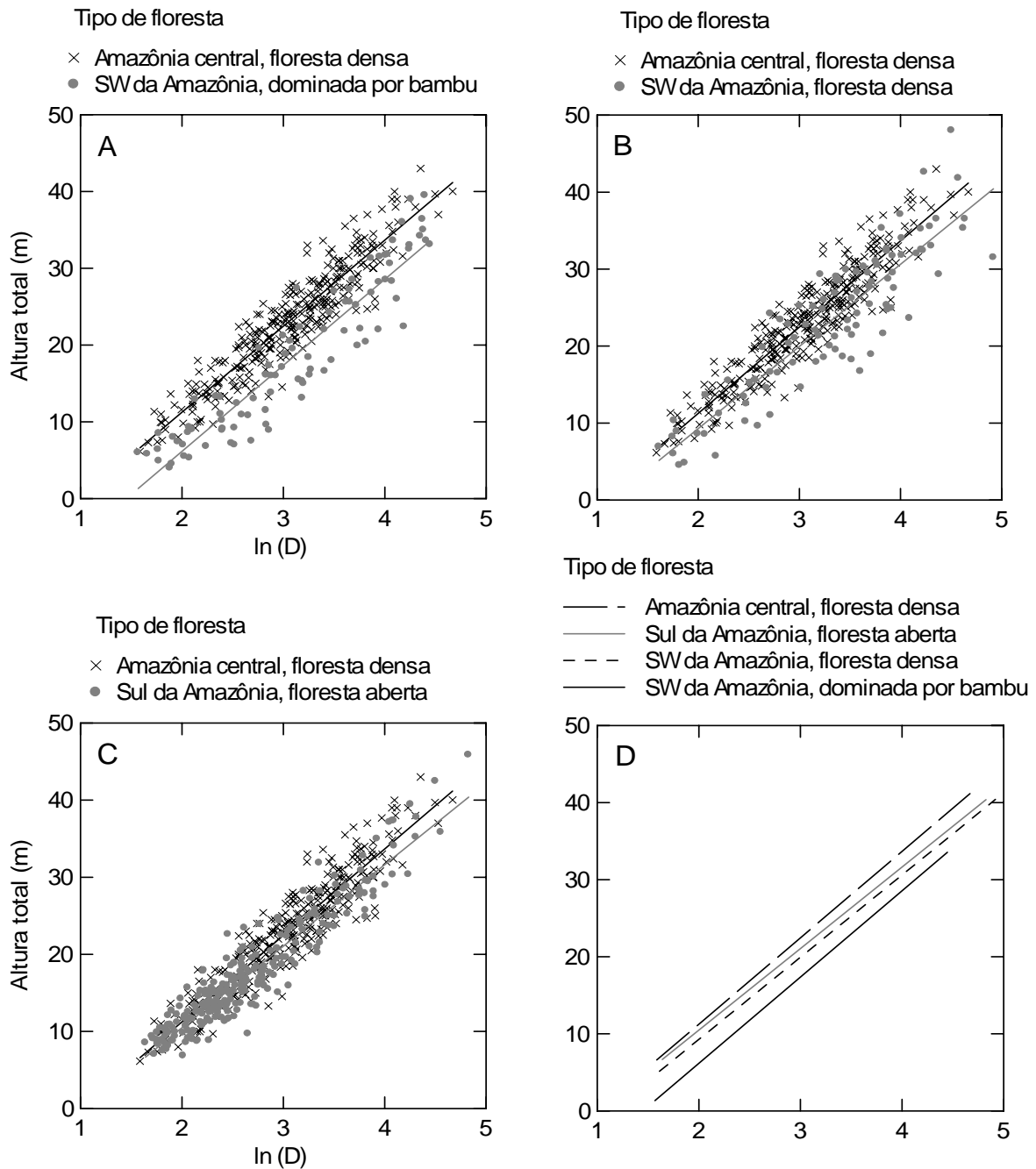


Figura 1. Regressões pareadas entre $\ln(\text{diâmetro})$ versus altura total da árvore, comparadas entre floresta densa na Amazônia central (símbolo \times , preto), com duas florestas no SW da Amazônia e uma floresta no sul da Amazônia (círculo sólido, cinza). **A:** Floresta aberta no SW dominada por bambu, **B:** Floresta densa no SW da Amazônia, **C:** Floresta aberta no sul da Amazônia. **D:** $\ln(\text{diâmetro})$ versus altura total (m) para todos os quatro tipos de floresta.

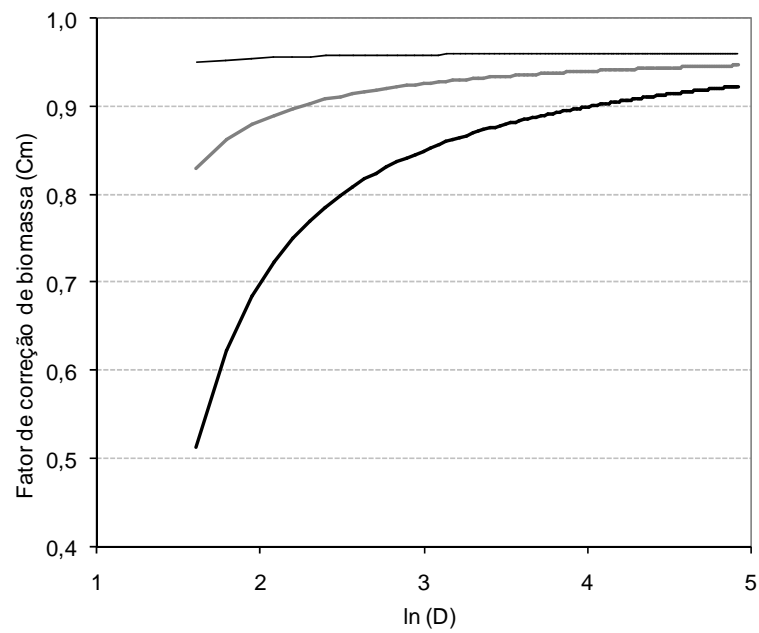


Figura 2. Fator de correção de biomassa (C_m) para o efeito de menor altura do caule nas três florestas teste comparadas com a floresta densa na Amazônia central. A linha superior representa os valores para floresta aberta no sul da Amazônia, a linha intermediária para floresta densa no SW da Amazônia e a linha mais baixa para floresta aberta dominada por bambu. D = diâmetro em centímetros.

Tabela 2. Parâmetros da relação linear ajustada entre \log_{10} (diâmetro do fuste) com \log_{10} (altura total da árvore) para diferentes tipos de florestas Amazônicas, incluindo árvores de todos os tamanhos, diâmetro <20 cm e árvores com diâmetro do fuste ≥ 20 cm. Valores em negrito destacam as inclinações das regressões.

Tipos de floresta	Parâmetros [\log_{10} (altura total) = $a + b \log_{10}$ (diâmetro)]						
	a (\pm SE)	IC 95%	b (\pm SE)	IC 95%	n	Adjustado r^2	SEE*
Todas as árvores							
Densa (Amazônia Central)	0,625 (0,018)	0,590 - 0,661	0,538 (0,013)	0,511 - 0,564	307	0,842	0,061
Aberta (Sul da Amazônia)	0,564 (0,017)	0,530 - 0,597	0,558 (0,014)	0,530 - 0,586	264	0,851	0,066
Densa (SW Amazônia)	0,494 (0,045)	0,404 - 0,584	0,576 (0,031)	0,515 - 0,637	97	0,788	0,101
Aberta dominada por bambu (SW Amazônia)	0,276 (0,040)	0,197 - 0,354	0,685 (0,028)	0,628 - 0,741	91	0,867	0,095
Árvores <20 cm de diâmetro							
Densa (Amazônia Central)	0,428 (0,042)	0,346 - 0,510	0,719 (0,038)	0,645 - 0,794	135	0,729	0,067
Aberta (Sul da Amazônia)	0,448 (0,034)	0,381 - 0,515	0,673 (0,033)	0,608 - 0,737	199	0,678	0,068
Densa (SW Amazônia)	0,134 (0,124)**	-0,106 - 0,374	0,919 (0,119)	0,689 - 1,149	30	0,680	0,119
Aberta dominada por bambu (SW Amazônia)	0,213 (0,106)***	0,007 - 0,419	0,737 (0,102)	0,538 - 0,935	41	0,573	0,114
Árvores ≥ 20 cm de diâmetro							
Densa (Amazônia Central)	0,842 (0,035)	0,774 - 0,911	0,394 (0,023)	0,350 - 0,439	172	0,636	0,046
Aberta (Sul da Amazônia)	0,767 (0,050)	0,671 - 0,863	0,424 (0,032)	0,363 - 0,485	65	0,741	0,047
Densa (SW Amazônia)	0,817 (0,078)	0,663 - 0,971	0,379 (0,048)	0,285 - 0,473	67	0,491	0,074
Aberta dominada por bambu (SW Amazônia)	0,547 (0,086)	0,378 - 0,716	0,522 (0,053)	0,419 - 0,625	50	0,672	0,071

*Erro Padrão de Estimativa (SEE) = $\sqrt{\text{Quadrado Médio do Resíduo}}$

** O valor do parâmetro não foi significativo ao nível de 5%. Outros valores de parâmetros (não marcados) são todos significantes ao nível de 0,1%.

*** $p = 0,051$.

Efeitos sobre a biomassa devido a diferenças de densidade de madeira entre árvores no sul e sudoeste da Amazônia e árvores na Amazônia central.

Baseado em médias previamente reportadas de densidade de madeira por tipo de floresta (Nogueira et al., 2005, 2007) foi estimada a diferença de densidade da madeira esperada entre a Amazônia central e os três outros tipos de floresta (Tabela 3). Foi assumido que a média da densidade da madeira para a árvore inteira varia em proporção direta com a densidade na altura do peito. O intervalo de confiança indica uma redução de 23-33% da biomassa para árvores (≥ 5 cm dbh) na floresta aberta dominada por bambu, 11-20% de redução da biomassa para árvores em floresta densa sem bambu e redução de 9-15% na biomassa para árvores em floresta aberta no sul da Amazônia. Se somente a correção para densidade de madeira é aplicada, a redução da biomassa estimada por parcela para os três tipos de floresta seria 28%, 16% e 13%, respectivamente.

Diferença na biomassa devido a altura e a densidade de madeira

Devido a menor altura e a madeira mais leve, o estoque de biomassa em árvores e palmeiras (≥ 5 cm DAP) foram menores em floresta aberta dominada por bambu no SW da Amazônia, em floresta densa no SW da Amazônia e em floresta aberta no sul da Amazônia, (Figura 3, Tabela 4) que o predito pelo modelo da Amazônia central sem correção, respectivamente, 76, 65 e 45 Mg/ha⁻¹ (peso seco). Considerando somente o efeito da altura, a redução da biomassa estimada para estas florestas foram 21,5, 18,5 e 10,3 Mg/ha⁻¹. O efeito da menor densidade da madeira sobre as estimativas de biomassa é maior que o efeito da altura da árvore em todos os três tipos de florestas nas regiões sul e sudoeste da Amazônia (Figura 3). Estes resultados sugerem que a biomassa por hectare é substancialmente superestimada pelo modelo da Amazônia central quando aplicado para o sul ou sudoeste da Amazônia sem correções. Embora a correção aplicada faça sentido lógico, é necessário enfatizar que a estimativa de biomassa não tem sido ainda validada por novas relações alométricas determinadas por corte e pesagem das árvores em parcelas teste no sul ou sudoeste da Amazônia.

Tabela 3. Densidade da madeira na altura do peito (peso seco a 80 °C/volume verde com casca) em quatro tipos de florestas Amazônicas^a

Tipos de floresta	Tamanho de amostra (árvores ≥ 5 cm DAP)	Média da densidade básica na altura do peito	Desvio padrão	Fator de correção de biomassa (± 2 erros padrões de razão de médias) ^b
Densa na Amazônia central	310	0,712 (0,704)	0,119 (0,117)	---
Aberta dominada por bambu no SW da Amazônia	92	0,512	0,176	0,718 \pm 0,0534
Densa no SW da Amazônia	97	0,600	0,160	0,843 \pm 0,0482
Aberta no sul da Amazônia	191	(0,618)	(0,125)	0,877 \pm 0,0306

^a Valores entre parênteses são pesos secos a 103 °C. O fator de correção da biomassa é a razão entre a densidade média da madeira em um dado tipo de floresta e a densidade média da madeira na Amazônia central.

^b Erro padrão para uma razão de duas estimativas (Ott and Longnecker, 2001).

Tabela 4. Efeito das correções para altura total e densidade da madeira sobre a estimativa de biomassa por hectare^a.

Tipos de floresta	Biomassa estimada usando equação alométrica da Amazônia central	Biomassa corrigida para a diferença de altura e densidade da madeira	% Diferença
Aberta dominada por bambu no SW da Amazônia	194 \pm 36,8	118 \pm 23,4	39%
Densa no SW da Amazônia	297 \pm 21,6	232 \pm 17	22%
Aberta no sul da Amazônia	285	240	16%

^a Para os dois tipos de floresta no SW da Amazônia, médias \pm 1 desv. padrão (n = 10) são dados para árvores e palmeiras ≥ 5 cm DAP (ou acima de sapopemas). No sul da Amazônia as estimativas de biomassa foram obtidas a partir do número médio de árvores para cada classe de diâmetro (intervalo de 5-cm) estimadas a partir de 11 ha onde árvores ≥ 10 cm de diâmetro foram inventariadas por Feldpausch et al. (2005) e 30 ha onde árvores com diâmetro ≥ 5 cm foram inventariadas por Pereira et al. (2005).

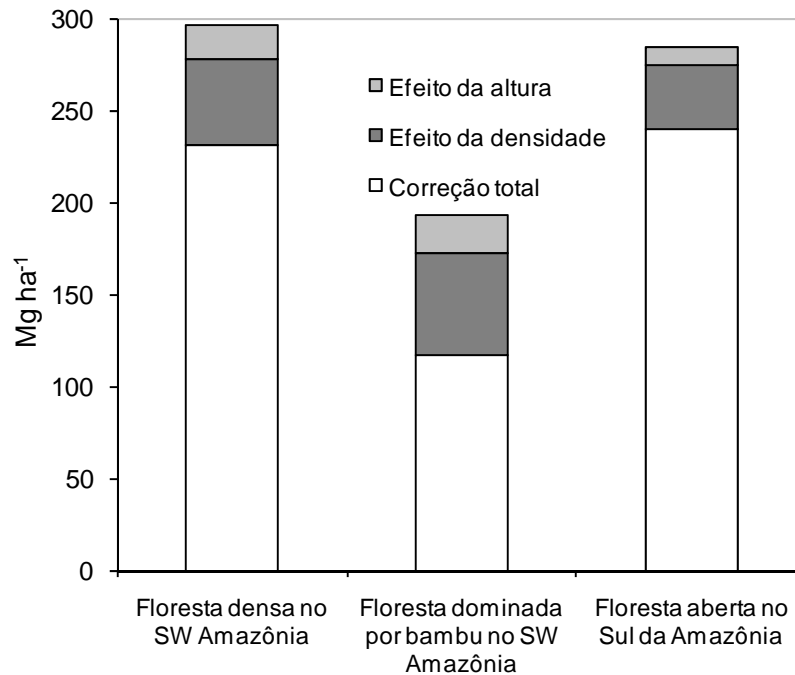


Figura 3. Biomassa por área para árvores + palmeiras ≥ 5 cm DAP (ou acima de sapopemas) no SW da Amazônia ajustada para baixo em 39% (floresta aberta, no SW da Amazônia, dominada por bambu), 22% (floresta densa no SW da Amazônia), e por 16% (floresta aberta no sul da Amazônia) após correções para menor densidade da madeira e menor altura das árvores quando comparado estes atributos na floresta densa na Amazônia central.

Discussão

Este estudo assume que não há diferença na biomassa das copas para árvores de igual diâmetro entre a floresta densa na Amazônia central e os três tipos de florestas estudados no sudoeste e sul da Amazônia. Esta pode ser uma suposição conservadora. Danos nas copas são mais prevalentes em árvores infestadas por abundantes bambus semi-escandentes ou lianas (Alvira et al., 2004; Griscom and Ashton, 2006) em dois difundidos tipos de floresta aberta do S e SW da Amazônia. Na ilha do Barro Colorado, Panamá, Bohlman and O'Brien (2006) encontraram que espécies de clareira têm menores copas que espécies de sombra. Espécies de clareira são mais prevalentes em florestas abertas na Amazônia, enquanto que espécies de sombra são mais prevalentes em florestas densas.

A variação da estrutura da vegetação a meso-escala (i.e. ao longo de uma distância geográfica de 1 - 10^3 km) e as concorrentes mudanças da forma da árvore são adaptações às condições físicas, químicas e ecológicas de cada local (Rozendaal et al., 2006). Neste sentido, os resultados deste capítulo (Figura 1 e Tabela 2) concordam com recentes modelos demonstrando que o relacionamento escalar entre o comprimento da planta, o diâmetro, e a massa são flexíveis, isto é, eles podem variar através de espécies devido a diferenças espécies-específicas no padrão de partionamento da biomassa e respostas ecológicas às diferentes condições ambientais (Muller-Landau et al., 2006; Niklas and Spatz, 2004). No entanto, este

conhecimento é limitado quanto aos principais fatores que afetam as relações alométricas em florestas tropicais sob diferentes condições ambientais (Malhi et al., 2006).

Recente modelo escalar universal tem relacionado traços funcionais à água e aumento de biomassa com o tamanho da planta, arquitetura e alometria (Meinzer, 2003; Niklas and Enquist, 2001; Niklas and Spatz, 2004; West et al., 1999). Por exemplo, é esperado que a altura da árvore por unidade de área basal seja reduzida com o aumento do comprimento da estação seca (Malhi et al., 2006; Meinzer, 2003; Meinzer et al., 2001). Por causa disto, árvores seriam mais baixas a um dado diâmetro em florestas tropicais sazonais secas. Isto pode contribuir para uma menor altura total das árvores em florestas não-perturbadas no sul da Amazônia, onde a maioria dos locais de coleta deste estudo tem um período seco ligeiramente mais longo (precipitação mensal <100 mm) que a floresta densa na Amazônia central (Brasil, ANA, 2006).

Florestas do sul da Amazônia sob uma estação seca mais longa são também esperadas ter maior abundância de lianas (as quais causam dano na copa e provavelmente menor altura das árvores). Mais lianas são esperadas porque lianas podem competir melhor para acessar a água durante a estação seca (Mascaro et al., 2004; Restom and Nepstad, 2004) e porque a intensidade de luz aumenta abaixo do dossel de árvores sazonalmente decíduas (Gentry, 1991; Rice et al., 2004). Florestas amazônicas dominadas por bambu podem estar associadas com clima mais seco e com o substrato. No pico da estação seca no leste do estado do Acre, *Guadua* semi-escandentes permanecem sempre verdes mesmo no período em que muitas espécies de árvores caem suas folhas. *Guadua* pode portanto ter uma vantagem competitiva em locais com longa estação seca. Dentro da Amazônia, densas populações de *Guadua* semi-escandentes misturadas na floresta são largamente restritas a uma superfície de terra-firme em terras baixas, peculiar às cabeceiras do barrento rio Purus e rio Juruá. Nessa região a modesta elevação tectônica e a erosão mecânica têm exposto sazonalmente argilas impermeáveis ricas em cátions (Nelson et al., 2006).

Enquanto algumas prévias estimativas do estoque de carbono em toda a bacia Amazônica têm feito correção para a densidade da madeira, não têm sido feitos ajustes para diferenças alométricas para altura de árvores ou dano nas copas (Baker et al., 2004; Malhi et al., 2006). Equações alométricas disponíveis para as estimativas de biomassa em floresta tropical incluem altura e a densidade de madeira como variáveis independentes (Brown et al., 1989; Overman et al., 1994). Mas não existem modelos que têm sido validados usando dados de biomassa de árvores obtidos diretamente a partir de experimentos destrutivos conduzidos nas florestas no sudoeste ou sul da Amazônia. Comparando prévias estimativas de biomassa a partir de equações alométricas com os resultados do presente estudo sugere-se que o estoque de carbono e a biomassa têm sido superestimados para o sul da Amazônia (e.g. Alves et al., 1997; Feldspausch et al., 2005). Algumas estimativas de biomassa de árvores no 'arco do desmatamento' na Amazônia (Cummings et al., 2002) e em sites de floresta aberta onde lianas é a forma de vida dominante (Gerwing and Farias, 2000) têm empregado relações alométricas designadas para floresta densa sobre solos inférteis. Estas podem portanto superestimar a biomassa acima do solo das árvores e a emissão de gases de efeito-estufa na parte da Amazônia onde muito do desmatamento está ocorrendo. A Comunicação Nacional Brasileira sob a Convenção Quadro das Nações Unidas para Mudanças Climáticas (Brasil, MCT, 2004) estima a biomassa para toda a Amazônia brasileira a partir de relações alométricas da Amazônia central obtidas por Higuchi et al. (1998) aplicadas para dados de diâmetro de árvores a partir dos levantamentos do RadamBrasil sem correções para densidade ou altura das árvores.

Apesar de recentes estudos reportarem a variação espacial da densidade da madeira para a Amazônia (Baker et al. 2004; Chave et al., 2006; Nogueira et al., 2007), o principal fator ambiental que explica a variação espacial na densidade ainda não é claro. Diferenças ambientais e na densidade da madeira entre o sul, sudoeste e a região central da Amazônia têm sido discutidas por recentes estudos (Baker et al., 2004; Malhi et al., 2006; Nogueira et al., 2007). De modo geral, as principais causas sugeridas para explicar a menor densidade da madeira por área nas florestas do sudoeste e sul da Amazônia estão relacionados à composição florística, dinâmicas de sucessão, fatores edáficos e princípios fisiológicos no uso da água. A relação entre a variação na densidade da madeira e fatores ambientais têm sido particularmente difícil de avaliar devido a uma variedade de estudos que tem utilizado diferentes métodos de amostragem (Fearnside, 1997; Nogueira et al., 2005, 2007). Os resultados deste estudo sugerem que as respostas plásticas das árvores para mudanças ambientais são mais intensas para a densidade da madeira que para a altura da árvore. Assumindo que a taxa de crescimento é inversamente proporcional a densidade da madeira (Enquist et al., 1999; King et al., 2005; Muller-Landau, 2004), a resposta plástica e conseqüentemente os recursos alocados para a altura da árvore seriam ao menos parcialmente dependente de traços da densidade da madeira. O efeito das condições ambientais sobre a altura das árvores seria portanto mais fraco que o efeito sobre a densidade da madeira. Como as florestas no sul da Amazônia são mais dinâmicas que aquelas da Amazônia central (Malhi et al., 2006), árvores mais curtas são logicamente esperadas apesar da menor densidade de madeira.

Conclusão

No sudoeste da Amazônia, em floresta aberta dominada por bambu e floresta densa sem bambu, e em florestas abertas no sul da Amazônia, as árvores são mais baixas que em floresta densa na Amazônia central. A diferença de altura foi maior para pequenas árvores. De modo geral, o expoente escalar de 2/3 predito pela teoria metabólica ecológica foi violado por árvores grandes nas quatro florestas estudadas. Quando a equação de Higuchi et al. (1998), que foi desenvolvida em floresta densa, é aplicada para estimativas de biomassa em florestas abertas do sul e sudoeste da Amazônia, os resultados devem ser corrigidos para efeitos de altura das árvores e menor densidade de madeira. Juntos, os dois efeitos representam uma redução total de 39% em floresta aberta dominada por bambu, 22% em floresta densa sem bambu (ambas no sudoeste da Amazônia) e 16% em floresta aberta no sul da Amazônia (respectivamente, 76, 65 e 45 Mg ha⁻¹ a menos de biomassa seca que a floresta densa na Amazônia central). Considerando somente o efeito de altura, a biomassa estimada é reduzida por 21,5, 18,5 e 10,3 Mg ha⁻¹, respectivamente, no sudoeste da Amazônia em floresta dominada por bambu, em floresta densa também no sudoeste da Amazônia e em floresta aberta no sul da Amazônia. Revisões são necessárias nas estimativas de biomassa que têm sido feitas usando equações alométricas desenvolvidas em floresta densa na Amazônia central. Isto implica em menor emissão de gases de efeito estufa do que previamente estabelecido para o desmatamento na Amazônia brasileira, o qual está concentrado em tipos de florestas não-densas no ‘arco do desmatamento’ tais como as mencionadas neste estudo.

Referências

- Alves, D.S., Soares, J.V., Amaral, S., Mello, E.M.K., Almeida, S.A.S., Silva, O.F., Silveira, A.M., 1997. Biomass of primary and secondary vegetation in Rondônia, western Brazilian Amazon. *Global Change Biology* 3, 451-461.
- Alvira, D., Putz, F.E., Frederiksen, T.S., 2004. Liana loads and post-logging liana densities after liana cutting in a lowland forest in Bolivia. *Forest Ecology and Management* 190, 73-86.
- Baker, T.R., Phillips, O.L., Malhi, Y., Almeida, S., Arroyo, L., Di Fiore, A., Killeen, T.J., Laurance, S.G., Laurance, W.F., Lewis, S.L., Lloyd, J., Monteagudo, A., Neill, D.A., Patiño, S., Pitman, N.C.A., Silva, N., Martínez, R.V., 2004. Variation in wood density determines spatial patterns in Amazonian forest biomass. *Global Change Biology* 10, 545-562.
- Bohlman, S., O'Brien, S., 2006. Allometry, adult stature and regeneration requirement of 65 tree species on Barro Colorado Island, Panama. *Journal of Tropical Ecology* 22, 123-136.
- Brasil, ANA, 2006. Hidroweb, Sistemas de Informações Hidrológicas (SIH). Agência Nacional de Águas (ANA), Brasília, DF, Brasil. <http://www.hidroweb.ana.gov.br/hidroweb/> (Acessado em 24/02/2006).
- Brasil, IBGE, 1997. Diagnóstico Ambiental da Amazônia Legal (CD-ROM). Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística (IBGE). Rio de Janeiro, Brasil.
- Brasil, MCT, 2004. Comunicação Nacional Brasileira sob a Convenção Quadro das Nações Unidas para Mudanças Climáticas. Ministério de Ciência e Tecnologia (MCT), Brasília, DF, Brasil, 271 pp.
- Brasil, Projeto RadamBrasil, 1973-1983. Levantamento de Recursos Naturais. Ministério das Minas e Energia, Departamento Nacional de Produção Mineral, Rio de Janeiro, Brasil.
- Brown Jr., K.S., Prance, G.T., 1987. Soils and vegetation. In: Whitmore, T.C, Prance, G.T (Eds.), *Biogeography and Quaternary History in Tropical America*. Clarendon Press, Oxford, UK, pp. 19-45.
- Brown, S., Gillespie, A.J.R., Lugo, A.E., 1989. Biomass estimation methods for tropical forest with applications to forest inventory data. *Forest Science* 35, 881-902.
- Chave, J., Muller-Landau, H.C., Baker, T.R., Easdale, T.A., ter Steege, H., Webb, C.O., 2006. Regional and phylogenetic variation of wood density across 2,456 neotropical tree species. *Ecological Applications* 16, 2356-2367.
- Clark, D.A., Clark, D.B., 2001. Getting to the canopy: tree height growth in a neotropical rain forest. *Ecology* 82, 1460-1472.
- Cook, D.R., Weisberg, S., 1982. *Residuals and influence in regression*. Chapman and Hall, New York, 230 pp.

- Cummings, D.L., Kauffman, J.B., Perry, D.A., Hughes, R.F., 2002. Above-ground biomass and structure of rainforests in the southwestern Brazilian Amazon. *Forest Ecology and Management* 163, 293-307.
- Enquist, B.J., 2002. Universal scaling in tree and vascular plant allometry: toward a general quantitative theory linking plant form and function from cells to ecosystems. *Tree Physiology* 22, 1045-1064.
- Enquist, B.J., West, G.B., Charnov, E.L., Brown, J.H., 1999. Allometric scaling of production and life-history variation in vascular plants. *Nature* 401, 907-911.
- Eva, H., Belward, A.S., Miranda, E.E., di Bella, A.M., Gond, V., Huber, O., Jones, S., Sgrenzaroli, M., Fritz, E., 2004. A land cover map of south America. *Global Change Biology* 10, 731-744.
- Fearnside, P.M., 1997. Wood density for estimating forest biomass in Brazilian Amazonia. *Forest Ecology and Management* 90, 59-87.
- Feldpausch, T.R., Jirka, S., Passos, C.A.M., Jasper, F., Riha, S.J., 2005. When big trees fall: Damage and carbon export by reduced impact logging in southern Amazonia. *Forest Ecology and Management* 219, 199-215.
- Gentry, A.H., 1991. The distribution and evolution of climbing plants. In: Putz, F.E., Mooney, H.A. (Eds.), *The Biology of Vines*. Cambridge University Press, Cambridge, UK, pp. 3-50.
- Gerwing, J.J., Farias, D., 2000. Integrating liana abundance and forest stature into an estimate of total above-ground biomass for an eastern Amazonian forest. *Journal of Tropical Ecology* 16, 327-335.
- Griscom, B.W., Ashton, P.M.S., 2003. Bamboo control of forest succession: *Guadua sarcocarpa* in southeastern Peru. *Forest Ecology and Management* 175, 445-454.
- Griscom, B.W., Ashton, P.M.S., 2006. A self-perpetuating bamboo disturbance cycle in a neotropical forest. *Journal of Tropical Ecology* 22, 587-597.
- Higuchi, N., Santos, J., 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 Amazônica* 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.
- King, D.A., Davies, S.J., Nur Supardi, M.N., Tan, S., 2005. Tree growth is related to light interception and wood density in two mixed dipterocarp forests of Malaysia. *Functional Ecology* 19, 445-453.

Latham, P.A., Zuuring, H.R., Coble, D.W., 1998. A method for quantifying vertical forest structure. *Forest Ecology and Management* 104, 157-170.

Laurance, W.F., Nascimento, H.E.M., Laurance, S.G., Andrade, A., Ribeiro, J.E.L.S., Giraldo, J.P., Lovejoy, T.E., Condit, R., Chave, J., Harms, K.E., D'Angelo, S., 2006. Rapid decay of tree-community composition in Amazonian forest fragments. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA* 103, 19010-19014.

Lugo, A.E., Scatena, F.N., 1996. Background and catastrophic tree mortality in tropical moist, wet, and rain forest. *Biotropica* 28, 585-599.

Malhi, Y., Baker, T.R., Phillips, O.L., Almeida, S., Alvarez, E., Arroyo, L., Chave, J., Czimczik, C.I., DiFiori, A., Higuchi, N., Killeen, T.J., Laurance, S.G., Laurance, W.F., Lewis, S.L., Montoya, L.M.M., Monteagudo, A., Neill, D.A., Vargas, P.N., Patiño, S., Pitman, N.C.A., Quesada, C.A., Salomão, R., Silva, J.N.M., Lezama, A.T., Martínez, R.V., Terborgh, J., Vinceti, B., Lloyd, J., 2004. The above-ground coarse wood productivity of 104 Neotropical forest plots. *Global Change Biology* 10, 563-591.

Malhi, Y., Wood, D., Baker, T.R., Wright, J., Phillips, O.L., Cochrane, T., Meir, P., Chave, J., Almeida, S., Arroyo, L., Higuchi, N., Killeen, T., Laurance, S.G., Laurance, W.F., Lewis, S.L., Monteagudo, A., Neill, D.A., Vargas, P.N., Pitman, N.C.A., Quesada, C.A., Salomão, R., Silva, J.N.M., Lezama, A.T., Terborgh, J., Martínez, R.V., Vinceti, B., 2006. The regional variation of aboveground live biomass in old-growth Amazonian forests. *Global Change Biology* 12, 1107-1138.

Mascaro, J., Schnitzer, S.A., Carson, W.P., 2004. Liana diversity, abundance, and mortality in a tropical wet forest in Costa Rica. *Forest Ecology and Management* 190, 3-14

Meinzer, F.C., 2003. Functional convergence in plant responses to the environment. *Oecologia* 134, 1-11.

Meinzer, F.C., Andrade, J.L., Goldstein, G., Holbrook, N.M., Cavelier, J., Wright, S.J., 1999. Partitioning of soil water among canopy trees in a seasonally dry tropical forest. *Oecologia* 121, 293-301.

Meinzer, F.C., Clearwater, M.J., Goldstein, G., 2001. Water transport in trees: current perspectives, new insights and some controversies. *Environmental and Experimental Botany* 45, 239-262.

Muller-Landau, H.C., 2004. Interspecific and inter-site variation in wood specific gravity of tropical trees. *Biotropica* 36, 20-32.

Muller-Landau, H.C., Condit, R.S., Chave, J., Thomas, S.C., Bohlman, S.A., Bunyavejchewin, S., Davies, S., Foster, R., Gunatilleke, S., Gunatilleke, N., Harms, K.E., Hart, T., Hubbell, S.P., Itoh, A., Kassim, A.R., LaFrankie, J.V., Lee, H.S., Losos, E., Makana, J.-R., Ohkubo, T., Sukumar, R., Sun, I-F., Nur Supardi, M.N., Tan, S., Thompson, J., Valencia, R., Muñoz, G.V., Wills, C., Yamakura, T., Chuyong, G., Dattaraja, H.S., Esufali, S., Hall, P., Hernandez, C., Kenfack, D., Kiratiprayoon, S., Suresh, H.S., Thomas, D., Vallejo,

- M.I., Ashton, P., 2006. Testing metabolic ecology theory for allometric scaling of tree size, growth and mortality in tropical forests. *Ecology Letters* 9, 575-588.
- Nelson, B.W., Oliveira, A.C., Vidalenc, D., Smith, M., Bianchini, M.C., Nogueira, E.M., 2006. Florestas dominadas por tabocas semi-escandentes do gênero *Guadua*, no sudoeste da Amazônia. In: Anais do Seminário Nacional de Bambu, Faculdade de Arquitetura e Urbanismo, Universidade de Brasília, Brasília, DF, Brasil. pp. 49-55.
- Nepstad, D., Lefebvre, P., Silva, U.L., Tomasella, J., Schlesinger, P., Solórzano, L., Moutinho, P., Ray, D., Benito, J.G., 2001. Amazon drought and its implications for forest flammability and tree growth: a basin-wide analysis. *Global Change Biology* 10, 704-717.
- Neter, J., Wasserman, W., 1974. Applied linear statistical models – Regression, Analysis of Variance, and Experimental Designs. Richard D. Irwin, Inc. Homewood, Illinois, 842 pp.
- Niklas, K.J., Enquist, B.J., 2001. Invariant scaling relationships for interspecific plant biomass production rates and body size. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA* 98, 2922-2927.
- Niklas, K.J., Spatz, H-C., 2004. Growth and hydraulic (not mechanical) constraints govern the scaling of tree height and mass. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA* 101, 15661-15663.
- Nogueira, E.M., Nelson, B.W., Fearnside, P.M., 2005. Wood density in dense forest in central Amazonia, Brazil. *Forest Ecology and Management* 208, 261-286.
- Nogueira, E.M., Fearnside, P.M., Nelson, B.W., França, M.B., 2007. Wood density in forests of Brazil's 'arc of deforestation': Implications for biomass and flux of carbon from land-use change in Amazonia. *Forest Ecology and Management* 248, 119-135.
- O'Brien, S.T., Hubbell, S.P., Spiro, P., Condit, R., Foster, R.B., 1995. Diameter, height, crown and age relationships in eight neotropical tree species. *Ecology* 76, 1926-1939.
- Ott, R.L., Longnecker, M.T., 2001. An Introduction to Statistical Methods and Data Analysis, 5th ed. Duxbury Press, Belmont, California, 1184 pp.
- Overman, J.P.M., White, H.J.L., Saldarriaga, J.G., 1994. Evaluation of regression models for above-ground biomass determination in Amazon rainforest. *Journal of Tropical Ecology* 10, 207-218.
- Pereira, N.W.V., Venturin, N., Machado, E.L.M., Scolforo, J.R.S., Macedo, R.L.G., d'Oliveira, M.V.N., 2005. Análise das variações temporais na florística e estrutura da comunidade arbórea de uma floresta explorada com plano de manejo. *Revista Cerne* 11, 263-282.
- Perez, J.W., 1970. Relation of crown diameter to stem diameter in forests of Puerto Rico, Dominica, and Thailand. In: Odum, H.T., Pigeon, R.F. (Eds.), *A tropical Rain Forest – a study of irradiation and ecology at El Verde, Puerto Rico*. Office of Information Services U.S. Atomic Energy Commission, Oak Ridge, TN, pp. B-105 – B-122.

- Phillips, O.L., Baker, T.R., Arroyo, L., Higuchi, N., Killeen, T.J., Laurance, W.F., Lewis, S.L., Lloyd, J., Malhi, Y., Monteagudo, A., Neill, D.A., Vargas, P.N., Silva, J.N.M., Terborgh, J., Martínez, R.V., Alexiades, M., Almeida, S., 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., Lezama, A.T., Vinceti, B., 2004. Pattern and process in Amazon tree turnover, 1976-2001. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B* 359, 381-407.
- Putz, F.E., 1984. Natural history of lianas on Barro Colorado Island, Panama. *Ecology* 65, 1713-1724.
- Putz, F.E., Coley, P.D., Lu, K., Montalvo, A., Aiello, A., 1983. Uprooting and snapping of trees: Structural determinants and ecological consequences. *Canadian Journal of Forest Research* 13, 1011-1020.
- Restom, T.G., Nepstad, D.C., 2004. Seedling growth dynamics of a deeply rooting liana in a secondary forest in eastern Amazonia. *Forest Ecology and Management* 190, 109-118.
- Rice, K., Brokaw, N., Thompson, J., 2004. Liana abundance in a Puerto Rican forest. *Forest Ecology and Management* 190, 33-41.
- Rozendaal, D.M.A., Hurtado, V.H., Poorter, L., 2006. Plasticity in leaf traits of 38 tropical tree species in response to light; relationships with light demand and adult stature. *Functional Ecology* 20, 207-216.
- Schnitzer, S.A., Dalling, J., Carson, W.P., 2000. The impact of lianas on tree regeneration in tropical forest canopy gaps: evidence for an alternative pathway of gap-phase regeneration. *Journal of Ecology* 88, 655-666.
- Silveira, M., 1999. Ecological aspects of bamboo-dominated forest in southwestern Amazonia: an ethnosciences perspective. *Ecotropica* 5, 213-216.
- Sokal, R.R., Rohlf, F.J., 1995. *Biometry*, 3rd ed. W.H. Freeman & Company, San Francisco, CA, 880 pp.
- Sombroek, W.G., 2000. Amazon land forms and soils in relation to biological diversity. *Acta Amazonica* 30, 81-100.
- Terborgh, J., Andresen, E., 1998. The composition of Amazonian forests: patterns at local and regional scales. *Journal of Tropical Ecology* 14, 645-664.
- ter Steege, H., Pitman, N.C.A., Phillips, O.L., Chave, J., Sabatier, D., Duque, A., Molino, J-F., Prévost, M-F., Spichiger, R., Castellanos, H., von Hildebrand, P., Vásquez, R., 2006. Continental-scale patterns of canopy tree composition and function across Amazonia. *Nature* 443, 444-447.
- ter Steege, H., Pitman, N., Sabatier, D., Castellanos, H., van der Hout, P., Daly, D. C., Silveira, M., Phillips, O., Vasquez, R., van Andel, T., Duivenvoorden, J., Oliveira, A.A., Ek, R., Lilwah, R., Thomas, R., van Essen, J., Baider, C., Maas, P., Mori, S.,

Terborgh, J., Vargas, P.N., Mogollón, H., Morawetz, W., 2003. A spatial model of tree alpha-diversity and tree density for the Amazon. *Biodiversity and Conservation* 12, 2225-2277.

ter Steege, H., Sabatier, D., Castellanos, H., van Andel, T., Duivenvoorden, J., de Oliveira, A.A., Ek, R., Lilwah, R., Mass, P., Mori, S., 2000. An analysis of the floristic composition and diversity of Amazonian forests including those of the Guiana Shield. *Journal of Tropical Ecology* 16, 801-828.

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

van Gelder, H.A., Poorter, L., Sterck, F.J., 2006. Wood mechanics, allometry, and life-history variation in a tropical rain forest tree community. *New Phytologist* 171, 367-378.

Veloso, H.P., Rangel Filho, A.L.R., Lima, J.C.A., 1991. *Classificação da Vegetação Brasileira, Adaptada a um Sistema Universal*. IBGE, Rio de Janeiro, Brasil. 123 pp.

Weiner, J., Thomas, S.C., 1992. Competition and allometry in three species of annual plants. *Ecology* 73, 648-656.

West, G.B., Brown, J.H., Enquist, B.J., 1999. A general model for the structure and allometry of plant vascular systems. *Nature* 400, 664-667.

Wilkinson, L., 1990. *SYSTAT: The system for statistics*. SYSTAT Inc., Evanston.