UNIVERSIDADE DE SÃO PAULO

CENTRO DE ENERGIA NUCLEAR NA AGRICULTURA

MAURÍCIO LAMANO FERREIRA

Incremento diamétrico arbóreo em diferentes grupos funcionais e produção de serapilheira em duas florestas tropicais brasileiras

Piracicaba

2014

UNIVERSIDADE DE SÃO PAULO

CENTRO DE ENERGIA NUCLEAR NA AGRICULTURA

MAURÍCIO LAMANO FERREIRA

Incremento diamétrico arbóreo em diferentes grupos funcionais e produção de serapilheira em duas florestas tropicais brasileiras

Versão revisada de acordo com a Resolução CoPGr 6018 de 2011

Tese apresentada ao Centro de Energia Nuclear na Agricultura da Universidade de São Paulo para obtenção do título de Doutor em Ciências

Área de Concentração: Química na Agricultura e no Ambiente

Orientador: Prof. Dr. Plínio Barbosa de Camargo

Piracicaba

2014

AUTORIZO A DIVULGAÇÃO TOTAL OU PARCIAL DESTE TRABALHO, POR QUALQUER MEIO CONVENCIONAL OU ELETRÔNICO, PARA FINS DE ESTUDO E PESQUISA, DESDE QUE CITADA A FONTE.

Dados Internacionais de Catalogação na Publicação (CIP)

Seção Técnica de Biblioteca - CENA/USP

Ferreira, Maurício Lamano

Incremento diamétrico arbóreo em diferentes grupos funcionais e produção de serapilheira em duas florestas tropicais brasileiras / Maurício Lamano Ferreira; orientador Plínio Barbosa de Camargo. - - versão revisada de acordo com a Resolução CoPGr 6018 de 2011. - - Piracicaba, 2014.

199 f.: il.

Tese (Doutorado – Programa de Pós-Graduação em Ciências. Área de Concentração: Química na Agricultura e no Ambiente) – Centro de Energia Nuclear na Agricultura da Universidade de São Paulo.

1. Ciclo do carbono 2. Dendrometria 3. Ecologia aplicada 4. Ecossistemas florestais 5. Manejo florestal I. Título

CDU 630*5 : 574.1

Ao guardião dos meus genes e melhor amigo (Rafa)

e a mulher que tanto amo (Ana), dedico.

AGRADECIMENTOS

Ao grande arquiteto do Universo, pela vida, família e pessoas que colocou em meu caminho!

Ao meu orientador e amigo Dr. Plínio Barbosa de Camargo pela orientação, parceria e todos os ensinamentos passados ao longo destes quatro anos.

À Dra. Luciana Ferreira Alves pelas valiosas sugestões desde a elaboração do método até a descrição dos resultados.

À minha família: à minha esposa Ana Paula pelo apoio, amor e parceria nos momentos mais difíceis que tive que me ausentar, ao meu príncipe Rafael pela inspiração e carinho, aos meus eternos heróis (pai e mãe) que nunca mediram esforços para garantir uma boa educação aos filhos, a minha tia Eliana pela presença em minha vida e a Dona Edna, que com muito carinho cuidou de mim e da minha família durante o tempo que estive focado nesta tese.

Aos pesquisadores: ao Dr. Raimundo Cosme Oliveira Junior por toda a ajuda oferecida em Santarém e leitura dos capítulos, ao Dr. Eduardo Cabral pela ajuda nas análises estatísticas, à Dra. Simone Vieira pelos conselhos sobre grupos funcionais e pela oportunidade em assistir a sua disciplina, ao Dr. Humberto Rocha pelos dados meteorológicos compartilhados do núcleo Santa Virgínia, ao Dr. Luiz Martinelli pelos conselhos e sugestões sobre a tese em geral, ao Dr. Helber e Emília pelo fornecimento dos dados meteorológicos referentes ao Núcleo Santa Virgínia (Ubatuba), ao Dr. Armando Tavares pela leitura e sugestões da tese, ao Dr. Rodrigo Silva pela sugestão de coleta de dados abióticos de Santarém, ao MSc. Luiz Maluf pela ajuda do tratamento dos dados em painel e a Marielle Smith pela correção dos abstracts.

Aos amigos (as): Karina Gonçalves pela ajuda com a serapilheira de Ubatuba, ao Luizinho (China), Flávio (Tuchilis), Rodrigo (Cabeça), Fabiano (Kruth), Flavio (soldado Passos), meu irmão (Lê), Adriano (Pão), Duílio (Duzel), Diego, Dênis, Ulisses e Clemilson pela intensa ajuda na instalação dos coletores, bandas e medições em Ubatuba.

Aos colegas de trabalho: a todos os colegas do laboratório de Ecologia Isotópica, que em minhas rápidas passagens por Pira sempre me receberam muito bem e nas festas de final de ano me acolheram de forma hospitaleira. A todos os técnicos e funcionários do Laboratório pela simpatia e solicitude. A Alessandra Damasceno e Cleuton pela ajuda com a Serapilheira na Amazônia.

Aos Institutos: Universidade de São Paulo, especialmente ao CENA/USP, pela possibilidade de realizar o trabalho, ao CNPq e CAPES pelo financiamento do projeto e bolsa de estudo, à Embrapa Amazônia oriental pelo total apoio na coleta dos dados na Flona Tapajós, ao LBA pelo acolhimento no campo de estudo e serviços oferecidos, à FAPESP e o projeto Gradiente funcional (BIOTA - FAPESP), ao IAG/USP, Instituto Agronômico de Campinas e INPE pelo fornecimento de dados meteorológicos das parcelas em Ubatuba, ao INMET pela disponibilidade dos dados meteorológicos da Amazônia, à Universidade Nove de Julho pelo laboratório no processamento da serapilheira das parcelas de Ubatuba, ao Instituto Florestal, equipe de gestores e funcionários dos núcleos Picinguaba e Santa Virgínia.

Aos departamentos/funcionários do CENA/USP: a toda equipe da secretaria de pós-graduação (Neuda, Sônia, Fábio e Daiane) que foram sempre muito atenciosos e prestativos, à comissão de pós graduação, à equipe do departamento de convênios, às bibliotecárias, em especial à chefe de seção Sra. Marília Ribeiro Garcia Henyei, que ajustou este trabalho às normas da pós-graduação, aos professores que tiveram a luz durante as disciplinas que cursei.

Aos auxiliares de campo: Amazônia – Chico (fiel parceiro), Galo, Buru, Célio; Ubatuba – Sr. Oswaldo, Dionísio, Sr. Salvador, Joselino, Marquinhos e Wagner.

O Sol Nascerá

"*A sorrir*
Eu pretendo levar a vida
Pois chorando
Eu vi a mocidade
Perdida

Finda a tempestade
O sol nascerá
Finda esta saudade
Hei de ter outro alguém para amar

A sorrir
Eu pretendo levar a vida
Pois chorando
Eu vi a mocidade
Perdida"

Cartola

"Quando abro a porta de uma nova descoberta já encontro Deus lá dentro."

Albert Einstein

LISTA DE FIGURAS

Figura 3.1. Localização do sítio de estudo. As parcelas se encontram na região norte do Estado de São Paulo. FODTB – Floresta Ombrófila Densa de Terras Baixas (Núcleo Picinguaba do PESM); FODSM - Floresta Ombrófila Densa SubMontana (fazenda Capricórnio) e FODM - Floresta Ombrófila Densa Montana (Núcleo Santa Virgínia do PESM). 48

Figura 3.2. Comparação da precipitação pluviométrica entre a atual estação referência de dados climatológicos (CIIAGRO) e uma estação antiga e desativada localizada a alguns metros da parcela "G" (DAEE). Em A) série histórica da quantidade de chuva entre os anos de 2004 e 2011. Em B) comparação do total acumulado nas duas estações durante os anos de 2004 e 2011. Valores de precipitação transformados em raiz quadrada para alcançar a normalidade do teste (P=0,693). 49

Figura 3.3.Bandas dendrométricas instaladas em árvores com até 30 cm de diâmetro. A) Banda instalada num caule limpo. B) Medição a partir de um paquímetro digital. C) Detalhe da "janela" onde os furos se distanciam com o crescimento da árvore. D) Mola promovendo o estiramento da banda dendrométrica. 51

Figura 3.4. Coletor de serapilheira instalado há 0,5 metros de altura do chão da floresta (A). Em "B" o detalhe da tela de náilon formando uma bolsa para coletar o material decíduo. 53

Figura 3.5. Balanço hídrico sequencial mensal e decendial nas três regiões de estudo. 56

Figura 3.6. Capacidade de água disponível, armazenamento, deficiência, excedente, retirada e reposição hídrica ao longo dos meses de estudo nas três cotas altitudinais. 57

Figura 3.7. Representação do incrementoanual médio em cada cota altitudinal. Letras distintas representam diferenças significativas ao nível de 5%. a) Crescimento médio anual absoluto; b) Crescimento médio anual relativo. 60

Figura 3.8. Distribuição de indivíduos com os maiores valores de incrementodiamétrico arbóreo anual absoluto registrado ao longo do ano de estudo nos três níveis de altitude. 60

Figura 3.9. Correlação entre incremento diamétrico arbóreo ($mm.mês^{-1}$) e variáveis meteorológicas nas três fitofisionomias. Asteriscos representam FODTB (Picinguaba-PIC), pontos pretos FODSM (Capricórnio-CAP) e círculos vazios representam FODM (Santa Virgínia-STV). * $p \leq 0,05$; ** $p \leq 0,01$ e *** $p \leq 0,001$. 62

Figura 3.10. Variação média de incremento diamétrico arbóreo anualabsoluto e relativo das árvores amostradas. Em (A) valores médios de IDA aboluto e (B) relativo dos indivíduos organizados por classes de tamanho; 1- (C1) Classe de tamanho com árvores menores ≤ 10 cm DAP; 2- (C2) Classe de tamanho com árvores medindo entre 10-30 cm DAP; 3- (C3) Classe de tamanho com árvores medindo entre 30-50 cm DAP e 4- (C4) Classe de tamanho com árvores > 50 cm DAP. Em (C) valores médios de IDA aboluto e (D) relativo dos indivíduos organizados por grupos de densidade de madeira. 1- (D1) Árvores com densidade ≤ 0,55g cm^{-3}; 2- (D2) Árvores com densidade de madeira entre 0,56 e 0,7 g cm^{-3}; 3- (D3) Árvores com densidade de madeira > 0,71 g cm^{-3}. Em (E) valores médios de IDA aboluto e (F) relativo dos indivíduos organizados por índice de iluminação de copa. 1- (IIC1) Árvores com copa muito iluminada; 2- (IIC2) Árvores com copa parcialmente sombreada; 3- (IIC3) Árvores com copa muito ou totalmente sombreadas. 63

Figura 3.11. Regressão linear entre Incremento diamétrico arbóreo ($mm\ mês^{-1}$) no grupo estrutural organizado por classes de tamanho e variáveis meteorológicas nas três fitofisionomias. Asteriscos representam FODTB (Picinguaba), pontos pretos FODSM (Capricórnio) e círculos vazios representam FODM (Santa Virgínia). ** $p \leq 0,05$; *** $p \leq 0,01$ e **** $p \leq 0,001$. 65

Figura 3.12. Regressão linear entre Incremento diamétrico arbóreo ($mm\ mês^{-1}$) no grupo funcional organizado por densidade de madeira e variáveis meteorológicas nas três fitofisionomias. Asteriscos representam FODTB (Picinguaba), pontos pretos FODSM (Capricórnio) e círculos vazios representam FODM (Santa Virgínia). * $p \leq 0,05$; ** $p \leq 0,01$ e *** $p \leq 0,001$. 67

Figura 3.13. Regressão linear entre Incremento diamétrico arbóreo (mm $mês^{-1}$) no grupo funcional organizado por Índice de iluminação de copa e variáveis meteorológicas nas três fitofisionomias. Asteriscos representam FODTB (Picinguaba), pontos pretos FODSM (Capricórnio) e círculos vazios representam FODM (Santa Virgínia).* $p \leq 0,05$; ** $p \leq 0,01$ e ***$p \leq 0,001$. 69

Figura 3.14. Ordenação dos diferentes subgrupos estruturais e funcionais ao longo do gradiente altitudinal a partir da análise *Non Metric Multidimensional Analyses* (NMDS). Cada ponto representa um conjunto de pelo menos seis indivíduos numa determinada família. A configuração foi produzida a partir da matriz de distância de Bray-Curtis. A primeira letra de cada ponto significa o local, P – Picinguaba; C – Capricórnio e S – Santa Virgínia. A segunda (e terceira) letra de cada ponto significa o grupo fincional, C – classe de tamanho; D – densidade e Co – índice de iluminação de copa. Em "A" o símbolo cruz representa os valores obtidos de uma mesma subgrupo de classe de tamanho um, ou seja, cada ponto representa uma família taxonômica com árvores medindo de 5 a 30 cm de diâmetro, as esferas pretas representam a classe dois (30,01 a 50 cm de diâmetro) e os quadrados rosas epresentam a terceira classe de diâmetro (acima de 50,01 cm). Em "B" a cruz representa o primeiro grupo de densidade, ou seja, cada ponto representa uma família taxonômica com árvores apresentando densidade de madeira entre 0,09-0,55 g cm^{-3}, as esferas pretas a subgrupo intermediária de densidade (0,56 – 0,7 g cm^{-3}) e os quadrados rosas representam a terceira subgrupo, ou seja, árvores com densidade acima de 0,71 g cm^{-3}. Em "C" a cruz representa árvores com copa muito iluminada, ou seja, cada ponto representa uma família taxonômica com árvores consideradas IIC1, as esferas pretas representam a segunda subgrupo, ou seja, árvores parcialmente sobreadas em algum momento do dia (IIC2) e os quadrados rosas representam famílias com árvores bastante sombreadas ao longo do dia (IIC3). Em "D" ordenação de nove famílias botânicas recorrentes nos três níveis altitudinais com pelo menos 10 indivíduos amostrados com bandas dendrométricas em cada família. 71

Figura 3.15. Produção anual de serapilheira nas três cotas altitudinais ao longo do gradiente (A) e variação mensal na produção total de serapilheira (B) no núcleo Picinguaba (linha preta contínua), na Fazenda Capricórnio (linha tracejada) e no núcleo Santa Virgínia (linha pontilhada). 72

Figura 3.16. Distribuição das frações constituintes da serapilheira ao longo do gradiente altitudinal estudado da Floresta Atlântica. As diferentes proporções de tamanho da imagem indicam genericamente os locais com maior produção de serapilheira. 73

Figura 3.17. Variação mensal na produção das frações de serapilheira ao longo do gradiente altitudinal. Linhas contínuas (Picinguaba), tracejadas (Capricórnio) e pontilhadas (Santa Virgínia) representam diferentes sítios de estudo. Em A) fração folhas, em B) fração galhos, em C) fração partes reprodutivas e em D) fração miscelânea ao longo de 18 meses de estudo. 74

Figura 3.18. Regressões lineares entre produção de serapilheira ($kg.ha^{-1}.mês^{-1}$) e variáveis meteorológicas nas três fitofisionomias. Asteriscos representam FODTB (Picinguaba), pontos pretos FODSM (Capricórnio) e círculos vazios representam FODM (Santa Virgínia). * $p \leq 0,05$; ** $p \leq 0,01$ e ***$p \leq 0,001$. 75

Figura 3.19. Variação na produção de serapilheira total e incrementodiamétrico arbóreo nas três altitudes. As barras representam o valor médio de crescimento arbóreo e as linhas a produção de serapilheira total ao longo do estudo. 76

Figura 4.1. Localização do sítio de estudo na região centro-leste da Amazônia. 95

Figura 4.2. Representação esquemática dos transectos no sítio experimental, próximo ao Km 67 da rodovia Santarém-Cuiabá (BR 163). 96

Figura 4.3. Bandas dendrométricas instaladas em árvores com até 30 cm de diâmetro. A) Banda instalada num caule limpo. B) Mola promovendo o estiramento da banda dendrométrica. C) Detalhe da "janela" onde os furos se distanciam com o crescimento da árvore. D) Medição com paquímetro digital. 97

Figura 4.4. Balanço hídrico sequencial mensal (A), evapotranspiração potencial e real (B), capacidade de água disponível, armazenamento (C) e deficiência, excedente, retirada e reposição hídrica (D) ao longo dos meses de estudo. 102

Figura 4.5. Relação entre precipitação e temperatura máxima na área de estudo ao longo do estudo. Os dados compreendem o intervalo de tempo entre maio de 2011 e setembro de 2013. 102

Figura 4.6. Distribuição em porcentagem (%) das famílias amostradas com bandas dendrométricas na área de estudo. 103

Figura 4.7. Distribuição dos indivíduos amostrados com os valores médios de incrementoanualabsoluto registrado ao longo do período de estudo. 105

Figura 4.8. Variação do incremento diamétrico absoluto e relativoao longo de período de estudo em mm.mês^{-1}. Faixa cinza representa a estação com menor índice pluviométrico. 105

Figura 4.9. Regressões lineares entre incremento diamétrico arbóreo absoluto (C.A.) e relativo (C.R.) em mm mês^{-1} e variáveis meteorológicas ao longo do período de estudo. 108

Figura 4.10. Variação de incremento diamétrico arbóreo ao longo do estudo nos subgrupos de classes de tamanho. C1- Classe de tamanho com árvores com DAP entre 10-22,5 cm; C2- Classe de tamanho com árvores medindo entre 22,5-35 cm de DAP; C3- Classe de tamanho com árvores medindo entre 35-55 cm de DAP; C4- Classe de tamanho com árvores medindo entre 55-90 cm de DAP e C5 árvores com mais de >90 cm de DAP. Fundo cinza representa a estação com menor índice pluviométrico. 110

Figura 4.11. Variação de incremento diamétrico acumuladoao longo do estudo dentro dos subgrupos de classes de tamanho. 1- (C1) - Classe de tamanho com árvores com DAP entre 10-22,5 cm;2 (C2) - Classe de tamanho com árvores medindo entre 22,5-35 cm de DAP;3 (C3) - Classe de tamanho com árvores medindo entre 35-55 cm de DAP; 4 (C4) - Classe de tamanho com árvores medindo entre 55-90 cm de DAP e 5 (C5) - árvores com mais de >90 cm de DAP. 111

Figura 4.12. Variação de incrementodiamétrico arbóreo ao longo do estudo nos subgrupos de densidade de madeira. D1- Árvores com densidade de madeiraaté 0,55 g/cm^3;D2- Árvores com densidade de madeira entre 0,56 e 0,7g/cm^3;D3- Árvores com densidade de madeira acima de 0,7 g cm^{-3}. 113

Figura 4.13. Variação de incrementodiamétrico acumuladoao longo do estudo dentro dos subgrupos de Densidade de madeira. D1- Árvores com densidade de madeiraaté 0,55 g cm^{-3};D2- Árvores com densidade de madeira entre 0,56 e 0,7g cm^{-3}. D3- Árvores com densidade de madeira acima de 0,7 g cm^{-3}. 114

Figura 4.14. Variação de incremento diamétrico arbóreo ao longo do estudo nos subgrupos de Índice de iluminação de copa. IIC1- Árvores com completa exposição a luz direta vertical e lateral; IIC2- Árvores com mais do que 90% da luz vertical direta e somente pouco sombreada pela luz lateral; IIC3- Árvores com luz direta na ordem de 10-90% ou menos do que 10% de luz lateral; IIC4- Árvores com copas muito sombreadas e com pouca incidência de luz direta e IIC5- Árvores completamente sombreadas. 116

Figura 4.15. Variação de incremento diamétrico acumuladoao longo do estudo dentro dos subgrupos de Índice de iluminação de copa. IIC1- Árvores com completa exposição a luz direta vertical e lateral; IIC2- Árvores com mais do que 90% da luz vertical direta e somente pouco sombreada pela luz lateral; IIC3- Árvores com luz direta na ordem de 10-90% ou menos do que 10% de luz lateral; IIC4- Árvores com copas muito sombreadas e com pouca incidência de luz direta e IIC5- Árvores completamente sombreadas 117

Figura 4.16. Figura representando a ordenação dos indivíduos amostrados e organizados por subgrupos de classe de tamanho, densidade de madeira e índice de iluminação de copa a partir da análise *Non Metric Multidimensional Analyses* (NMDS). A configuração foi produzida a partir da matriz de distância de Bray-Curtis. Em A) – ordenação dos dados organizados por subgrupos de densidade de madeira; em B) – ordenação dos dados organizados por índice de iluminação de copa. Os valores foram agrupados de acordo com o valor médio do índice de iluminação de copa. Em C) – ordenação dos dados organizados em subgrupos de classes de diâmetro. 123

Figura 4.17. Produção de serapilheira ao longo do período de estudo. Barras cinzas representam a produção de serapilheira em kg.ha.mês^{-1} e linha preta contínua representa a precipitação. 124

Figura 4.18. Comparação da média de produção de serapilheira mensal ao longo do período deste estudo com a média mensal obtida entre os anos de 2000 e 2005 em kg ha^{-1} $mês^{-1}$. 125

Figura 4.19. Variação mensal na produção das frações de serapilheira ao longo do período de estudo em kg ha^{-1} $mês^{-1}$. 125

Figura 4.20. Distribuição das frações constituintes da serapilheira ao longo do período de estudo na floresta Amazônica. 126

Figura 4.21. Regressões lineares entre Incremento diamétrico arbóreo absoluto (mm $mês^{-1}$) e variáveis meteorológicas ao longo do período de estudo. 128

Figura 4.22. Variação na produção de serapilheira total e incrementodiamétrico arbóreo absoluto na área de estudo. As barras representam o valor médio de crescimento arbóreo (mm.$mês^{-1}$) e a linha representa o valor médio da produção de serapilheira total (kg ha^{-1} $mês^{-1}$). 129

Figura 5.1. Temperatura média e precipitação acumulada mensal na Mata Atlântica (FAT) e Amazônia (FAMZ). 137

Figura 5.2. Balanço hídrico sequencial mensal na Mata Atlântica (A), Balanço hídrico sequencial mensal na Amazônia (B), Capacidade de água disponível, armazenamento na Mata Atlântica (C),Capacidade de água disponível, armazenamento na Amazônia (D), Deficiência, excedente, retirada e reposição hídrica na Mata Atlântica (E) e Deficiência, excedente, retirada e reposição hídrica na Amazônia (F). MAT (Mata Atlântica) e AMZ (Amazônia). 138

Figura 5.3. Distribuição dos indivíduos amostrados com os valores médios de incremento diamétrico mensal absoluto registrado ao longo do período ano de estudo (mm $mês^{-1}$). 140

Figura 5.4. Variação do incremento diamétrico absoluto e relativoao longo de período de estudo em mm $mês^{-1}$. Barras amarelas representam a estação com menor índice pluviométrico. Barras cinzas representam a estação com menor índice pluviométrico. 141

Figura 5.5. Figura representando a ordenação dos diferentes grupos funcionais ao longo do gradiente altitudinal a partir da análise *Non Metric Multidimensional Analyses* (NMDS). A configuração foi produzida a partir da matriz de distância de Bray-Curtis. Em "A" cada ponto representa uma família taxonômica. C1 – árvores com DAP entre 10-20 cm; C2 – árvores com DAP entre 20-30 cm; C3 – árvores com DAP entre 30-50 cm e C4 – árvores com DAP acima de 50 cm. Em "B" cada ponto representa um grupo de indivíduos de uma mesma família. D1 – árvores com densidade de madeira entre 0,09-0,55 gcm^{-3}, D2 – árvores com densidade de madeira entre 0,56 – 0,7 gcm^{-3}e D3 – árvores com densidade de madeira acima de 0,71 gcm^{-3}. Em "C" cada ponto representa um conjunto de indivíduos de uma mesma família. IIC1 – árvores com até 90% da copa iluminada; IIC2 – árvores com menos do que 10% da copa iluminada. 146

Figura 5.6. Figura representando a ordenação a partir da análise *Non Metric Multidimensional Analyses* (NMDS) de onze famílias botânicas recorrentes nos dois biomas. 147

Figura 5.7. Variação na produção de serapilheira total e incremento diamétrico arbóreo absoluto nas áreas de estudo. As barras cinzas representam o valor médio de produção de serapilheira (kg.ha.$mês^{-1}$) e as linhasrepresentam os valores médios de incremento diamétrico absoluto (mm.$mês^{-1}$). Barras amarelas representam a estação com menor índice pluviométrico. 149

Figura 5.8. Distribuição das frações constituintes da serapilheira (em %) ao longo do período de estudo nasduas florestas. 153

Figura 5.9. Regressões lineares entre produção de serapilheira (kgha^{-1}mês^{-1}) e variáveis meteorológicas nas duas florestas estudadas. Círculos vazios representam valores referentes à Mata Atlântica e pontos preenchidos representam valores referentes a floresta Amazônica. * $p \leq 0,05$; ** $p \leq 0,01$ e *** $p \leq 0,001$. 155

LISTA DE TABELAS

Tabela 3.1. Representação dos valores médios de radiação solar (R), temperatura máxima (T Ma), temperatura mínima (T Mi), temperatura média (T), amplitude térmica (A), umidade relativa do ar (UR) e velocidade de vento média (VV) no núcleo Picinguaba (PIC), fazenda Capricórnio (CAP) e núcleo Santa Virgínia (STV). 58

Tabela 3.2. Resumo dos valores de incremento diamétrico arbóreo anual nas parcelas de estudo, sendo, abs – valores de crescimento anual absoluto; rel – valores de crescimento anual relativo. 59

Tabela 4.1. Representação dos valores médios de precipitação em mm (P), umidade relativa do ar em % (UR), dias com chuva no mês (D c/ Ch), déficit hídrico em mm (D), excesso hídrico em mm (E), armazenamento hídrico em mm (ARM), evapotranspiração potencial em mm (ETP), evapotranspiração real em mm (ETR), temperatura máxima em ºC (Tmx), temperatura mínima em ºC (Tmi), temperatura média em ºC (Tme), amplitude térmica em ºC (A), radiação global em w m^2s^{-1} (R), velocidade de vento média em m s^{-1} (VV)evelocidade de vento máxima em ms^{-1} (VVmx). 101

Tabela 4.2. Valores de incremento diamétrico arbóreo anuale mensal na área de estudo. 104

Tabela 4.3. Regressão múltipla com o uso de variáveis dummies para o incremento diamétrico arbóreo (IDA) e fatores climáticos na floresta Amazônica. UR-Umidade relativa do ar (%), Ch - número de dias com chuva no mês, Def - défifit hídrico (mm), Tmx - temperatura máxima (ºC), Tmn - temperatura mínima (ºC), Rad Radiação global ($W.m^{-2}.s^{-1}$). Teste significativo α=0,000; F=1,649; R^2=0,14. 118

Tabela 4.4. Valores dasregressões lineares entre o incremento diamétrico arbóreo absoluto dos indivíduos amostrados nos diferentes subgrupos estruturais e funcionais e radiação global ($Wm^{-2}s^{-1}$) na comunidade estudada. 120

Tabela 5.1. Resumo dos valores de incremento diamétrico arbóreo anual(I.A.) e mensal (I.M.) na área de estudo. 139

Tabela 5.2. Regressão múltipla com o uso de variáveis dummies para o incremento diamétrico arbóreo (IDA) e fatores climáticos na floresta Atlântica e Amazônica. UR-Umidade relativa do ar (%), Ch - número de dias com chuva no mês, Def - défifit hídrico (mm), Tmx - temperatura máxima (ºC), Tmn - temperatura mínima (ºC), Rad Radiação global (W m^{-2} s^{-1}). Teste significativo α<0,000; F=1,649; r^2=0,14. 143

Tabela 5.3. Valores médios e desvio padrão da produção das frações de serapilheira ao longo do período de estudo na FAMZ (Amazônia) e FAT (Mata Atlântica) em kg ha^{-1} ano^{-1}. 151

Tabela 5.4 - Compilação de dados sobre a produção de serapilheira e sua composição em ecossistemas florestais brasileiros. AMZ (Amazônia), AMZ-CER (transição Amazônia – Cerrado) e MA (Mata Atlântica), SE – sítio de estudo, CL – classificação climática de Köppen, Ref – refrência bibliográfica, CG – coordenadas geográfica dos sítios de estudo, PST – produção de serapilheira total (Mg ha^{-1} ano^{-1}). 154

RESUMO

FERREIRA, M. L. **Incremento diamétrico arbóreo em diferentes grupos funcionais e produção de serapilheira em duas florestas tropicais brasileiras.** 2014. 199 p. Tese (Doutorado) – Centro de Energia Nuclear na Agricultura, Universidade de São Paulo, Piracicaba, 2014.

A alocação de C em biomassa aérea é uma importante via do fluxo de elemento em ecossistemas terrestres. Uma forma de monitorar este processo é por meio de bandas dendrométricas que subsidiam informações relevantes sobre o perfil de incremento diamétrico arbóreo ao longo do tempo. Porém, este monitoramento se torna mais eficientes quando realizados sob a ótica de grupos funcionais, uma vez que florestas tropicais apresentam alta diversidade biológica. No entanto, deve-se considerar que a perda de carbono para o ambiente, seja em termos de respiração autotrófica, mortalidade ou produção de serapilheira, também é um atributo importante na dinâmica de florestas tropicais. Desta forma, torna-se crucial o monitoramento da entrada e saída de C em ecossistemas terrestres tropicais. O objetivo deste trabalho foi avaliar o perfil de incremento diamétrico arbóreo (IDA) e a produção de serapilheira em duas florestas tropicais brasileiras. Primeiramente instalaram-se 850 bandas dendrométricas em árvores de uma comunidade da floresta Amazônica (FAMZ). Na floresta Atlântica (FAT) foram instaladas 1532 bandas em árvores localizadas em três fitofisionomias ao longo de um gradiente altitudinal (100, 400 e 1000 metros de altitude). Para a estimativa da serapilheira 64 coletores foram espalhados aleatoriamente numa área de 20 ha da FAMZ e 40 coletores por nível de altitude foram espalhados na FAT. Na floresta Atlântica as árvores localizadas no meio do gradiente (400 m) foram as que apresentaram maior incremento diamétrico arbóreo anual, seguido pela comunidade a 100 m e por fim a comunidade localizada na maior altitude. As árvores apresentaram redução de incremento diamétrico arbóreo durante a estação de menor índice pluviométrico e menor temperatura média do ar. Na floresta Amazônica as árvores amostradas apresentaram menor taxa de incremento arbóreo durante a estação seca, que também é a mais quente. Em geral, temperatura e precipitação foram as variáveis ambientais que apresentaram grande influência no perfil de incremento diamétrico arbóreo, sendo que na FAT a temperatura atuou positivamente na taxa de incremento diamétrico arbóreo dos indivíduos amostrados a 400 e 1000 metros de altitude e na FAMZ esta variável interferiu negativamente no desenvolvimento das árvores. Em ambas as florestas a precipitação foi correlacionada positivamente com o perfil de crescimento das árvores. A análise de ordenação mostrou que em ambas as florestas houve um forte agrupamento das árvores dentro dos subgrupos funcionais, destacando assim sua a eficiência na análise de respostas ambientais em ecossistemas tropicais. A produção de serapilheira foi 20% maior na FAMZ do que na FAT. A principal fração representada na serapilheira total foi a folha. Novamente a temperatura foi uma variável ambiental importante no aporte do material decíduo. Estes resultados trazem importantes contribuições sobre o uso de grupos funcionais em estudos que visem a alocação de biomassa em florestas tropcais, além de trazer uma comparação entre a dinâmica de crescimento arbóreo nas duas maiores florestas tropicais brasileiras.

Palavras chave: Floresta tropical. Dendrometria. Grupos funcionais. Amazônia. Mata Atlântica.

ABSTRACT

FERREIRA, M. L. **Tree diametric increment in different functional groups and litterfall production in two Brazilian tropical forests.** 2014. 199 p. Tese (Doutorado) – Centro de Energia Nuclear na Agricultura, Universidade de São Paulo, Piracicaba, 2014.

Allocation of C in aboveground biomass is an importantpathway of the element flow in terrestrial ecosystems. One way to monitor this process is through dendrometric bands that support relevant information about tree diametric increment over time. However, this monitoring becomes more efficient when performed in functional groups, since tropical forests have high biodiversity levels. However, one must consider that the loss of carbon to the atmosphere, either in terms of autotrophic respiration, mortality or litter production, is also an important attribute in the dynamics of tropical forests. Thus, it is crucial to monitor the incoming and outgoing of C in tropical terrestrial ecosystems. The goal of this study was to evaluate the tree diametric increment rate and litterfall in two Brazilian tropical forests. Firstly,850 dendrometric bands ware installed on trees of a community in the Amazon rainforest (FAMZ). In the Atlantic forest (FAT) 1532 bandswere installedon trees located in three vegetation types along an altitudinal gradient (100, 400 and 1000 ma.s.l.). For litterfall, 64 collectors were placed randomly over an area of 20 ha in FAMZ and 40 collectorswere scattered per level altitude in the FAT. In the Atlantic forest trees located in the middle of the gradient (400 m a. s. l.) showed the greatest annual diametric increase, followed by trees located at 100 m (a.s.l.) and finally trees located at 1000 m (a.s.l.). During the dry season and lower mean airtemperature trees showed slow growth. In the Amazon forest the sampled trees had slower growth rate during the dry season, which was the hottest season. In general, temperature and precipitation were the environmental variables that had great influence on the tree diametric growth. The air temperature acted positively on the growth rate of individuals sampled at 400 and 1000 meters altitude in the FAT and in the FAMZ this variable showed negative effect on tree growth. In both forests precipitation was positively correlated with the tree growth rate. Ordination analysis showed that in both forests there was a strong grouping of trees within the functional subgroups, thus highlighting its efficiency in the analysis of environmental responses in tropical ecosystems. Litterfall production was 20% higher in FAMZ than in the FAT. The main fraction of total litterfall was leave. Again the temperature was an important environmental variable in the production of the deciduous material. These results provide important contributions on the use of functional groups in studies seeking at biomass allocation in tropcais forests, besides bringing a comparison between the dynamics of tree growth in the two largest Brazilian rainforests.

Keywords: Tropical Forest. Dendrometry. Functional groups. Amazon. Atlantic Forest.

SUMÁRIO

1. INTRODUÇÃO 25

2. REVISÃO DA LITERATURA 27

2.1. Aspectos gerais dos biomas 27

2.1.1. Amazônia 27

2.1.2. Mata Atlântica 29

2.2. Crescimento arbóreo e biomassa vegetal 32

2.3. Bandas dendrométricas 35

2.4. Grupos funcionais 36

2.5. Produção de serapilheira em florestas tropicais 43

2.6. O LBA (BRASIL/MCT) e o Projeto Gradiente Funcional (BIOTA/FAPESP) 44

3. INCREMENTO DIAMÉTRICO ARBÓREO E PRODUÇÃO DE SERAPILHEIRA AO LONGO DE UM GRADIENTE ALTIDUDINAL NA FLORESTA ATLÂNTICA, SUDESTE DO BRASIL. 46

Resumo 46

Abstract 47

3.1 Introdução 48

3.2 Material e Métodos 50

3.2.1 Área de Estudo 50

3.2.2 Dados meteorológicos 53

3.2.3 Dados Dendrométricos 55

3.2.3 Escolha dos grupos funcionais 57

3.2.4 Dados de serapilheira 57

3.2.5 Análise dos dados e correção de erros 58

3.2.6 Análise estatística 59

3.3.1Variáveis ambientais 60

3.3.2 Crescimento da comunidade arbórea ao longo do gradiente 64

3.3.3 Crescimento arbóreo em grupos funcionais 67

3.3.4 Produção de Serapilheira 76

3.4 Discussão 81

3.4.1 Variáveis ambientais 81

3.4.2 Crescimento da comunidade arbórea 82

3.4.3 Crescimento arbóreo em grupos funcionais 86

3.4.4 Ordenação dos subgrupos funcionais 91
3.4.5 Produção de serapilheira 93
3.5 Conclusão 94
4. CRESCIMENTO ARBÓREO E PRODUÇÃO DE SERAPILHEIRA NA AMAZÔNIA ORIENTAL: O PAPEL DOS GRUPOS FUNCIONAIS 96
Resumo 96
Abstract 97
4.1 Introdução 98
4.2 Material e Métodos 100
4.2.1 Área de Estudo 100
4.2.2 Dados meteorológicos 101
4.2.3. Dados Dendrométricos 102
4.2.4 Escolha dos grupos funcionais 103
4.2.5 Dados de serapilheira 104
4.2.6 Análise dos dados e correção de erros 104
4.2.7 Tratamento estatístico 105
4.3 Resultados E Discussão 105
4.3.1 Variáveis meteorológicas 105
4.3.2 Crescimento arbóreo da comunidade 108
4.3.3 Grupos funcionais e crescimento arbóreo 115
4.3.4 Análise de ordenação dos grupos funcionais 128
4.3.5 Produção de serapilheira 129
4.4 Conclusão 135
5. CRESCIMENTO ARBÓREO E PRODUÇÃO DE SERAPILHEIRA EM DUAS FLORESTAS TROPICAIS BRASILEIRAS: O CASO DAS FLORESTAS ATLÂNTICA E AMAZÔNICA 137
Resumo 137
Abstract 138
5. 1 Introdução 139
5.2 Material e Métodos 140
5.2.1 Área de estudo 140
5.2.2 Dados meteorológicos 141
5.2.3 Dados dendrométricos 141
5.2.4 Grupos funcionais 141

5.2.5 Dados de serapilheira 142
5.2.6 Análise estatística 142
5.3 Resultados e Discussão 142
5.3.1 Aspectos climáticos das florestas 142
5.3.2 Crescimento da comunidade arbórea nas florestas 145
5.3.3 Análise de ordenação 151
5.3.4 Produção de serapilheira 154
5.4 Conclusão 163
6. CONCLUSÃO GERAL 165
REFERÊNCIAS 167

1. INTRODUÇÃO

A floresta Amazônica constitui um dos mais importantes ecossistemas do planeta por representar 45% das florestas tropicais da Terra (MALHI et al., 2002), enquanto que a floresta Atlântica é considerada um "*hot spot*" de biodiversidade e apresenta uma alta taxa de endemismo (MYERS, 2000; MURRAY-SMITH et al., 2009; RIBEIRO et al., 2009).

Pelo fato da vegetação e atmosfera apresentarem um estreita relação, o aumento da concentração de dióxido de carbono tem ocasionado mudanças na composição (PHILLIPS et al., 2002a) e no funcionamento (OMETTO et al., 2005) dos ecossistemas como mecaninsmo de retroalimentação, causando assim alterações em ciclos biogeoquímicos (VITOUSEK etal., 1997). A queima decombustíveis fósseisnos últimosdois séculoslevou a um aumento das concentrações atmosféricas de CO_2 com impactos aceleradosno clima global e alterações em eventos climáticos (KERR, 2009, BALCH, 2014).

Mesmo que haja na história registros de eventos climáticos extremos afetando populações humanas, como a dinastia maia que teve sua civilização eximada por sucessivos eventos de seca (HUNT; ELLIOT, 2002), tais eventos apresentam naturalemnte uma variação temporal relativamente marcada, como os episódios de El Niño/Oscilação Sul (ENOS) (ALVES et al., 2012; CAI et al., 2014). Alguns destes episódios foram registrados no século passado, dentre eles o de 1982/83, o menos intenso de 1991/92, o caso de 1994/95 que apresentou uma seca prolongada e o episódio de 1997/98, que apresentou uma severa seca na região Amazônica (CAVALCANTI; SILVEIRA; ALVES, 2013). No século XXI já foram registrados dois eventos de seca na Amazônia. O primeiro episódio foi o aquecimento do Atlântico Norte que em 2005 desencadeou a mais severa seca dos últimos 40 anos na região sul da Amazônia e o episódio de 2010, que foi ainda mais intenso. De acordo com Marengo et al. (2011) a redução de chuvas na Amazônia no ano de 2010 foi uma consequência de um aquecimento anômalo do Atlântico tropical norte associado a um episódio de El Niño. Deve-se destacar que tais episódios não se concentram somente na região norte da América do Sul. Marengo e Valverde (2007) ressaltam que algumas regiões da parte sudeste do Brasil poderá passar por um aumento de temperatura neste século, incluindo a região do domínio Atlântico.

Phillips et al. (2010) relatam que os impactos de um período de seca não se limitam somente a estação, mas podem causar efeitos letais à comunidade vegetal por até dois anos após o fenômeno, ocasionando assim alterações no funcionamento dos ecossistemas. Dependendo das condições ambientais, o bioma pode desempenhar papel tanto no sequestro (PHILLIPS et al., 1998; WRIGHT, 2013) quanto na emissão do carbono

(SALESKA et al., 2003). Assim, diante desta variabilidade de respostas, torna-se crucial a avaliação da dinâmica do carbono em florestas tropicais. Higuchiet al. (2011) reportaram que variações intra anuais podem ser mais importantes do que variações inter anuais para se compreender e avaliar esta dinâmica. Uma ferramenta útil nesta avaliação é o uso de bandas dendrométricas. O crescimento arbóreo pode variar entre e dentro de espécies de árvores de acordo com a idade do indivíduo, grupo funcional ou devido a alguns fatores ambientais como altitude, topografia e sazonalidade (BUTT et al., 2012; GIRARDIN et al., 2014a). Segundo King et al. (2005), a variabilidade dos dados de crescimento arbóreo numa floresta tropical pode ser explicada pela densidade de madeira e pela interceptação da luz que a copa recebe. Assim, torna-se importante conhecer como cada grupo de planta apresenta o perfil de crescimento ao longo do tempo, seja organizado por características de densidade de madeira ou pela quantidade de luz que atinge a copa.

Outra variável biológica que também é suscetível a esses fatores ambientais acima citados é a produção de serapilheira. Esta fração do ecossistema, formada basicamente por matéria orgânica morta, é a principal responsável pela fertilidade do solo em florestas tropicais. Este material biológico apresenta importante função na dinâmica dos ecossistemas, além de concentrar a maior parte da energia que flui num sistema (GOLLEY et al., 1978; DELITTI, 1995). Assim, diante do exposto, este trabalho propõe-se a responder as seguintes perguntas:

- Como o incremento diamétrico arbóreo (IDA) de indivíduos de uma parte da floresta Amazônica e Atlântica responde aos fatores climáticos?
- Qual é a variação de respostas destes incrementos em diferentes grupos funcionais nestas florestas?
- Qual é a contribuição do aporte de serapilheira para o solo destas florestas?

Assim, o objetivo deste trabalho foi avaliar a dinâmica de incremento diâmétrico arbóreo e a produção de serapilheira em duas florestas tropicais brasileiras.

2. REVISÃO DA LITERATURA

As florestas tropicais apresentam alta biodiversidade podendo ser bastante heterogênea em relação à estrutura e funcionamento dos ecossistemas. Algumas regiões da floresta Amazônica, por exemplo, apresentam árvores que alcançam 50 metros de altura e classes de diâmetro a altura do peito (DAP) na escala de 120 cm (PHILLPIS et al., 2002), enquanto na floresta Atlântica as árvores são, em geral, mais baixas, alcançando aproximadamente 30 m e classes de diâmetro proporcionalmente menores (SCARANELLO et al., 2012). Estas florestas, independentemente das suas características estruturais apresentam importantes papeis na ciclagem dos nutrientes e consequentemente na regulação do clima em escala regional e global (MALHI; GRACE, 2000; BETTS et al., 2007).

2.1. Aspectos gerais dos biomas

2.1.1. Amazônia

O cráton amazônico forma o mais antigo núcleo do continente sul americano, apresentando ao norte o escudo da Guiana e ao sul o escudo Guaporé, conhecido também como escudo brasileiro central. Em geral, a geografia da Amazônia foi moldada durante três fases geológicas. A primeira foi uma fase Proterozóica de formação cratônica dominada por magmatismo, acúmulo continental e processos tectônicos. O cráton forma a maior parte da Amazônia oriental e consiste em um estável embasamento com paisagens que remontam ao período Cretáceo. Essa região possui menos nutrientes do que uma grande parte da Amazônia ocidental, que teve o soerguimento dos Andes. A segunda maior fase geológica foi o rifteamento e quebra da Pangeia, fase em que surgiu também o oceano Atlântico e ocorreu a separação das Américas à Europa e África, que teve o seu fim durante o Cretáceo. A terceira e última fase geológica foi determinada por mudanças na configuração da placa tectônica ao longo do oceano Pacífico. Esta atividade da placa foi uma consequência da separação continental responsável pela elevação da cordilheira do Andes, iniciada durante o Cretáceo. Tais pulsos de elevação continuaram durante o Cenozóico. O tectonismo dos Andes somente alcançou o clímax durante o Mioceno tardio e Plioceno (HOORN; WESSELINGH, 2010). Com isso, a jovem cadeia de montanhas que se formara começou a bloquear o sistema fluvial amazônico que escoava para o oceano Pacífico (SIOLI, 1985) e como consequência, parte das terras baixas da Amazônia ocidental, que durante o Mioceno formavam ambientes aquáticos,

passaram a ser fragmentadas e secas. Segundo Joly (2008) a mudança de temperatura no fim do período Terciário e durante o Quartenário foi da ordem de 6º C, sendo que os padrões de precipitação também devem ter sido alterados, formando assim um mosaico de habitats controlados pelos corpos hídricos como rios, alterações no nível do mar e períodos de seca.

O fato da Amazônia se estender pelos dois lados da linha do Equador reflete na maior taxa de precipitação total da região. A parte sul da Amazônia brasileira é dominada por chuvas de verão austral, enquanto a parte norte da região recebe maiores índices de chuvas durante o verão boreal, fato que lhe atribui um clima úmido e homogêneo, com baixa amplitude térmica e precipitações anuais da ordem de 1600 a 3600 mm (AB'SABER, 2012).

A Amazônia é um contínuo de formação vegetal, sendo composta por um mosaico de habitats bastante distintos, dentre os quais se podem destacar as florestas de áreas inundadas (Várzea e Igapó) e Terra Firme, esta última com a maior representação da vegetação existente (LEITÃO-FILHO, 1987; GAMA et al., 2005). De acordo com Ab'Saber (2005), a atividade humana de desmatamento, principalmente nas áreas de Terra Firme, apresenta uma relação direta com a ilusão de agricultores que acreditavam encontrar um bom solo para as culturas, sendo que a agricultura extensiva local nunca apresentou bons resultados. Desta forma, fazendeiros entraram no domínio da agropecuária e passaram a vulnerabilidade das relações comerciais internacionais. Os grandes latifundiários sempre foram sensíveis às mudanças econômicas neste setor, tais como subsídios para crédito agrícola e taxa de juros. Para Fearnside (2005) os incentivos fiscais foram um dos principais causadores dos altos índices de desmatamento nas décadas de 1970 e 1980 na Amazônia. Historicamente, a extração de madeira foi um problema muito sério para a região, tendo como principais consequências o efeito direto na perda de diversidade biológica, emissões de gases estufa e a chance de inflamabilidade das florestas (LIMA et al., 2012). O número de dias sem chuvas necessários para um sub-bosque atingir condições inflamáveis é muito menor em uma floresta afetada pelo corte seletivo do que em uma floresta não explorada (NEPSTAD et al., 2004; ARAGÃO et al., 2012). Assim, essas queimadas de efeito antrópico apresentam grande contribuição para emissão de gases estufa (GATTI et al., 2014). Fearnside e Laurance (2004) reportaram que o inventário inicial de gás estufa levantado para o Protocolo de Kyoto (1988-1994) estimou a emissão da ordem de 275 x 10^6 toneladas de carbono, mais que o dobro dos dados oficiais do Ministério de Ciência e Tecnologia, que não considerou alguns pontos importantes de medição de gases, tais como a participação das raízes e necromassas neste contetxo, além da estimativa elevada de assimilação de carbono pelas florestas secundárias (FEARNSIDE, 2005). Houghton (2003) estimou um fluxo de C para a atmosfera por conta do desmatamento

na ordem de 2,2 Pg C ano^{-1} referente à década de 90 do século passado. Assim, deve-se ressaltar que alguns dos fatores mais preocupantes desta relação do homem com o bioma é, sem dúvida, a perda da biodiversidade e possíveis alterações climáticas em escala local e regional (THOMAS et al., 2004).

2.1.2. Mata Atlântica

A Mata Atlântica teve a sua formação logo após a abertura do oceano Atlântico, a partir do período Cretáceo. Este isolamento continental durante o Terciário promoveu uma característica particular da biota da América do Sul (JOLY, 2008). Deste período em diante, intensas atividades sísmicas e acomodações na crosta terrestre levantaram blocos de montanhas numa parte da costa leste deste novo continente sul americano, dentre os quais se podem destacar a Serra do Mar, que ocupa uma área desde o litoral de Santa Catarina até o norte do Espírito Santo, e a Serra da Mantiqueira, que atravessa os estados de São Paulo, Minas Gerais e Rio de Janeiro (AMBIENTE, 2006). Com milhões de anos de erosão, estas cadeias de montanhas foram se moldando para o atual cenário que abriga uma vasta diversidade biológica.

A extensão na Mata Atlântica, tendo como base a conjuntura fisiográfica e ecológica do início da colonização portuguesa, estendia-se do estado do Rio Grande do Norte a Santa Catarina, sendo margeadas por florestas da Serra Gaúcha e da região do Iguaçú (AB'SABER, 2012). O bioma apresenta uma extensão de 1,36 milhões de km^2, o que lhe confere um importante papel no estoque de carbono (VIEIRA et al., 2008) via alocação de biomassa(ALVES et al., 2010) e uma grande importância na conservação da biodiversidade.

A região sudeste do país possui o maior contínuo de área preservada da Mata Atlântica, com destaque para o Parque Estadual da Serra do Mar (PESM), que na sua extremidade norte se liga ao Parque Estadual da Serra da Bocaina, no Estado do Rio de Janeiro, e ao sul com a Estação Ecológica Jureia-Itatins, na região do Vale do Paraíba (BRITO; OLIVEIRA, 2006).

Um mosaico de vegetação compõe a vasta área da Mata Atlântica, sendo no início do século XX designada como Floresta Pluvial Tropical e já na metade do mesmo século conhecida como Floresta Ombrófila Densa (VELOSO; RANGEL-FILHO; LIMA, 1991). Na região sudeste do Brasil, as condições climáticas da Mata Atlântica apresentam um cenário com temperatura média consideravelmente elevada (em torno de 25º C) e uma alta taxa de precipitação ao longo do ano (>2000 mm), sendo que no outono e inverno da América

Sul os valores de precipitação pluviométrica podem diminuir nesta região, chovendo até menos do que 60 mm por mês (SOUSA-NETO, 2011). Deve-se ressaltar que os ventos úmidos que sopram do oceano Atlântico em direção ao interior do continente, ao subirem a serra resfriam-se e perdem a umidade que possuem, apresentando posteriormente uma etapa de condensação e precipitação em forma de nevoeiro ou chuvas. Assim, justifica-se a alta umidade para sustentar as florestas densas.

A porção de Mata Atlântica situada nas escarpas da Serra do litoral norte do estado de São Paulo apresenta variação abrupta de altitude, o que determina diferenças climáticas importantes, como por exemplo, no decréscimo da temperatura do ar, aumento da nebulosidade em altitudes mais elevadas e diferenças nos índices de radiação solar que atinge as copas das árvores. Tais diferenças acarretam numa heterogeneidade na distribuição das espécies (ASSIS et al., 2011; JOLY et al., 2012) e consequentemente em sua produtividade e biomassa (ALVES et al., 2010; ALVES et al., 2012).

Em termos topográficos a Floresta Atlântica pode ser dividida em quatro faciações com diferentes fitofisionomias e composições, que variam altimétrica e latitudinalmente. A primeira faciação é denominada Floresta Ombrófila Densa de Terras baixas (FODTB), que se encontra aproximadamente a 5 metros acima da restinga e percorre até a atitude de 50 metros. Em seguida encontra-se a Floresta Ombrófila Densa Submontana (FODSM), com altitude entre aproximadamente 50 e 500 metros. A seguir a Floresta Ombrófila Densa Montana (FODM), que varia numa altitude entre 500 a 1200 metros e por fim a Floresta Ombrófila Densa Altimontana (FODAM), situada acima de 1200 metros do nível do mar (VELOSO; FILHO; LIMA, 1991). No entanto, Ivanauskas, Monteiro e Rodrigues (2000) mencionam que o termo Mata Atlântica poderia ser usado de duas formas distintas, sendo Mata Atlântica *senso lato* aplicada a vegetação, que mesmo fragmentada, ocorre ao longo do litoral brasileiro, desde o Rio Grande do Norte até o Rio Grande do Sul, sendo esta constituída pela Floresta Ombrófila Densa, Floresta Ombrófila Mista e Floresta Estacional Semidecidual, incluindo ainda ecossistemas de manguezais e restingas e o termo Mata Atlântica *sensu stricto* que ficaria restrito a áreas de Floresta Ombrófila Densa próximas ao oceano Atlântico. Para os autores o grande dilema seria em relação ao limite deste tipo florestal.

Um dos principais problemas que o bioma sofre atualmente é com o desmatamento e perda da biodiversidade (VILLARD; METZGER, 2014). Segundo a Fundação SOS Mata Atlântica (2013), entre 2010 e 2011 foi verificado um desmatamento na ordem de 13.312 hectares (ha) de vegetação nativa, sendo que deste total, 12.822 ha correspondem a desflorestamentos, 435 ha a supressão da vegetação de restinga e 56 ha a supressão da

vegetação de mangue. Considerada um *hot spot* (MYERS, 2000; RIBEIRO et al., 2009) por ser uma das áreas mais ricas em biodiversidade do planeta, o bioma possui uma alta taxa de endemismo e abriga cerca de 61% da população brasileira, sendo que atualmente possui entre 7-16 % da sua cobertura original (SOS MATA ATLÂNTICA, 2013; RIBEIRO et al., 2009). A desfavorável topografia de algumas partes da Mata Atlântica, tais como serras e encostas não favorecem a instalação de assentamentos humanos ou atividades agropecuárias (LAPOLA et al., 2014), o que promove indiretamente uma área com potencial para a conservação da biodiversidade.

A interferência na biota local da Floresta Atlântica é tão antiga quanto o tempo em que é habitada por humanos (JOLY, 2008). Porém, somente após o período de colonização europeia (século XV) e consequente aumento das atividades agropecuárias a Mata Atlântica passou a ser fortemente ameaçada em termos de conservação da biodiversidade. Primeiramente, a busca do pau-brasil e o promissor cultivo de cana de açúcar motivaram as primeiras situações de desmatamento. Hoje em dia, essa mesma tendência continua motivando proprietários de terras a promoverem a alteração da paisagem (LÔBO et al., 2011), principalmente porque as commodities têm sido uma boa alternativa para a economia brasileira, apresentando uma expansão das fronteiras agrícolas. Lapola et al. (2013) reportam que na década de 90 a área ocupada por monoculturas de soja e cana de açúcar no país representava 53% das áreas cultivadas, sendo que atualmente elas ocupam em torno de 70% deste total. Os autores ainda mencionam que políticas públicas devem ser direcionadas para esta questão, principalmente no que diz respeito à aplicação das normativas do Código Florestal brasileiro, visando o equilíbrio ecológico aliado a produção de alimentos (MARTINELLI; FILOSO, 2009). Primack e Rodrigues (2001) reforçam a ideia de que as principais causas do desmatamento são alterações no uso da terra voltado para a agricultura e pecuária, além dos recursos madeireiros.

Deve-se considerar que a mudança no uso da terra promove alterações em ciclos biogeoquímicos, como por exemplo, o do nitrogênio. Carmo et al. (2012) avaliaram algumas implicações no ciclo do N e emissão de gases estufa com a substituição de área florestada de Mata Atlântica em pasto. Os autores mostraram um significativo empobrecimento de N nos solos da área de pastagem e um aumento nas emissões de N_2O nestas áreas, sendo que outros atributos importantes também foram destacados, como por exemplo, o aumento na temperatura no solo e um menor conteúdo de água neste compartimento.

Ainda no âmbito da ação antrópica sobre a Mata Atlântica, cabe ressaltar que grande parte da população brasileira vive sobre áreas deste domínio, sendo a região sudeste a que apresenta o maior contingente populacional. Cincota, Wisnewiski e Engelman (2000) chamam a atenção para o número de pessoas que vivem nas áreas denominadas *hot spot* de biodiversidade. Os autores mencionam que dos 25 *hot spots* no mundo, 16 apresentam densidades populacionais acima da média mundial. Problemas como estes têm causado alterações na estrutura, composição e funcionamento de florestas tropicais (ALVES; METZGER, 2006; ANDERSON-TEIXEIRA et al., 2013). Lôbo et al. (2011) destacam como resultado desta crise ambiental uma homogeneização biótica, com predomínio de espécies oportunistas em áreas fragmentadas.

2.2. Crescimento arbóreo e biomassa vegetal

A fotossíntese é indubitavelmente um dos fenômenos mais importantes da biosfera, pois ela representa a entrada de energia nos ecossistemas. Neste processo, o CO_2 se difunde pelas vias estomáticas e alcança os cloroplastos, onde finalmente ocorre a fixação do carbono. O produto dessa reação pode ser utilizado pelas vias metabólicas da planta ou pode ser armazenado pela mesma.

O balanço de CO_2 para o indivíduo vegetal envolve a fotossíntese total bruta e a respiração das folhas, ramos e raízes neste período (LARCHER, 2000). O carbono que não for consumido pelo processo respiratório aumentará a matéria seca da planta e poderá então ser aplicado para o crescimento ou reserva. Essa aquisição de matéria seca durante o período de crescimento é definida como produtividade primária líquida (BEGON, TOWNSEND; HARPER, 2008, RICKLEFS, 2007).

Assim, através do processo de fotossíntese as plantas assimilam carbono da atmosfera, inserindo-o na sua biomassa, e liberam parte do C para a atmosfera quando respiram. Portanto, a fotossíntese e a respiração são os dois processos mais importantes no ciclo rápido do carbono, e como produto do balanço entre ambos, deriva a produção dos vegetais e o fluxo de energia nos ecossistemas (HABERL; GEISSLER, 2000). A produtividade primária líquida pode variar ao longo do tempo e do espaço. A variação espacial está relacionada aos fatores de clima, distribuição da vegetação e uso do solo em uma região, por outro lado, as mudanças temporais estão relacionadas à variabilidade diurna e sazonal das condições de tempo, às mudanças da composição da atmosfera, às mudanças climáticas e redistribuição dos ecossistemas (CAO et al., 2004; NAYAK et al., 2012;

POTTER et al., 2012). Outros fatores também podem influenciar na produtividade destes ecossistemas, tais como perturbação natural (RICE et al., 2004) e mudanças no uso do solo (HABERL et al., 2004).

Para que se possa compreender mais sobre os processos de dinâmica florestal é fundamental que estudos de produtividade dos ecossistemas não sejam pontuais, mas que sejam avaliadas por longos prazos em parcelas pré estabelecidas, uma vez que variações inter anuais climáticas podem causar alterações na estrutura da floresta.

Estima-se que a floresta Amazônica possua 93 (±23) Pg C de biomassa viva acima do solo, sendo assim responsável por aproximadamente 30% da produtividade primária terrestre do planeta (SAATCHI et al., 2007; DOUGHTY; GOULDEN, 2008). Deve-se considerar ainda que aproximadamente 41- 47 Pg C está armazenado na suamatéria orgânica do solo (SALIMON et al., 2011). Outros biomas tropicais também apresentam números expressivos sobre este reservatório de carbono, como é o caso da floresta Atlântica, que possui aproximadamente 10 (±3) Pg C de biomassa viva acima do solo (VIEIRA et al., 2008). Estes estoques variam ao longo das florestas tropicais devido a suas particularidades como topografia, altitude, composição e estrutura da floresta (SAATCHI et al., 2007; VIEIRA et al., 2008; ALVES et al.; 2010; GIRARDIM et al., 2013).

A biomassa, ou densidade de biomassa, quando expressa em peso seco por unidade de área, é uma variável útil para comparar os atributos estruturais e funcionais dos ecossistemas em uma amplitude de condições ambientais, além de ser essencial para estimar os estoques de carbono em florestas tropicais (PHILIPS et al., 1998; RICE et al., 2004; DIAS et al., 2006; PYLE et al., 2008; VIEIRA et al., 2008; ALVES et al., 2010; LIMA et al., 2012). Mais de 50% do carbono na Amazônia está na forma de biomassa de madeira, troncos de árvores, galhos e raízes (KELLER et al., 2001).

Para tais informações de biomassa, é viável que se utilize dados de inventários florestais (NOGUEIRA et al., 2008). Deve-se ressaltar que diferentes métodos têm sido aplicados em estudos de biomassa, dentre os quais se podem destacar os métodos diretos e indiretos. Os métodos diretos, chamados de destrutivos, se caracterizam por derrubar todos os indivíduos da área amostral (MOREIRA-BURGER; DELITTI, 2010), a fim de se quantificar sua matéria verde. Já os métodos indiretos utilizam-se de modelos matemáticos ajustados, para uma determinada área ou região, levando-se em conta as similaridades das características das unidades fitoecológicas (MATOS, 2006). Andrade e Higuchi (2009) utilizaram um modelo especial de equação alométrica para estimar a biomassa aérea de quatro espécies arbóreas de Terra Firme da Amazônia Central e observaram que o peso por elas estimado foi

próximo ao peso real, ou seja, obtido por metodologias destrutivas, destacando assim a confiança do método. As estimativas de biomassa acima do solo podem variar com a composição florística, altura das árvores, área basal, densidade da madeira e a estrutura da vegetação em uma área, porém, o diâmetro à altura do peito (DAP) é a variável mais comumente usada e amplamente disponível para calcular a biomassa (HIGUCHI et al., 1994; PHILLIPS et al., 1998; CHAMBERS et al., 2001; CLARK et al., 2002; RICE et al., 2004; PYLE et al., 2008; MOREIRA-BURGER; DELLITTI, 2010; ALVES et al., 2010).

Um trabalho de bastante repercussão sobre seqüestro de carbono em florestas tropicais na região Amazônica foi o de Phillips et al. (1998) na qual os autores sugeriram um aumento de biomassa na floresta Amazônica em decorrência do aumento de CO_2 atmosférico. Porém, ao analisar os dados de Phillips et al. (1998), Clark (2002) destacou a importância de se padronizar os métodos de medição de árvores em parcelas permanentes e suas implicações nas estimativas da dinâmica da biomassa em florestas tropicais, mesmo que alguns autores já houvessem manifestado razões que pudessem interferir em tais medidas, como por exemplo o tamanho da parcela, o tipo de floresta ou os componentes a serem mensurados (BROWN et al., 1995). Esta condição de "fertilização atmosférica" por CO_2 tem sido motivo de debate e diferentes opiniões na comunidade científica (PHILLIPS et al., 1998; BAKER et al., 2004; CLARK, 2004; PHILLIPS; LEWIS; BAKER, 2008; CLARK; CLARK; OBERBAUER, 2010). Um atributo indispensável em avaliações de biomassa é que estudos sejam feitos em escalas de tempo e espaço relativamente grande, pois anomalias climáticas como variações no regime de chuvas podem ocorrer e alterar pontualmente os padrões de alocação de carbono.

Phillips et al. (2004) concluíram após um estudo de 25 anos (1976-2001) que a produtividade e consequentemente o aumento de biomassa dasflorestas da região Amazônica estão sendo estimulados por mudanças ambientais generalizadas. Por outro lado, Chave et al. (2003), após concluirem um estudo de 15 anos (1985-2000) no Panamá, não encontraram nenhum aumento estatisticamente significativo na biomassa acima do solo. Clark et al. (2003) encontraram redução da taxa de crescimento em seis espécies de dossel durante1984-2000 num estudo em floresta tropical na América Central, Costa Rica. Embora os valores de biomassa divirjam entre os diferentes grupos de pesquisa, os autores basicamente argumentam que variações nas forçantes climáticas são as principais responsáveis pelos valores obtidos.

Alguns estudos pioneiros na Mata Atlântica estimaram a biomassa presente no bioma, como é o caso de Burger (2005), Rolim et al. (2005), Vieira et al. (2008) e Alves et al. (2010), porém pouco se conhece sobre sua dinâmica neste bioma. Ribeiro et al. (2009) verificaram o potencial de produção de biomassa e estocagem de carbono em uma floresta

estacional semi decídua montana na região de Minas Gerais utilizando métodos não destrutivos e observaram um considerado potencial de produtividade primária na floresta e destacaram a importância da floresta Atlântica no sequestro e fixação do carbono.

2.3. Bandas dendrométricas

Uma das deficiências metodológicas mais comuns em estudos de incremento diamétrico arbóreo é a localização exata do ponto de medição (*point ofmeasurement*) do diâmetro de árvores, sejam elas com irregularidades ou protuberâncias ao nível do peito (1,30m) ou não. Neste caso, a incorreta posição do ponto de medição pode resultar no aumento da variação e na distorção de importantes parâmetros, como o diâmetro e a área basal (CLARK et al., 2002). Erros dessa natureza podem resultar em estimativas desproporcionais da dinâmica, biomassa e estoque de carbono de uma floresta tropical. Os protocolos de parcelas permanentes recomendam então que árvores que apresentam tais irregularidades ou que possuem raízes tabulares devem ter seu ponto de medição realocado para uma posição acima das irregularidades (CLARK; CLARK, 2000). No caso de árvores com raízes tabulares, a metodologia mais indicada é usar escadas de alumínio para alcançar o final da raiz tabular e realizar a medida acima deste ponto (CLARK et al., 2002).

Uma forma de alcançar tais medições sem variações do ponto de medição é com a utilização de bandas dendrométricas, que em estimativas de crescimento arbóreo tem obtido relativo sucesso em regiões tropicais (SILVA et al., 2002; VIEIRA, 2003; CHAGAS et al., 2012, GLINIARS et al., 2013, ROWLAND et al., 2014). As vantagens observadas com essa metodologia variam desde a facilidade na leitura de dados, até o baixo risco de danos que oferece ao caule e câmbio da árvore (KEELAND; SHARITZ, 1993). Porém, a principal desvantagem é que nos primeiros quatro meses de observações, as medições com bandas podem tender a subestimar o crescimento em diâmetro de algumas plantas (RICE et al., 2004). Entretanto, Keeland e Sharitz (1993) sugeriram que, em regiões onde as estações do ano são bem definidas, a sub estimativa de medidas de diâmetro, pode ser atribuída à falta de crescimento em uma determinada época, o que provoca o relaxamento dos encaixes (molas) de instalação das bandas, fato que se difere, em partes, das florestas tropicais.

Um fator muito importante que essa metodologia oferece é a maior precisão em padrões sazonais de crescimento arbóreo, principalmente num momento em que se discute a maior frequência de eventos climáticos extremos em regiões tropicais, como na floresta Amazônica (MARENGO et al., 2011). As principais forçantes ambientais que podem

interferir no crescimento arbóreo são temperatura, precipitação e exposição à luz solar, além de fatores pedológicos (características físicas e químicas, umidade e microrganismos), características geomorfológicas (inclinação, exposição, elevação e forma) e ecológicas, como a competição (HUSHIB; MILLER; BEERS, 1982; CASTILHO et al., 2006; COOMES; ALLEN, 2007).

O uso de bandas dendrométricas pode subsidiar uma série de informações estruturais da floresta, bem como fornecer respostas individuais de crescimento intra e interanuais a fatores meteorológicos. Isso favorece a interpretação para um bom manejo da área e dá condições de se propor políticas mais adequadas de conservação.

Além destas bandas confeccionadas a partir de fita de aço inoxidável, alguns modelos automáticos de alta precisão também têm sido utilizados, principalmente em regiões temperadas (TABUCHI; TAKAHASHI, 1998).

Apesar de existir na literatura científica alguns trabalhos que relatam o crescimento arbóreo a partir de bandas dendométricas na floresta Amazônica (SILVA et al., 1996; VIEIRA, 2003; SILVA et al., 2002; CHAGAS et al., 2012), muito pouco se conhece sobre o monitoramento desse parâmetro em outras florestas tropicais, como por exemplo, a floresta Atlântica. O Anexo A mostra alguns detalhes sobre o procedimento da confecção, instalação e uso de bandas dendrométricas.

2.4. Grupos funcionais

A ideia de grupos funcionais pode ser tão antiga quanto a classificação de Theophratus (300 A.C.) para os hábitos das plantas, porém, atualmente há um debate mais rigoroso na seleção e uso do termo. Alguns autores têm definido grupos funcionais baseado em história de vida, fisiologia ou respostas a perturbações. Um exemplo seria em relação ao termo guilda cunhado por Root (1967), no qual foi o primeiro termo utilizado para se referir a um grupo de espécies que exploram os mesmos recursos num determinado local e tempo. Anos mais trade Friedel, Batin e Griffin (1988) deram uma contribuição bastante relevante ao se referir aos grupos funcionais como um conjunto de indivíduos que respondem de forma semelhante às perturbações ambientais. Esta classificação foi muito bem aceita e alguns autores passaram a definir grupos funcionais como um conjunto de indivíduos de diferentes espécies que apresentam características semelhantes em resposta a uma determinada condição ambiental (WOODWARD, CRAMER, 1996; WAY, OREN, 2010).

Em ecossistemas florestais, os grupos funcionais ainda podem ser definidos como agrupamentos de espécies que compartilham semelhanças morfológicas e anatômicas (p. ex., densidade de madeira), fisiológicas (p.ex., via fotossintética), estruturais (p.ex., dossel, subbosque) ou qualquer outro tratamento relevante para o controle de processos ecossistêmicos, sendo que a escolha do grupo é particular ao objeto de investigação de cada estudo (HOOPER; VITOUSEK, 1997). Diversos autores concordam com a ideia de que grupos funcionais são os componentes mais relevantes para a manutenção de tais processos nos ecossistemas, pelo menos numa discussão onde os índices de biodiversidade em escala local e global são discutidos (TILMAN et al., 1997; REICH et al., 2004; WRIGHT et al., 2006; ISBELL et al., 2011; ROSCHER et al., 2012).

Através de relações ecológicas, estes grupos coabitam determinados ecossistemas promovendo a manutenção de serviços ambientais. Dentre tais relações, a competição por recursos foi uma das principais pressões seletivas ao longo do processo evolutivo que pode ser explicado pela sobreposição de nichos (RICKLEFS, 2007). Nas comunidades vegetais este atributo ocorre em diversas vias, no entanto, a competição por recursos nutricionais, água e luz têm sido os mais reportados (CHAPIN; MATSON; MOONEY, 2003).

O aumento de riqueza numa comunidade pode ser um atributo importante sob o ponto de vista holístico, na qual diversas espécies podem apresentar nichos distintos, tendo assim maior aproveitamento dos nutrientes (NEPSTAD et al., 1994; ROCHA et al., 2004; SILVERTOWN, 2004) e consequentemente menor perda para o sistema por lixiviação. Este fenômeno pode explicar maior produtividade em função do aumento da diversidade de plantas, reforçando assim a hipótese da "complementariedade de nichos" (TILMAN et al., 1997; LOREAUS, 1998).

Naeem et al. (1994) demonstraram pioneiramente em experimentos de microcosmos que o aumento de espécies introduzidas no ecossistema alteravam alguns processos ecológicos como produtividade primária e retenção de nutrientes no local. Porém, estes resultados deixaram em aberto se quem controlava mais eficientemente tais processos era a riqueza de espécies, o número de diferentes grupos funcionais inseridos ou os tipos de grupos funcionais presentes no local. Anos mais tarde, Tilman et al. (1997) desenvolveram um experimento controlado com gramíneas e arbustos em 289 plots na qual os tratamentos variaram em riqueza de espécie, quantidade e diversidade de grupos funcionais. Após analisar a produtividade primária, porcentagem de nitrogênio na planta, e NH_4 e NO_3 do solo, os autores concluíram que o número de diferentes funções representadas num ecossistema pode

determinar mais eficientemente alguns processos do que o aumento no número de espécies por si só.

Paralelo a este trabalho de Tilman et al. (1997), Hooper e Vitousek (1997) também desenvolveram um estudo sobre o efeito da composição e diversidade vegetal em processos ecossistêmicos. Os autores discutiram a diversidade de nichos complementares em diferentes grupos funcionais como um fator que diminui a disponibilidade de nitrogênio livre no solo, além de auxiliar em outros processos, como produtividade primária, e mostraram que diferenças na composição de grupos funcionais pode ter maior efeito do que simplesmente a riqueza destes grupos nos processos analisados. Reich et al. (2004), estudando grupos funcionais, mostraram num estudo de quatro anos sob condições controladas de CO_2 e N que a diversidade de características morfológica e fisiológica em gramíneas influenciou diretamente no acúmulo de biomassa. Os autores ainda inferiram que tais respostas poderiam ser de grande importância num cenário de mudanças climáticas globais. No entanto, Wright et al. (2006) ressalvam alguns pontos importantes na escolha dos grupos funcionais. Num estudo utilizando gramíneas, legumes e herbáceas os autores observaram que uma classificação *a priori* do grupo funcional subestimou o papel da diversidade funcional em atributos como retenção de nitrogênio no solo e biomassa.

Em geral, diversos trabalhos têm mostrado as implicações da diminuição de biodiversidade em processos ecossistêmicos, porém, os experimentos têm priorizado o teste de alguns grupos funcionais ou uma determinada alteração ambiental. Isbell et al. (2011) desenvolveram um trabalho em 17 experimentos de biodiversidade considerando múltiplos fatores de uma só vez, tais como tempo, local, funções e mudanças no ambiente e encontraram que algumas espécies de fato apresentaram baixa representatividade em determinados processos, porém, os autores colocam que mesmo não sendo tão representativo o papel funcional destas espécies, tais organismos merecem atenção pelo papel que têm em programas de conservação.

Alguns autores têm mostrado o papel dos grupos funcionais na dinâmica de comunidades arbóreas em florestas tropicais. Domingues, Martinelli e Ehleringer (2007) desenvolveram um estudo ecofisiológico com grupos funcionais na Amazônia e observaram que questões como eficiência do uso da água, assimilação de carbono e eficiência do uso do nitrogênio durante a fotossíntese variou em plantas de pasto (metabolismo C4), lianas com copas diretamente expostas à radiação solar (metabolismo C3) e plantas de sub-bosque (metabolismo C3). Domingues, Martinelli e Ehleringer (2013) desenvolveram outro estudo na Amazônia e apontaram que devido à alta biodiversidade de plantas arbóreas a amostragem

feita em grupos funcionais ajuda e compreender melhor a dinâmica da comunidade. Estes autores não encontraram variações na assimilação de carbono ao longo do ano nos grupos funcionais representados por lianas e árvores, sugerindo que a respiração autotrófica seja uma das grandes responsáveis pela sazonalidade nos fluxos de carbono. Keelinget al. (2008) encontraram variações na alocação de biomassa em diferentes grupos funcionais num estudo realizado na Amazônia Peruana. Estes autores ainda encontraram relação inversa entre densidade de madeira e crescimento diamétrico arbóreo, confirmando a hipótese levantada no trabalho. Baker, Swaine e Burslem (2004) fizeram uma revisão sobre alguns aspectos relacionados a fatores limitantes de crescimento arbóreo e ganho de biomassa em grupos funcionais em florestas tropicais e destacaram o importante papel das espécies pioneiras em termos de incremento diamétrico arbóreo. Os autores fizeram um recorte interessante sobre a interação entre clima e grupos funcionais.

Nota-se, no entanto, que variações climáticas podem alterar alguns processos em nível de ecossistema. Devido à ação de algumas forçantes climáticas, como anomalias nos índices de precipitação e aumento na concentração de CO_2 atmosférico alguns autores têm reportado variações na estrutura de florestas (CRAMER et al., 2001; RICE et al., 2004; PYLE et al., 2008; STARK et al., 2012; SAATCHI et al., 2013) e aumento na produtividade primária líquida em diferentes sítios da Amazônia (LEWIS; MALHI; PHILLIPS, 2004, PHILLIPS et al., 2009a). Apesar deste específico tópico sobre biomassa ser foco de controvérsia e discussão na comunidade científica, conforme discutido no subitem "Crescimento arbóreo e biomassa vegetal", alguns autores reforçam um aumento de biomassa neste bioma em decorrência do aumento de CO_2 atmosférico (PHILLIPS et al., 1998; BAKER et al., 2004; PHILLIPS et al., 2009b).

Nobre e Malagutti (2012) destacam que alguns modelos predizem um aumento nos eventos climáticos extremos em regiões tropicais, o que pode levar a comunidade vegetal a ter alteração na composição florística com possível predomínio de grupos oportunistas. Phillips et al. (2002)b mostraram um aumento na abundância de lianas na Amazônia e destacaram a importância em se estudar tais mudanças na composição florística, pois esta forma de vida apresenta história filogenética, dispersores e polinizadores diferente das árvores, o que poderia ter um impacto ainda maior na comunidade biológica e nos futuros padrões de biodiversidade. Wright et al. (2004) também mostraram aumento na densidade relativa e absoluta de lianas numa floresta tropical no Panamá num estudo de 17 anos. Schnitzer e Bongers (2011) fizeram uma ampla revisão sobre o aumento na abundância de lianas em florestas tropicais e discutiram algumas características que as tornam favoráveis ao

crescimento em relação aos outros grupos de árvores, destacando a demanda por evapotranspiração, o uso do CO_2 atmosférico (num contexto de aumento do gás na atmosfera) e prováveis aumentos em distúrbios na estrutura das florestas. Curiosamente van de Sander et al. (2013) estudaram algumas diferenças fisiológicas quanto a tolerância ao estresse hídrico, entre árvores e lianas jovens numa área de floresta tropical no Panamá e observaram que lianas são menos tolerantes do que árvores para a seca, porém apresentam maior condutividade hidráulica máxima, o que justificaria o maior crescimento na estação chuvosa. Os autores relatam que ambas as formas de vida apresentam características funcionais muito próximas enquanto jovens e que provavelmente variações funcionais devem surgir em estágios mais avançados de vida.

O predomínio de espécies arbóreas que apresentam crescimento rápido pode alterar alguns processos como, por exemplo, produtividade líquida do ecossistema, podendo assim, ser considerada como um grupo funcional dentro da floresta. Deve-se considerar que a alteração da composição florística em regiões tropicais pode acarretar num aumento na densidade de árvores com este padrão de crescimento. Laurance et al. (2004) desenvolveram um estudo em 18 parcelas permanentes na região central da Amazônia durante duas décadas e mostraram que plantas com características de crescimento rápido apresentaram maior densidade no final do estudo. Os autores corroboraram tal alteração na composição com evidências obtidas em um estudo de oito anos desenvolvido próximo as 18 parcelas permanentes.

Árvores de crescimento rápido normalmente apresentam baixa densidade de madeira devido ao custo em sua produção. Estas árvores normalmente apresentam características de primeiras colonizadoras no ambiente, enquanto que árvores que possuem madeira com maior densidade normalmente colonizam tardiamente os ecossistemas (CHAVE et al., 2006). A densidade da madeira é um atributo estrutural das plantas, bastante utilizado por ecólogos em estudos de ciclagem do carbono. Segundo Chave et al. (2009) a densidade de madeira é definida como a massa seca dividida pelo volume fresco (“verde”). Esta característica estrutural varia de indivíduo para indivíduo, sendo possível encontrar variações entre e dentro de espécies (NOGUEIRA; NELSON; FEARNSIDE, 2005), além de variar espacialmente também. Baker et al. (2004) encontraram correlação entre densidade de madeira e fertilidade de solo na floresta Amazônica, sendo que na região central e oriental os autores encontraram média de densidade de madeira quase 16% maior do que na Amazônia ocidental. Essas características são de grande importância em estudos que visam determinar padrões espaciais de distribuição de biomassa num determinado tipo de floresta (CHAVE et al., 2005) ou ao

longo de gradientes altitudinais (VIEIRA et al., 2008; ALVES et al., 2010; GIRARDIM et al., 2013), fato que pode lhe conferir um papel funcional específico em estudos ecológicos.Chave et al. (2006), num estudo com 2456 espécies de árvores neotropicais reportaram relação filogenética no atributo de densidade de madeira em cinco regiões da Amazônia, fato que não foi evidenciado na floresta Atlântica. Neste estudo, os autores mencionaram forte relação na densidade de madeira em nível taxonômico de gênero, principalmente em árvores com baixa densidade, com exceção dos gêneros *Machaerium* e *Ceiba*, das famílias Fabaceae e Malvaceae, respectivamente.

Cabe destacar que algumas variáveis ambientais podem influenciar no padrão de densidade de madeira encontrada numa determinada área. Um exemplo desta relação foi demonstrada por Williamson (1984) que encontrou relação positiva entre densidade de madeira e valores anuais de precipitação num estudo realizado em diferentes comunidades das Américas do Norte e do Sul, porém, ter Steege e Hammond (2001) encontraram relação negativa entre a quantidade de chuva e a densidade.

Swenson e Enquist (2007) levantaram a hipótese de que angiospermas que apresentam maior densidade de madeira podem suportar copas com diferentes características estruturais (por exemplo, com mais ramos laterais) o que a tornaria melhor competidora por luz. Porém, eles ressaltaram que árvores com baixa densidade de madeira crescem mais rápido e consequentemente apresentam reprodução precoce em relação às árvores com alta densidade de madeira. Assim, os autores sugeriram que fatores bióticos, como competição, poderia ser um dos principais responsáveis pelo *trade off* entre madeiras com maior e menor densidade em baixas latitudes e altitudes, pois recursos como disponibilidade de água nestes locais não são fatores limitantes.

Além da densidade de madeira, o diâmetro do caule é um bom preditor da estrutura da floresta. A abundância de classes de diâmetro numa floresta tropical densa pode variar de acordo com o estágio sucessional em que ela se encontra. Pyle et al. (2008) mostraram variação nas classes de diâmetro na Floresta Nacional dos Tapajós, próximo a Santarém, PA, quando comparados a um sítio próximo a Manaus, AM. Os autores relataram uma possível perturbação na Floresta Nacional dos Tapajós atrelado a um alto nível de mortalidade, provavelmente devido a eventos de seca pretéritos (RICE et al., 2004).

Pode-se supor que árvores mais grossas cresçam mais porque normalmente são árvores mais altas, expondo assim a maior parte da copa a radiação luminosa. King, Davies e Noor (2006) relacionaram classe de tamanho com crescimento e mortalidade de árvores numa reserva florestal na Malásia. Os autores encontraram que árvores mais grossas apresentaram a

maior mortalidade do estudo, porém, nas classes de tamanhos menores não houve um padrão definido entre crescimento diamétrico arbóreo e morte das árvores. Os autores ainda ressaltaram que conforme aumentava a classe de diâmetro, aumentava também a altura da planta e o índice de iluminação da copa, determinando assim o padrão de incremento diamétrico. Isto subsidia a ideia de que o tamanho da árvore seja utilizado em estudos ecológicos como um grupo funcional, se possível combinado à densidade de madeira.

Em estudos sobre a dinâmica de comunidades arbóreas, alguns autores têm classificado as espécies de acordo com o seu grau de tolerância à sombra e fase de regeneração, o que muitas vezes as conduzem a clássica organização em estágios sucessionais, porém, alguns autores separam as árvores pela forma da copa (ALVES, SANTOS, 2002) ou pelo índice de iluminação de copa (IIC) (CLARK; CLARK, 1992; KEELING; PHILLIPS, 2007).

Clark e Clark (1999) fizeram uma análise do crescimento arbóreo durante 11 anos e decidiram analisar o crescimento diamétrico de nove espécies, sendo sete espécies chamadas de não pioneiras e duas de pioneiras. Os autores mostraram haver uma dependência entre o tamanho da árvore e a taxa de crescimento. As espécies pioneiras cresceram mais rapidamente até alcançar DAP de 30 cm e as árvores pequenas, não pioneiras (com DAP menor do que 10 cm), cresceram lentamente. Chagas et al. (2012) desenvolveram um estudo sobre restrição hídrica na floresta de Caxiuanã, PA, e observaram que a redução da precipitação afetou significativamente árvores com DAP acima de dez centímetros. Estes resultados mostram que a classe de tamanho é mais um atributo de grande importância no crescimento arbóreo e ganho de biomassa, podendo ser utilizado em estudos ecológicos como um grupo funcional.

Num experimento de sete anos Gliniars et al. (2013) observaram por meio de bandas dendrométricas uma relação entre temperatura máxima e crescimento diamétrico arbóreo dentro das classes de tamanho. Os autores sugeriram que respostas de crescimento em diâmetro poderia ser um atributo inerente ao estágio sucessional das plantas.

A quantidade de luz que incide numa copa pode determinar uma maior eficiência em alguns processos ecossistêmicos, como por exemplo, maior fixação de carbono e ganho de biomassa, o que lhe confere um papel funcional dentro do contexto da floresta. A topografia do ambiente pode ser um fator importante no regime de luz recebido pelas árvores. Alves et al. (2010) em um estudo sobre estrutura e biomassa ao longo de um gradiente altitudinal na floresta Atlântica sugeriram que numa determinada área da montanha a inclinação do terreno poderia criar uma condição assimétrica de distribuição da luminosidade, o que poderia favorecer a entrada de luz e crescimento de algumas árvores, mesmo que este fato

intensificasse outros processos como evaporação de água do solo. Stark et al. (2012) levantaram a hipótese de que a estrutura do dossel em dois sítios distintos na Amazônia poderia controlar a variação na produtividade das florestas. Os resultados mostraram um uma estreita relação entre o aumento de biomassa e disponibilidade de luz incidida no dossel. Desta forma, observa-se que a quantidade de luz incidente na copa das árvores pode ser um fator determinante no crescimento e dinâmica de uma floresta (KING et al., 2005).

2.5. Produção de serapilheira em florestas tropicais

A produtividade de um ecossistema também pode estar relacionada às características do solo, tais como fertilidade e disponibilidade de nutrientes. Aragão et al. (2009) mostraram variações na produtividade primária líquida em florestas da região Amazônica com diferentes características edáficas, evidenciando relação de produtividade com deficiência nutricional num gradiente de limitação de fósforo. Em florestas tropicais a fertilidade do solo se alcança principalmente através da ciclagem dos elementos oriundos a partir da serapilheira depositada no solo.

O solo das florestas Amazônica e Atlântica são muito pobres em termos de nutrientes e dependem da ciclagem do material orgânico como principal fonte de adubação. Esse fato se explica basicamente pela taxa de decomposição que ocorre nestes ecossistemas associada à lixiviação que ocorre ao longo do tempo (SILVA et al., 2009). A fertilidade do solo em regiões tropicais pode variar de acordo com a latitude e com a altitude. Martins (2010) reportou variação na fertilidade de solo numa parte da floresta Atlântica. A autora observou que nos sítios mais baixos (0 a 100m de altitude) o solo era mais pobre do que em regiões mais altas (400 a 1000m), porém, a produção de serapilheira foi maior em baixas altitudes. Luizão et al. (2004), em um experimento realizado em três tipos diferentes de topografias na Amazônia observaram menor concentração de C e N na área de várzea, quando comparados ao platô e baixio. Os autores concluíram que a topografia provavelmente influenciou na distribuição dos elementos.

Alguns autores têm demonstrado que a quantidade total de serapilheira em florestas tropicais pode variar em função da latitude e altitude (ZHOU et al., 2006; NETO, 2011; SILVA et al., 2009; GIRARDIN et al., 2014b). Desta forma, torna-se importante a compreensão da dinâmica no aporte e decomposição de serapilheira em florestas tropicais para que se possa interpretar melhor o funcionamento da biomassa aérea nestes ecossistemas.

Para muitos solos tropicais, o maior acréscimo de resíduos orgânicos fornece nutrientes através do processo de mineralização e ajudam a neutralizar fenômenos adversos como degradação e erosão (VANLAUWE et al., 1995). A importância da serapilheira na ciclagem mineral é indiscutível, pois ela controla diretamente o retorno de nutrientes ao solo (GOMES; LUIZÃO, 2012). Este aporte orgânico no solo compreende basicamente folhas, caules, frutos, sementes, raízes, arbustos, gramíneas e outras plantas nativas, além de resíduos animais (LONGHI et al., 2011).

Pelo fato da serapilheira representar um grande banco transitório de nutrientes, ela pode interferir na composição das espécies e na dinâmica das comunidades, além de desempenhar um papel fundamental na transferência de energia entre os níveis tróficos (FACELLI; PICKETT, 1991; SAMPAIO et al., 2003). É possível encontrar maior contribuição deste material decíduo em ecossistemas florestais em estágios iniciais de sucessão, fato que diminui à medida que a comunidade alcança o estágio tardio (DICKOW et al., 2012).

Estágios tardios de sucessão de uma comunidade também apresentam maior velocidade de decomposição da matéria orgânica (RIUTTA et al., 2012) que varia conforme a composição do substrato, atividade dos decompositores e das condições ambientais (PIRES et al., 2006). Alguns fatores ambientais podem influenciar na decomposição do material biológico, como por exemplo, velocidade de vento, umidade, temperatura (SOUZA-NETO et al., 2011; HÄTTENSCHWILER et al., 2011; SALINA et al., 2011; VASCONCELLOS et al., 2012).

2.6. O LBA (BRASIL/MCT) e o Projeto Gradiente Funcional (BIOTA/FAPESP)

No atual contexto de biodiversidade e conservação das florestas tropicais torna-se crucial o profundo conhecimento sobre sua dinâmica, estrutura e funcionamento. Num cenário de projeção de desenvolvimento econômico (FEARNSIDE, 2005), pouca atenção havia sido dada a compreensão dos processos ecossistêmicos em florestas tropicais brasileiras até meados dos anos 90, quando aconteceu a conferência das Nações Unidadas para o Meio Ambiente, realizada na cidade do Rio de Janeiro, em 1992. Desde então, algumas políticas ambientais têm recebido maior atenção e investimento por parte de órgãos públicos brasileiros e instituições internacionais.

A fim de buscar informações sobre o comportamento da floresta Amazônica como um sistema integrado, houve uma iniciativa entre instituições nacionais e internacionais em formar uma rede de pesquisas que pudesse responder algumas perguntas sobre o bioma, na qual profissionais de diversas áreas (biologia, agronomia, física, meteorologia, química, entre outros) desenvolveram e ainda desenvolvem inúmeros trabalhos nesta floresta (BRASIL, 2014), por meio do programa LBA (Largescalebiosphere-atmosphereprogram).

De acordo com DAAC (2014) a primeira fase do programa durou de 1995 até 2005, sendo que após este tempo ele passou a ser liderado exclusivamente pelo governo federal brasileiro. Atualmente o programa tem a coordenação científica liderada pelo INPA (Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia) e a participação de aproximadamente 281 instituições nacionais e estrangeiras (LBA/INPA, 2014). Os sítios de estudos envolvidos pelo programa abrangem diversas cidades do Estado do Pará (Santarém, Belterra, Caxiuanã, Altamira), Amazonas (Manaus, São Gabriel) Rondônia (Ji-Paraná), Acre (Rio Branco), além de sítios em países vizinhos ao Brasil, como é o caso do Peru, Bolívia e Venezuela.

No entanto, a necessidade de se conhecer profundamente alguns processos ecológicos, climáticos e edáficos não se limita a floresta Amazônica, sendo que o domínio Atlântico também apresenta uma heterogeneidade de perguntas a serem respondidas, principalmente no que diz respeito à conservação da biodiversidade. Neste sentido, cientistas paulistas propuseram a criação de um Instituto virtual para a biodiversidade, o programa BIOTA-FAPESP (JOLY et al., 2011). Este programa abrange pesquisas desde nível molecular até o de paisagem, além de ter diversos projetos ligados a ele, inclusive o Projeto Temático Biota Gradiente Funcional, com exercício na região do litoral norte do Estado de São Paulo (FAPESP, 2014), no qual esta tese de doutorado faz parte.

3. INCREMENTO DIAMÉTRICO ARBÓREO E PRODUÇÃO DE SERAPILHEIRA AO LONGO DE UM GRADIENTE ALTITUDINAL NA FLORESTA ATLÂNTICA, SUDESTE DO BRASIL.

Resumo

Estudos ecológicos têm mostrado a dinâmica de crescimento arbóreo na Amazônia e em outras florestas tropicais, porém pouco se conhece sobre o funcionamento da floresta Atlântica, a segunda maior floresta tropical da América do Sul. A topografia ondulada e íngreme da floresta e sua variação altitudinal formam um gradiente que abrange uma diversidade de espécies endêmicas, sendo considerada um *hot spot* de biodiversidade. Devido à alta riqueza de espécies, a análise de crescimento arbóreo em grupos funcionais torna-se uma opção viável, uma vez que indivíduos de um mesmo grupo respondem de forma semelhante a processos ecológicos.O objetivo deste trabalho foi avaliar a dinâmica de incrementodiamétrico arbóreo intranual em diferentes subgrupos estruturais e funcionais (classes de tamanho, densidade de madeira e índice de iluminação de copa) e a produção de serapilheira em três níveis altitudinais da Floresta Atlântica em São Paulo, sendo o primeiro em Floresta de Terras Baixas, na região do núcleo Picinguaba (100 m), outro em Floresta Submontana (400 m), especificamente na fazenda Capricórnio e por fim em Floresta Montana (1000 m), na região do núcleo Santa Virgínia. Para tanto, 1532 bandas dendrométricas foram instaladas em árvores de diferentes classes de tamanhos e diferentes famílias taxonômicas. A amostragem foi igualmente distribuída ao longo do gradiente em seis parcelas de um hectare cada, sendo duas parcelas amostradas por nível de altitude. Medidas mensais de incremento diamétrico foram estimadas com o auxílio de paquímetro digital. Vinte coletores de serapilheira foram instalados por parcela (40 por cota altitudinal). O material decíduo foi coletado, seco em estufa e posteriormente triado em frações e pesado. Na Floresta Submontana foi observado a maior taxa anual de crescimento do gradiente, seguida pelos indivíduos amostrados na Floresta de Terras Baixas e Floresta Montana. Não houve variação evidente de incremento absoluto entre os subgrupos estudados, porém, em termos relativos, árvores mais finas e com copas menos iluminadas mostraram maiores taxas de crescimento do que árvores mais grossas e mais iluminadas. Nas florestas localizadas em maior altitude (Capricórnio e Santa Virgínia) o incremento dos indivíduos amostrados foi correlacionado positivamente com precipitação e temperatura. A análise de agrupamento destacou que para o período de estudo houve maior influência do subgrupo funcional do que da altitude, mostrando que independente da posição da parcela no gradiente altitudinal, tanto as classes de tamanho como os índices de iluminação de copa foram importantes atributos ecológicos. A produção de serapilheira variou significativamente ao longo do gradiente, sendo que em cada local de estudo houve variações nas correlações entre aporte de serapilheira e fatores climáticos, na qual a temperatura foi uma importante variável na produção deste material. Os dados mostraram que o perfil de incremento diamétrico arbóreo ocorreu de forma diferente ao longo do gradiente sendo que cada subgrupo estrutural e funcional respondeu de forma distinta em termos de incremento diamétrico arbóreo.

Palavras chave: Floresta Tropical. Dendrometria. Crescimento arbóreo. Grupos funcionais. Gradiente Ambiental.

Abstract

Ecological studies have documented the dynamics of tree growth in the Amazon and other tropical forests, but little is known about the functioning of the Atlantic forest, the second largest rain forest in South America. The undulating and steep topography of this forest and its altitudinal variation form a gradient supporting a diversity of endemic species, which classify it as a hot spot of biodiversity. Due to the high spciesricheness, the analysis of tree growth in functional groupsbecome a viable alternative, once individuals of the same group may respond similarly to ecosystem process. The objective of this study was to evaluate the dynamics of intrannual tree diametric increment in different functional and structural subgroups (class size, wood density and crown illumination index) and litterfall production in three sites located at different altitudinal levels of the Atlantic forest in the north region of São Paulo State, where the first site was at the Picinguaba nucleus (100 m a.s.l.), the second at submontane forest (400 m a.s.l.) in the Capricorn farm, and the third was at the montane forest (1000 m a.s.l.) in the Santa Virginia nucleus. A total of six sampling plots of one hectare each were evenly distributed along the gradient, with two plots per altitudinal level. Dendrometer bands were installed on 1532 trees in 4 different size classes and families. Monthly measurements of circumference increment were performed with a digital caliper. Twenty litterfall traps were installed per plot (40 per altitudinal level). Litterfall material was collected, oven dried and then weighed. The highest mean annual tree diametric increment was observed at 400 m, followed by 100 m and the lowest mean was at 1000 m (a.s.l.). There was no difference in absolute diametric increment between functional and structural subgroups, however, in relative terms, the smaller trees and also less illuminated crowns showed higher diametric increment rates than larger and more illuminated ones, respectively. At the higher elevation sites (Capricorn and Santa Virginia), tree diametric increment of individuals was positively correlated with precipitation and air temperature. NMDS analysis highlighted that for the period of this study, the functional and structural subgroups were more important than altitude in determining the variation of tree diametric increment, showing that regardless of altitudinal level, both size class and crown illumination index were important traits. Litterfall production varies significantly along the elevational gradient. At each study site, there were variations in the correlations between litterfall input and climatic factors, with temperature being one of the most important variable in the production of this material. These data showed that the tree diametric increment occured diferently along the elevational gradient and that each functional group responded differently in terms of tree increment.

Keywords: Rainforest. Dendrometry. Tree growth. Functional groups. Environmental gradient.

3.1 Introdução

A Mata Atlântica é a segunda maior floresta tropical da América do Sul (OLIVEIRA-FILHO; FONTES, 2000) e apresentava originalmente uma cobertura de 150 milhões de hectares (RIBEIRO et al., 2009), percorrendo num mosaico de vegetação ao longo da costa brasileira entre as latitudes de 6 a 30º S, alcançando a parte leste do Paraguai e nordeste da Argentina (TABARELLI et al., 2010). Este é um dos maiores gradientes latitudinais em florestas tropicais, além de ser considerado por alguns autores um *hot spot* de biodiversidade (MITTERMEIER et al., 1998; MYERS et al., 2000; MURRAY-SMITH et al., 2008, COLOMBO; JOLY, 2010) devido ao alto nível de endemismo e constante ameaça de destruição. A fitogeografia da Mata Atlântica apresenta particularidades significativamente relacionadas às condições climáticas. Oliveira-Filho e Fontes (2000) reportaram significativa relação entre temperatura e precipitação na distribuição florística do bioma, sendo encontrado um padrão bem definido ao longo de um gradiente de precipitação, que separa uma vegetação perene, mais próxima do mar, de outra semi-decídua, mais distante das influências marítimas e com estação seca pronunciada.

Os estudos em gradientes ambientais são de grande importância em ecossistemas florestais tropicais. Malhi et al. (2010) ressaltaram algumas justificativas para se estudar gradientes altitudinais nos trópicos e reforçaram que trata-se de um laboratório para se compreender melhor alguns controles ambientais em processos ecossistêmicos, especialmente o controle da temperatura. Kariuki et al. (2006) mencionaram que características como altitude e topografia podem influenciar na disponibilidade de radiação solar, água e nutrientes no sistema, sendo necessários estudos que combinem gradientes ambientais e grupos funcionais na determinação de variações espaciais de crescimento.

Desta forma, alguns trabalhos foram realizados no âmbito de se conhecer melhor a estrutura e dinâmica da floresta Atlântica ao longo de um gradiente altitudinal na região sudeste do Brasil. Alves et al. (2010) quantificaram a biomassa espacialmente distribuída ao longo do gradiente altitudinal e observaram uma notável variação no aumento da biomassa aérea conforme aumentava a altitude. Outra observação foi que na Floresta Ombrófila Densa de Terras Baixas a densidade de troncos foi menor do que nas cotas intermediárias e mais altas. Por outro lado, Alves et al. (2012) encontraram maior abundância de lianas na Floresta de Terras Baixasdo que em altitudes mais elevadas, sugerindo que tenha ocorrido algum tipo de perturbação do dossel neste nível de altitude do gradiente numa situação pretérita. Vieira et al. (2011) estudaram os estoques de C e N ao longo do gradiente e destacaram que a

temperatura provavelmente controla estes estoques. Os autores mostraram um aumento do estoque tanto na biomassa aérea quanto na biomassa abaixo do solo com o aumento da altitude. Alguns estudos de composição florística realizados nas cotas altitudinais do Parque Estadual da Serra do Mar (PESM) reportaram variações na riqueza de espécies ao longo do gradiente (ASSIS et al., 2011; PADGURSCHI et al., 2011; RAMOS et al., 2011; JOLY et al., 2012), sendo a cota intermediária (entre 180 e 380 metros) a que apresentou maior riqueza, podendo ser comparada a outras florestas tropicais como a Amazônia. Este fato sugere que na região ocorra uma boa separação de nichos por parte da biota existente (EISENLOHR et al., 2013). Apesar destes estudos nesta parte do gradiente altitudinal da Mata Atlântica, pouco se conhece sobre os padrões de crescimento arbóreo, bem como o efeito da sazonalidade ao longo das diferentes cotas altitudinais (SCARANELLO, 2010). Segundo Rowland et al. (2014) ainda não há um consenso sobre quais fatores controlam as mudanças sazonais no crescimento arbóreo ao longo de gradientes altitudinais de florestas tropicais.

Assim, considerando que Marengo e Valverde (2007) mostraram modelos que indicam estiagens mais severas para a região sudeste do Brasil para os próximos anos, torna-se fundamental conhecer variações inter e intranuais na dinâmica de crescimento das árvores das diferentes comunidades do gradiente altitudinal, uma vez que cada cota apresenta uma particularidade climática, principalmente no que diz respeito à temperatura (SOUSA-NETO et al., 2011, VIEIRA et al., 2011).

Em florestas tropicais, árvores de diferentes tamanhos podem responder diferentemente quanto ao crescimento diamétrico ao longo do ano (O'BRIEN et al., 2008), uma vez que árvores maiores apresentam copas expostas a maior quantidade de radiação solar (VIEIRA et al., 2005). Por outro lado, estas árvores com características de colonização tardia normalmente apresentam alta densidade de madeira, o que demanda maior gasto energético na construção de tecidos (CHAVE et al., 2006; CHAVE et al., 2009) e consequentemente, um crescimento mais lento. Atrelado a isso, deve-se considerar que pode haver variação no crescimento arbóreo ao longo do gradiente altitudinal em decorrência da variação na temperatura e formação de neblina nas cotas mais altas (ALVES et al., 2010; ROSADO et al., 2012), o que pode alterar a difusão da radiação solar (BRUIJNZEEL; VENEKLAAS, 1998) e interferir em processos fisiológicos, como fotossíntese e respiração.

Tais variações ambientais também podem alterar a produção de serapilheira, que por sua vez, pode alterar a dinâmica de uma comunidade, uma vez que ela representa a transição de nutrientes entre os compartimentos biótico e edáfico (DELLITI, 1995). Esta relação entre crescimento arbóreo e produção de serapilheira ao longo do ano ainda não foi reportada para a

floresta Atlântica, apesar de diversos estudos de serapilheira já terem sido realizados neste bioma (PINTO; MARQUES, 2003; PEREIRA; MENEZES; SCHULTZ, 2008; MARTINS, 2010; SOUSA-NETO et al., 2011). Assim, levantou-se com este trabalho as seguintes perguntas: i) O incremento diametrico arbóreo absoluto e relativo diminui com o aumento da altitude na região costeira da Mata Atlântica do Estado de São Paulo? ii) Como diferentes subgrupos estruturais e funcionais apresentam este incremento ao longo dos diferentes níveis de altitude? iii) Como a produção de serapilheira é influenciada pelo clima?

Desta forma, neste presente capítulo pretende-se avaliar o incremento diamétrico arbóreo ao longo do gradiente, bem como compará-lo nas diferentes classes de diâmetro, grupos de densidade de madeira e índice de iluminação de copa, além de investigar a produção de serapilheira ao longo das diferentes fitofisionomias.

3.2 Material e Métodos

3.2.1 Área de Estudo

A área de estudo está localizada no Parque Estadual da Serra do Mar (PESM), região do litoral norte do Estado de São Paulo (Figura 3.1). O PESM abrange uma área de aproximadamente 315.390 hectares que atravessam 23 municípios do Estado, sendo grande parte de sua extensão em áreas com grande declividade. Cabe ressaltar que o parque se encontra desde a planície costeira até o Planalto Atlântico (IF, 2006).

Devido a sua formação montanhosa a região apresenta diferentes fitofisionomias ao longo de seu gradiente altitudinal, que segundo o sistema adotado por Veloso et al. (1991) se representa por: Floresta Ombrófila Densa das Terras Baixas (FODTB), Floresta Ombrófila Densa Submontana (FODSM) e Floresta Ombrófila Densa Montana (FODM).

No ano de 2005, 14 parcelas permanentes foram instaladas ao longo do gradiente altitudinal na região Norte do Estado de São Paulo, porém, este estudo utilizou apenas seis delas. As primeiras parcelas (“B” e “E”), em ordem crescente de elevação no gradiente altitudinal, se encontram numa altitude entre 50-100 metros acima do nível do mar, no núcleo Picinguaba (PIC) do PESM, entre os paralelos (23°20’05” - 23°20’13” S e 44°50’08” – 44°49’55” O). De acordo com Joly et al., (2012), todas as parcelas foram escolhidas respeitando-se questões de logística para o trabalho e estágio sucessional da vegetação, optando-se por não escolher áreas com vegetação secundária. As parcelas do estrato fitofisionômico da Floresta Ombrófila Densa Submontana foram instaladas na fazenda

Capricórnio (CAP). Das cinco parcelas instaladas “F”, “G”, “H”, “I”, “J”, utilizou-se neste estudo apenas as parcelas “G” e “J” (23°22’53” - 23°21’59” S e 45°04’44” - 45°05’02” O), entre altitudes de 100-500 m. Foram também instaladas quatro parcelas permanentes no alto da Serra do Mar (“K”, “L”, “M”, “N”), especificamente no núcleo Santa Virgínia (STV) do PESM, município de São Luiz do Paraitinga, porém, novamente somente foram utilizadas as parcelas que representaram os extremos em cada cota altitudinal (23°19’31” - 23°20’36” S e 45°04’07” - 45°04’22” O), neste caso as parcelas “K” e “N”, na qual a variação de altitude ocorre entre 1000-1100 m acima do nível do mar (ALVES et al., 2010; JOLY et al., 2012). Devido ao tipo de solo (Neossolo Quartzênico) encontrado na parcela “A” ser diferente ao das demais parcelas (MARTINS, 2010), optou-se neste estudo em somente estudar as comunidades arbóreas que ocorriam sobre solos de mesma classificação pedológica, descartando-se assim a região mais baixa do gradiente.

Em média, a região litorânea a Norte do Estado de São Paulo apresenta precipitação anual na ordem de 2500 mm (SENTELHAS et al., 1999), porém o regime de chuvas pode apresentar pequenas variações ao longo do gradiente altitudinal, sendo que em altitudes mais baixas o valor médio da precipitação anual pode chegar a aproximadamente 3000 mm e no alto da serra, na região do município de Natividade da Serra, o valor anual pode alcançar cerca de 2300 mm (SOUSA-NETO et al., 2011). Em geral, em alguns meses do outono e inverno australpode ocorrer menor quantidade de água disponível no sistema nesta região, isto é, a precipitação pode alcançar valores mensais inferiores a 80 mm nas baixas altitudes e 60 mm em altitudes mais elevadas (JOLY et al., 2012). Devido à influência dos ventos que vêm do mar, algumas parcelas situadas nas fitofisionomias submontana e montana podem apresentar formação de neblina (ALVES et al., 2010). A temperatura média anual varia em média de 19 a 25 ºC, com amplitude térmica alcançando até 10 ºC. De acordo com a classificação Köppen o clima da região é considerado tropical úmido do tipo *Af*ou*Cfa* (dependendo da intensidade do verão) nas altitudes mais baixas e subtropical úmido do tipo*Cfa* ou *Cfb*, em altitudes mais elevadas.

Segundo Joly et al. (2012) as parcelas “B” e “E” apresentam topografias onduladas (10 a 30º) nas altitudes máximas de 57 e 89 m, respectivamente. O solo em ambas as parcelas é classificado como Cambissoloháplico distrófico típico, argiloso (61%) e ácido (pH 3,3 a 3,9) com alta saturação de alumínio (MARTINS, 2010). Em média, a densidade de indivíduos com diâmetro ao nível do peito (DAP) maior ou igual a 4,8 cm na FODTB é de 1230 indivíduos ha^{-1}, sendo 1035 indivíduos arbóreos, 178 palmeiras e 17 samambaias (ALVES et al., 2010). A biomassa vegetal média na fitofisionomia é de 208,9 Mg ha^{-1}.

As famílias mais importantes são Rubiaceae e Myrtaceae, representando quase 40% das árvores encontradas e as famílias menos abundantes são Apocynaceae, Magnoliaceae e Protecaceae (ASSIS et al., 2011). A vegetação emergente alcança até aproximadamente 30 metros de altura (SCARANELLO et al., 2012). Segundo Alves et al. (2012) a parcela "B" possui 2934 m^2 de abertura de dossel, sendo este o maior valor encontrado ao longo do gradiente, além de ser a região que apresenta a maior densidade de lianas. Deve-se considerar ainda a grande quantidade de rochas afloradas existentes nesta parcela de floresta Ombrófila Densa de Terras Baixas.

As parcelas "G" e "J" da FODSM se encontram na fazenda Capricórnio e apresentam declive moderado a acentuado (> 30º), respectivamente. Estas parcelas se encontram há aproximadamente 40 km das parcelas "B" e "E" e estão numa altitude de 198 e 395 metros, respectivamente. O solo é classificado igual ao da FODTB, porém nesta fitofisionomia se encontra maior CTC e também maior disponibilidade de nutrientes, tais como Ca, Mg, S, Na e K (MARTINS, 2010). De acordo com Sousa-Neto et al., (2011) nesta fitofisionomia é encontrada a maior disponibilidade de água no solo ao longo do gradiente. A densidade média de indivíduos nesta região é de 1721 indivíduos ha^{-1}, sendo 1488 árvores, 227 palmeiras e 11 samambaias, todos com DAP acima de 4,8 cm, sendo que a fitomassa média na FODSM é de 253,8 $Mg.ha^{-1}$ (ALVES et al., 2010). As famílias mais abundantes são Rubiaceae, Myrtaceae, Fabaceae e as menos recorrentes são Lacistemaceae e Rosaceae (GOMES; BERNACCI; JOLY, 2011; ROCHELE et al., 2011; JOLY et al., 2012). Gomes, Bernacci e Joly (2011) chamaram a atenção para um grande número de espécies que ocorrem em apenas uma das parcelas estudadas nesta cota altitudinal, além de um vasto número de espécies que se encontram atualmente em risco de extinção, sendo esta a região que apresenta a maior riqueza de espécies ao longo do gradiente (JOLY et al., 2012). Eisenlohr et al. (2013) ressaltaram que a riqueza encontrada nesta cota altitudinal contraria a ideia de que a Mata Atlântica apresenta menor riqueza de espécies do que outras florestas tropicais, como a Amazônia. Em geral, algumas copas emergentes podem alcançar aproximadamente 30 metros de altura. Alves et al. (2012) reportaram abertura no dossel na ordem de 1178 m^2 nesta fitofisionomia e densidade de lianas menor do que na FODTB.

As parcelas "K" e "N" pertencem ao núcleo Santa Virgínia do PESM. Nestas parcelas a topografia é fortemente inclinada (> 30º). A classificação do solo é igual a das demais parcelas deste estudo, porém com maior diluição de N e P e maior quantidade de silteencontrada ao longo do gradiente (MARTINS, 2010). A densidade média de indivíduos com DAP > 4,8 cm nesta cota é de 1723 indivíduos ha^{-1}, sendo 1230 árvores, 423 palmeiras e

71 samambais. A biomassa vegetal média é de 283,2 Mg ha^{-1} (ALVES et al., 2010). As famílias de árvores mais presentes na região são Myrtaceae, Lauraceae e Fabaceae e as menos abundantes são Caricaceae, Malpighiaceae e Rosaceae (PADGURCHI et al., 2011). As copas emergentes apresentam características semelhantes as da FODSM, sendo que a região apresenta 1543 m^2 de abertura de dossel (ALVES et al., 2012). Neste estudo, cada fitofisionomia foi representada por duas parcelas de 1 ha cada (100 x 100 metros).

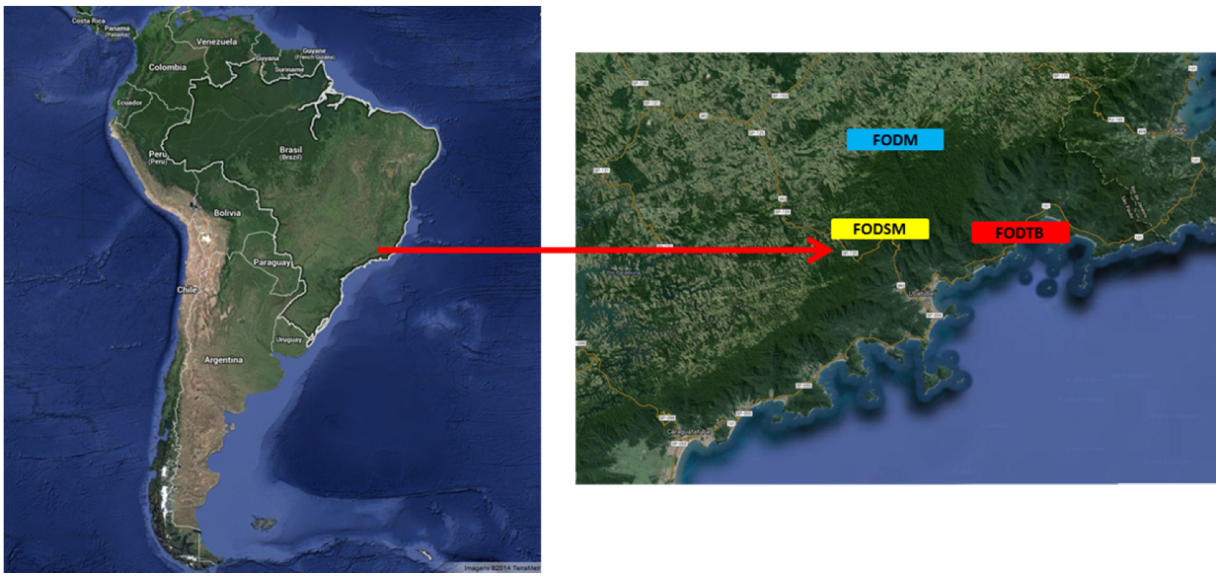


Figura 3.1. Localização do sítio de estudo. As parcelas se encontram na região norte do Estado de São Paulo. FODTB – Floresta Ombrófila Densa de Terras Baixas (Núcleo Picinguaba do PESM); FODSM - Floresta Ombrófila Densa Sub Montana (fazenda Capricórnio) e FODM - Floresta Ombrófila Densa Montana (Núcleo Santa Virgínia do PESM).

3.2.2 Dados meteorológicos

Neste trabalho, utilizou-se como variáveis meteorológicas a precipitação pluviométrica (mm), temperatura média, máxima e mínima do ar (ºC), umidade relativa do ar (%), radiação global (W m^{-2} s^{-1}) e velocidade média de vento (m/s). Os dados meteorológicos referentes à estação de Picinguaba foram obtidos através do banco de dados do Instituto Nacional de Pesquisas Espaciais (INPE) para o período de maio de 2012 até novembro de 2013. Após formatação das planilhas, os dados foram encaminhados a especialista do Centro de Previsões de Tempo e Estudos Climáticos (CPTEC) para detecção de eventuais problemas. A estação fica há aproximadamente três quilômetros das parcelas “B” e “E”.

Os dados referentes às parcelas “G” e “J” foram obtidos a partir da estação meteorológica administrada pelo Instituto Agronômico de Campinas (IAC) localizada dentro das dependências da Agência Paulista de Tecnologia dos Agronegócios (APTA) (23º25’S e 45º06’O).

Para a correção da temperatura devido a distância em altitude entre a estação e as parcelas aplicou-se um fator de correção de -0,65º C para cada 100 metros de altitude (OMETO, 1981). Para a correção da precipitação aplicou-se uma correlação entre os valores de uma série de dados de aproximadamente oito anos da estação referência deste estudo para esta cota altitudinal e uma antiga estação de monitoramento do Departamento de Água e Energia Elétrica (DAEE) localizada nas proximidades da parcela “G”, a 220 metros de altitude (23º23’S e 45º07’O), próximo ao Rio Indaiá, que margeia os dois sítios desta cota altitudinal (Figura 3.2). Cabe ressaltar que não houve durante o período da série histórica diferença significativa na quantidade de chuvas ao longo do período analisado.

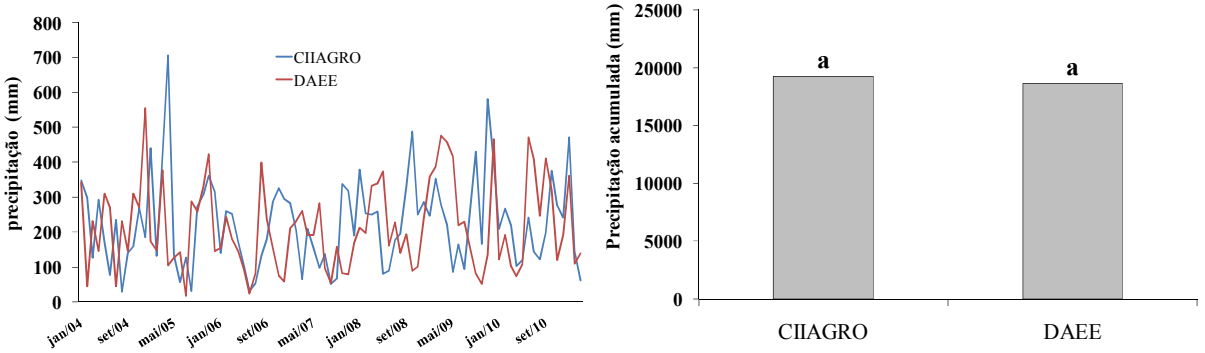


Figura 3.2. Comparação da precipitação pluviométrica entre a atual estação referência de dados climatológicos (CIIAGRO) e uma estação antiga e desativada localizada a alguns metros da parcela “G” (DAEE). Em A) série histórica da quantidade de chuva entre os anos de 2004 e 2011. Em B) comparação do total acumulado nas duas estações durante os anos de 2004 e 2011. Valores de precipitação transformados em raiz quadrada para alcançar a normalidade do teste (P=0,693).

Os dados referentes às parcelas do Núcleo Santa Virgínia foram obtidos a partir de uma estação meteorológica administrada pelo laboratório de Interação Biosfera-Atmosfera do Instituto de Astronomia e Geofísica e Ciências Atmosféricas da Universidade de São Paulo (IAG/USP). A estação meteorológica fica a aproximadamente quatro quilômetros das parcelas “K” e “N”.

A partir de dados meteorológicos calculou-se o balanço hídrico (BH) das três regiões deste estudo de acordo com o modelo de Thornthwaite-Mather (ROLIM; SENTELHAS; BARBIERI, 1998) para a capacidade de armazenamento de água disponível no solo (CAD) de 150 mm (SENTELHAS et al., 1999). Devido às semelhantes características de solo ao longo

do gradiente optou-se pelos mesmos 150 mm de CAD para as três cotas altitudinais. Este modelo fornece informações importantes como evapotranspiração potencial (ETP), deficiência (D) e excesso hídrico (E). A princípio, aplicou-se o BH sequencial, ou seja, com valores de temperatura média e precipitação acumuladas mensais. Porém, para maior detalhamento do excedente e déficit hídrico nas regiões, foi calculado também o balanço hídrico decendial. A radiação solar foi obtida através de imagem de satélite ***Matriz GL1.2 pentadal versão V01, CPTEC/INPE*** **(**CEBALLOS; BOTTINO; SOUZA, 2004) para o período de maio de 2012 a novembro de 2013.

3.2.3 Dados Dendrométricos

Neste estudo foram instaladas1532 bandas dendrométricas de aço inoxidável feitas a mão (KEELAND; SHARITZ, 1993) em indivíduos arbóreos com diâmetro a altura do peito igual ou superior a 4,8 cm. Em maio de 2012 todas as bandas dendrométricas foram instaladas ou ajustadas nas árvores das parcelas. Para todas as árvores adotou-se o mesmo critério de instalação, na qual as bandas dendrométrias foram posicionadas a uma altura de 1,30 m do solo (Figura 3.3). Nos casos de irregularidades a essa altura do indivíduo arbóreo (sapopemas, calosidades, nós ou podridão), a banda foi instalada em outro ponto, livre de defeitos, o mais próximo possível da altura de 1,30 m do solo (CLARK et al., 2002).

As árvores selecionadas pertenciam a quatro classes de tamanho (indivíduos com DAP entre 4,8 e 10 cm; 10 e 30 cm; 30 e 50 cm e indivíduos com DAP acima de 50 cm). Todas as árvores acima 50 cm de diâmetro receberam bandas dendrométricas por representarem a maior alocação de carbono na biomassa aérea em florestas tropicais (CLARK; CLARK, 1996, RICE et al., 2004, SLIK et al., 2013). As demais árvores foram escolhidas respeitando-se as famílias taxonômicas dentro das classes de diâmetro, com uma probabilidade de $1/\sqrt{di}$, onde *di* foi à frequência de árvores no subgrupo *i* (RICE et al., 2004). Esta estratégia assegurou que todas as classes de tamanho fossem representadas pelas diversas famílias taxonômicas existentes.

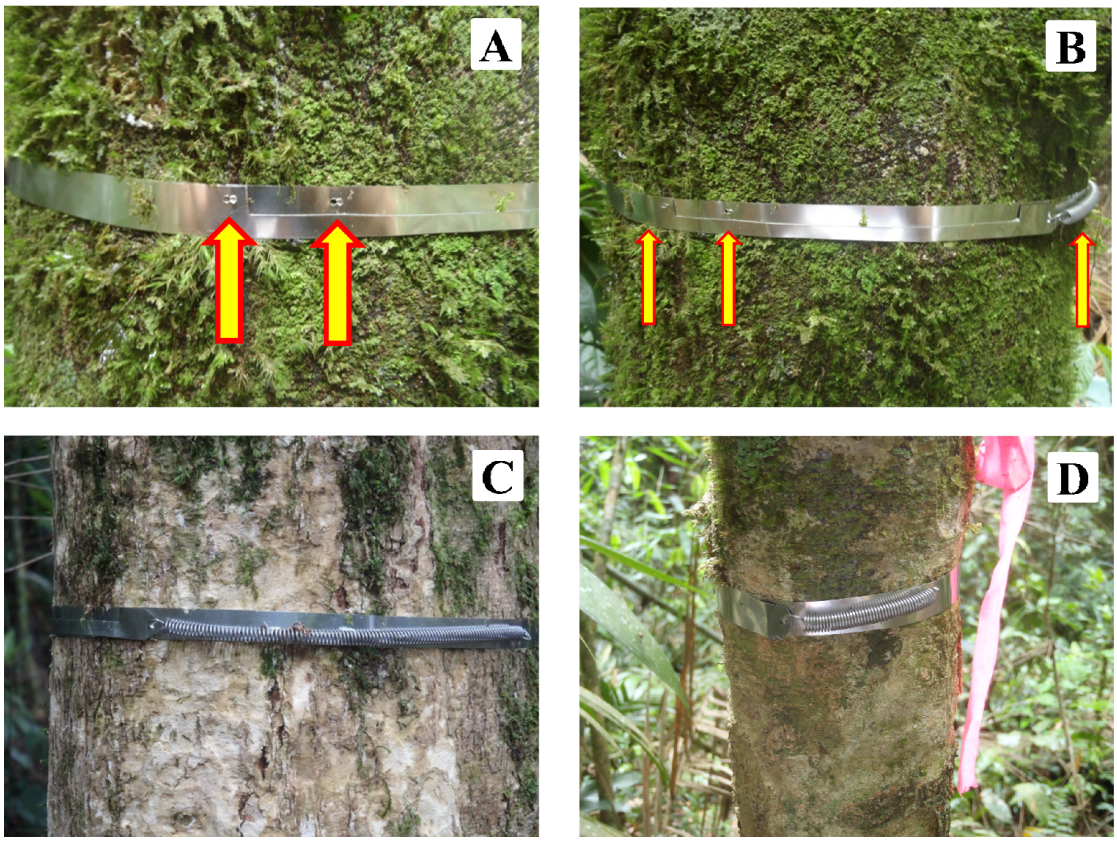


Figura 3.3.Bandas dendrométricas instaladas em árvores com até 30 cm de diâmetro. A) Banda instalada num caule limpo. B) Medição a partir de um paquímetro digital. C) Detalhe da "janela" onde os furos se distanciam com o crescimento da árvore. D) Mola promovendo o estiramento da banda dendrométrica.

A medida das bandas foi realizada mensalmente a partir de novembro de 2012, a fim de respeitar o tempo de ajustes das molas (KEELAND; SHARITZ, 1993; RICE et al., 2004), mesmo sabendo que O´Brien et al. (2008) não encontraram diferenças significativas entre bandas pré instaladas e antigas após um mês de instalação em uma floresta tropical na Costa Rica. Para medir o incremento mensal, utilizou-se um paquímetro digital ajustado entre duas aberturas denominadas "janelas" estabelecidas na banda dendrométrica (Figura 3.3A, B). As janelas foram sobrepostas em torno do fuste tendo as extremidades da banda interligadas por uma mola, a fim de promover o deslocamento e o consequente movimento na posição das janelas, fornecendo a variação das medidas (Figura 3.3, C e 3.3, D).

O incremento diamétrico mensal foi calculado em milímetro a partir da diferença entre dois meses consecutivos dividido por π, sendo que neste trabalho foram analisados os perfis de crescimento diamétrico absoluto e relativo das árvores. Para o cálculo de incremento relativo foi utilizado o crescimento absoluto dividido pelo diâmetro do tronco. No Anexo A é possível obter mais detalhes sobre a confecção e instalação das bandas dendrométricas.

3.2.3 Escolha dos subgrupos estruturais e funcionais

O grupo estrutural selecionado neste estudo foi o de classes de diâmetro. Este grupo foi separado em quatro subgrupos, conforme descrito no item 3.2.3. Para a classificação das árvores quanto ao Índice de Iluminação de Copa (IIC), a análise foi feita após a última coleta de dados biométricos. Segundo Joly et al. (2012) em todas as fitofisionomias estudadas deste gradiente, a copa da maior parte dos indivíduos ocorreram sob baixa luz vertical, sendo que na região do núcleo Picinguaba, entre 6 a 13% dos indivíduos apresentaram copas emergentes, completamente expostas a luz solar. Para este estudo, considerou-se o indivíduo IIC1 aquele que apresentava copa com mais de 90% da luz vertical ao longo do dia ou indivíduos que apresentaram completa exposição à luz direta vertical e lateral. Os indivíduos que recebiam luz vertical em menores proporções, ou seja, entre 10 e 90% e também luz lateral, mesmo que parcial foram considerados no subgrupo IIC2. As demais situações foram consideradas IIC3, cujas características podem envolver total sombreamento, média, ou baixa disponibilidade de luz lateral. Este método foi adaptado de Clark e Clark (1992). Optou-se neste trabalho por utilizar um número reduzido de observadores a fim de evitar erros de calibração nas observações (ALVES et al., 2010; JOLY et al., 2012).

Outro grupo funcional utilizado neste trabalho foi selecionado a partir da densidade de madeira. A coleta de dados foi obtida a partir de valores médios de um banco de dados divulgados por Chave et al. (2006). Quando não encontrada a densidade de algumas espécies, utilizou-se uma média ponderada entre os representantes do mesmo gênero, pois de acordo com Chave et al. (2006), grande parte das plantas apresentam similaridade neste nível taxonômicoem florestas tropicais (ALVES et al., 2010). A escolha da densidade em cada subgrupo foi baseada em Kin et al. (2012), que utilizaram este atributo para separar as plantas por grupos sucessionais (iniciais, intermediárias e tardias) numa floresta na Amazônia oriental.

3.2.4 Dados de serapilheira

Foram utilizados ao longo da área de estudo 20 coletores por hectare, totalizando 40 coletores por cota altitudinal. Cada coletor foi feito a partir de cestos plásticos furados no fundo, a fim de não acumular água e tela de náilon de 2 mm de diâmetro fixada na superfície da bacia formando uma bolsa de 20 cm de profundidade, sendo que o coletor possuía área de 0,22 m^2. Cada coletor foi instalado a 0,5 m de altura (Figura 3.4). O material de serapilheira

foi coletado num intervalo de 30 dias (±2) e seco em estufa a 65 ºC, por três dias ou até alcançar peso constante. Posteriormente o material foi separado em frações de folhas, galhos (< 2cm), partes reprodutivas (flores, frutos e sementes) e miscelânea (material não identificado). Em seguida o material foi pesado em balança digital com precisão de duas casas decimais. A produção de serapilheira foi estimada de acordo com Lopes et al. (2002), baseado no seguinte modelo:

$$PAS=(\Sigma PM * 10{,}000) / AC$$

onde: PAS= produção anual de serapilheira (kg ha^{-1} ano^{-1}), PM= média mensal da produção de serapilheira (kg ha^{-1} ano^{-1}), AC= área do coletor (m^2).

Figura 3.4. Coletor de serapilheira instalado há 0,5 metro de altura do chão da floresta (A). Em "B" o detalhe da tela de náilon formando uma bolsa para coletar o material decíduo.

3.2.5 Análise dos dados e correção de erros

Neste trabalho calculou-se o perfil de crescimento arbóreo mensal nas três cotas altitudinais considerando-se o crescimento absoluto das árvores como o valor medido em campo entre dois meses consecutivos dividido por π. O crescimento relativo foi estabelecido a partir de uma proporção de incremento em relação ao diâmetro da árvore em questão. Esse método foi garantido devido a fiel periodicidade de coleta biométrica de dados, na qual aconteceu num intervalo de 30 (±2dias). Alguns valores extremos, tanto de crescimento positivo, quanto negativo, foram avaliados para verificar se tal característica era do indivíduo ou tratava-se de algum erro. Caso o valor em questão não fosse coerente com o perfil de crescimento o mesmo foi retirado e substituído pela média mensal de crescimento de todos os indivíduos amostrados naquela comunidade. Para os três níveis de altitude foram corrigidos menos de 2% do total de árvores amostradas.

A planilha final foi duplamente checada a fim de detectar qualquer erro existente, uma vez que tais correções podem evitar super ou sub estimativas de crescimento arbóreo (ROWLAND et al., 2014).

Em condições de menor aporte hídrico no sistema, as árvores podem perder água de suas cascas e as medidas dendrométricas podem reduzir. Assim, neste trabalho adotou-se um método conservador para a avaliação de crescimento negativo dos indivíduos, ou seja, todos os baixos valores negativos foram considerados zero (CLARK; CLARK, 1999; GLINIARS et al., 2013).

3.2.6 Análise estatística

Inicialmente, verificou-se diferenças significativas entre os valores de incremento diamtérico médio anual absoluto e relativo dos indivíduos amostrados nas três cotas altitudinais. Após transformação dos dados e não obtenção da distribuição normal aplicou-se o teste de Kruskal-Wallis, uma vez que esta distribuição é uma das premissas para o teste de análise de variância (ANOVA - *one way*). Em seguida, foram realizadas regressões lineares simples para determinar o grau de influência dos fatores meteorológicos nas respostas de crescimento diamétrico arbóreo mensais de cada fitofisionomia amostrada. Posteriormente foram realizadas regressões lineares entre estas mesmas variáveis ambientais e o incremento arbóreo dos subgrupos funcionais em cada fitofisionomia (quatro classes de tamanho, três subgrupos de densidade de madeira e três subgrupos de IIC). Estas análises foram feitas a partir do pacote estatístico Past (HAMMER; HARPER; RYAN, 2001).

A fim de avaliar se o efeito da altitude foi mais forte do que o do subgrupo estrutural e/ou funcional foi realizada uma análise de ordenação (*Non Metric Multidimensional Analysis*) utilizando-se o índice de dissimilaridade de Bray-Curtis. Os indivíduos foram selecionados por família e somente utilizados na matriz quando apresentavam pelo menos seis representantes por grupo. As características dos indivíduos utilizadas para testar tal diferença foram: média, mediana e valor máximo do diâmetro a altura do peito; média da densidade de madeira; média e mediana do índice de iluminação de copa; média, mediana e valor máximo de crescimento anual absoluto (NASCIMENTO et al., 2005). Para a ordenação do grupo estrutural ‘classes de tamanho’, agrupou-se as árvores dos subgrupos I e II devido ao baixo número de representantes amostrados no subgrupo I.

Pelo fato dos valores de serapilheira não alcançarem a distribuição normal, utilizou-se o teste de Kruskal-Wallis para a comparação entre grupos. Por fim, foram realizadas regressões lineares simples para determinar se houve influência dos fatores meteorológicos nas respostas de produção de serapilheira mensal de cada fitofisionomia amostrada.

3.3 Resultados

3.3.1Variáveis ambientais

A precipitação pluviométrica nas três cotas altitudinais apresentou variações semelhantes ao longo do estudo, sendo os meses compreendidos entre dezembro e março os que apresentaram os maiores valores registrados (Figura 3.5). Observou-se que o mês de julho de 2013 apresentou valor mais alto de precipitação quando comparados aos meses que o antecedem e antepassam, quebrando assim uma sequência contínua de período com baixo índice pluviométrico.

O balanço hídrico mensal mostrado na Figura 3.5 evidencia um pequeno déficit entre os meses de agosto e setembro em Picinguaba, porém mostra o maior excedente no mês de janeiro. As regiões da fazenda Capricórnio e Santa Virgínia mostraram perfis de excedente semelhantes, apesar de Santa Virgínia ser a região que apresentou o menor valor.

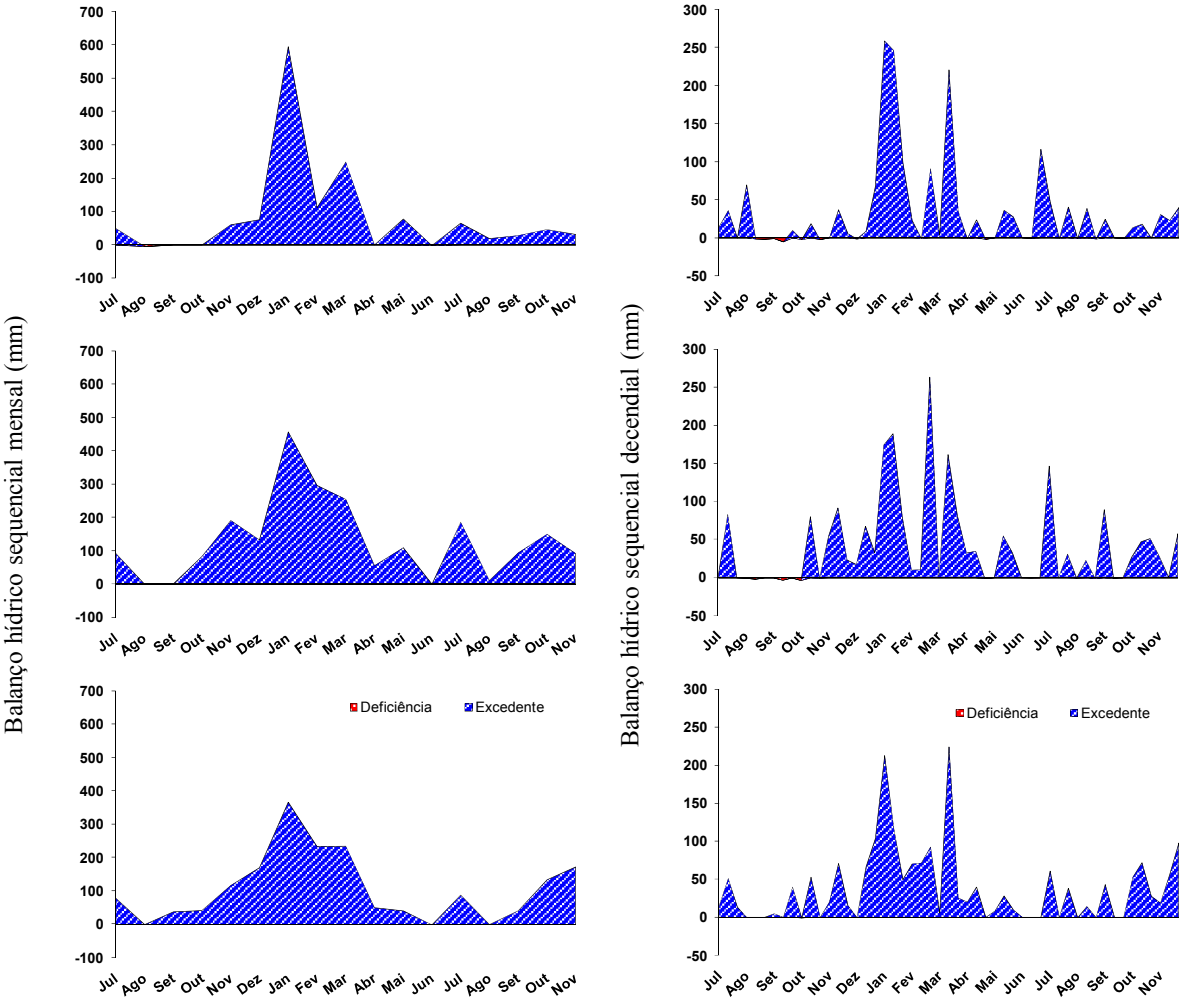


Figura 3.5. Balanço hídrico sequencial mensal e decendial nas três regiões de estudo.

Apesar de muito eficiente na descrição do perfil do ambiente, o balanço hídrico mensal pode ocultar informações importantes como, por exemplo, um período sem chuvas nas três primeiras semanas do mês e um volume muito grande de precipitação pluviométrica na última semana. Desta forma, optou-se neste trabalho em também fazer o BH decendial, na qual torna mais clara a situação do regime hídrico. Este fato fica mais evidente ao se analisar os meses de agosto e setembro de 2012 na região da fazenda Capricórnio, onde ocorreu uma sutil deficiência hídrica. O balanço hídrico decendial mostrou-se relativamente semelhante nas três cotas altitudinais. Em relação ao armazenamento de água disponível no solo se observou que a região de Picinguaba foi a que apresentou o maior número de meses com déficit hídrico (Figura 3.6). A região de CAP e STV apresentaram este déficit em menores quantidades e por menor tempo (Figura 3.6).

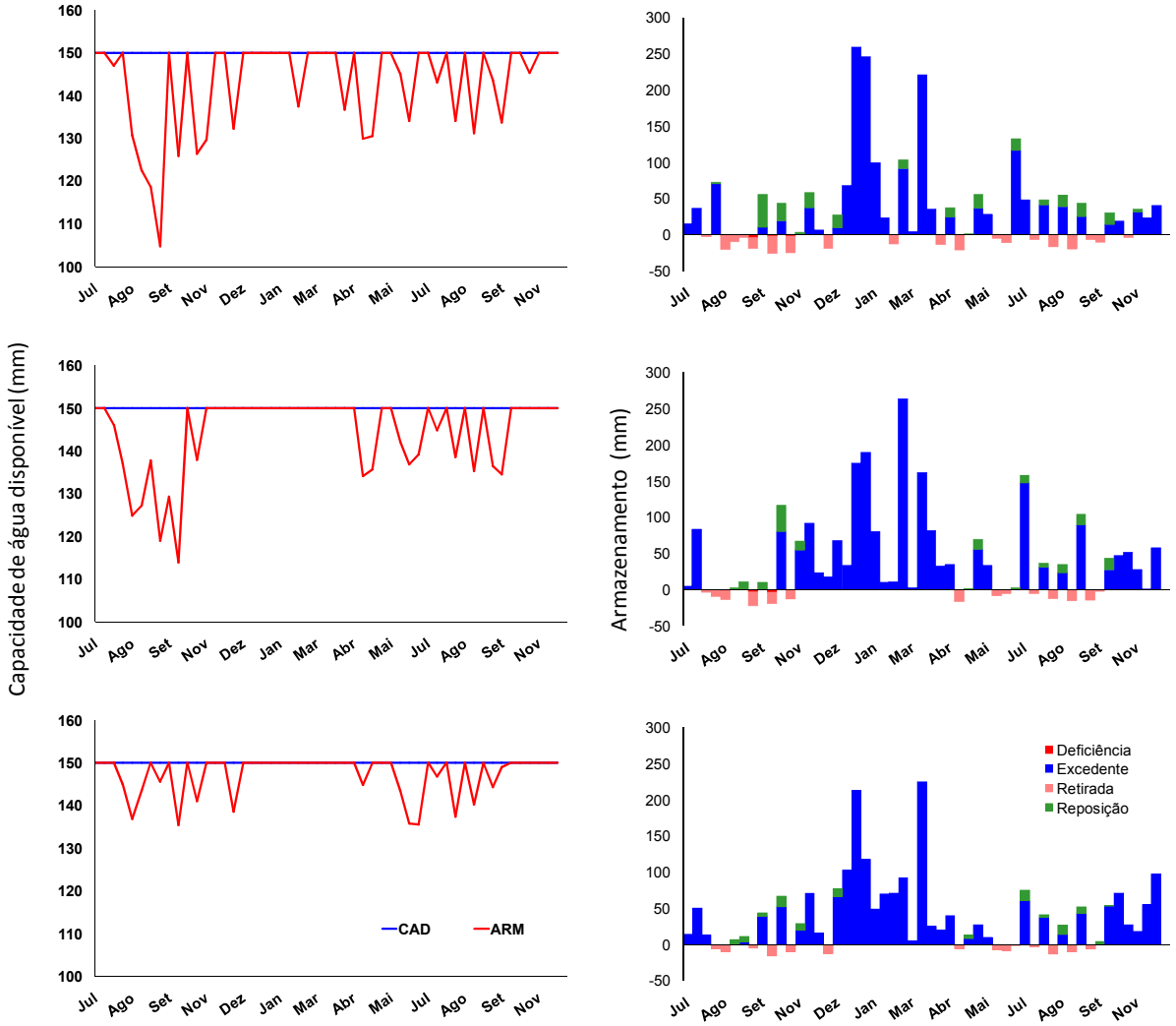


Figura 3.6. Capacidade de água disponível, armazenamento, deficiência, excedente, retirada e reposição hídrica ao longo dos meses de estudo nas três cotas altitudinais.

A temperatura média nos três níveis altitudinais apresentou aumento entre os meses de outubro e março, sendo que as máximas e mínimas também seguiram esta tendência. A amplitude térmica registrada foi maior em quase todos os meses de estudo na cota de 400 metros (Capricórnio), com os maiores valores registrados nos meses de junho, julho e agosto, tanto de 2012 quanto de 2013. Santa Virgínia foi a região que apresentou a segunda maior amplitude ao longo dos meses, com o maior valor registrado em agosto de 2013 (10,5 ºC) (Tabela 3.1). A velocidade de vento média foi maior durante todo o período de estudo na região do núcleo Santa Virgínia, sendo seguida pela região de Picinguaba e por fim Capricórnio.A radiação solar foi maior na região de Picinguaba, sendo que em Capricórnio e Santa Virgínia a variação ao longo do ano foi mais sutil do que na cota mais baixa e os meses que apresentaram os maiores valores registrados nestes dois locais foram em dezembro de 2012 e novembro de 2013, respectivamente (Tabela 3.1).

Tabela 3.1. Representação dos valores médios de radiação solar (R), temperatura máxima (T Ma), temperatura mínima (T Mi), temperatura média (T), amplitude térmica (A), umidade relativa do ar (UR) e velocidade de vento média (VV) no núcleo Picinguaba (PIC), fazenda Capricórnio (CAP) e núcleo Santa Virgínia (STV)

		jul/12	ago/12	set/12	out/12	nov/12	dez/12	jan/13	fev/13	mar/13	abr/13	mai/13	jun/13	jul/13	ago/13	set/13	out/13	nov/13
	PIC	164,9	205,0	197,6	215,3	174,1	228,2	165,6	215,7	195,6	175,5	152,1	125,1	145,0	182,9	195,2	208,5	232,6
	CAP	163,8	203,1	195,9	215,6	165,4	222,7	158,2	209,0	188,7	168,4	148,7	123,3	143,9	191,9	203,1	213,2	242,5
R (MJm^{-2})	**STV**	162,4	203,1	195,9	233,3	168,2	218,6	148,0	201,4	182,9	164,5	144,4	122,1	141,1	202,2	208,7	225,3	253,0
	PIC	23,9	24,8	24,8	25,9	25,8	30,7	28,5	30,1	28,2	27,0	25,5	24,7	23,0	23,1	24,4	25,7	26,9
	CAP	23,8	24,0	23,2	25,1	24,5	29,3	26,8	29,9	26,9	25,6	24,7	23,7	21,9	22,5	24,2	24,0	24,8
T Ma ºC	**STV**	18,8	19,1	21,3	23,3	19,7	24,7	21,3	23,9	22,2	19,2	19,0	18,8	19,3	20,1	20,8	19,6	21,3
	PIC	14,1	14,5	15,8	18,2	18,9	21,8	20,1	21,4	20,2	18,3	16,2	16,9	14,2	13,9	16,3	17,8	19,1
	CAP	11,0	11,3	11,8	16,1	16,8	20,1	18,6	19,0	18,4	14,8	13,4	13,3	10,7	10,5	13,1	15,2	16,5
T Mi ºC	**STV**	10,2	9,6	11,7	14,1	13,5	17,4	15,5	16,1	15,7	12,2	11,2	11,8	9,5	9,6	11,5	11,9	13,9
	PIC	19,0	19,7	20,3	22,1	22,3	26,3	24,3	25,7	24,2	22,6	20,8	20,8	18,6	18,5	20,3	21,8	23,0
	CAP	17,4	17,7	17,5	20,6	20,7	24,7	22,7	24,5	22,7	20,2	19,1	18,5	16,3	16,5	18,7	19,6	20,7
T ºC	**STV**	14,5	14,3	16,5	18,7	16,6	21,0	18,4	20,0	18,9	15,7	15,1	15,3	14,4	14,9	16,1	15,8	17,6
	PIC	9,8	10,3	9,0	7,7	6,9	8,8	8,5	8,6	8,0	8,7	9,4	7,8	8,8	9,2	8,2	7,9	7,8
	CAP	12,8	12,7	11,4	9,0	7,7	9,2	8,2	10,9	8,5	10,8	11,3	10,4	11,2	12,0	11,1	8,8	8,3
A ºC	**STV**	8,6	9,5	9,7	9,2	6,2	7,3	5,8	7,7	6,5	7,0	7,8	6,9	9,8	10,5	9,2	7,7	7,3
	PIC	96,7	94,9	94,6	96,7	96,5	95,9	97,6	97,1	97,3	96,6	96,8	98,3	97,4	96,9	96,2	95,9	96,5
	CAP	88,0	87,0	84,8	86,9	89,6	85,1	90,4	87,4	89,1	87,7	88,5	90,5	89,8	86,5	85,7	86,7	86,5
UR %	**STV**	74,0	77,0	73,5	74,4	84,8	79,2	84,7	82,1	84,5	84,5	80,8	82,7	78,6	72,9	76,7	83,1	82,6
	PIC	1,1	1,0	0,7	1,3	1,6	1,0	1,1	1,1	0,9	0,8	1,2	0,6	1,0	0,9	1,2	1,3	1,1
	CAP	0,4	0,4	0,7	0,6	0,4	0,6	0,4	0,5	0,4	0,4	0,4	0,3	0,4	0,4	0,5	0,5	0,4
VV ($m\ s^{-1}$)	**STV**	1,7	1,6	1,9	2,0	1,8	1,9	2,1	1,7	1,8	1,6	1,6	1,6	1,7	1,8	1,9	1,9	1,9

3.3.2 Incremento diamétrico da comunidade arbórea ao longo do gradiente

Cada fitofisionomia estudada mostrou valores independentes quanto ao incremento diamétrico arbóreo ao longo do ano de estudo (Tabela 3.2), no entanto, os valores médios, medianos, máximos e mínimos foram estabelecidos e calculados de modo que em cada fitofisionomia (FODTB, FODSM, FODM) houvesse apenas uma matriz.

Nota-se que o menor crescimento anual 'mínimo' absoluto e relativo foram registrados no núcleo Santa Virgínia (parcela K), ao passo que o maior valor de incremento anual 'máximo' absoluto ocorreu em Picinguaba (parcela B) e relativo em Capricórnio (parcela G). Os maiores valores 'médios' absolutos ocorreram em Capricórnio (parcela G), seguido por Picinguaba (parcela E) e por fim Santa Virgínia, porém, ao se analisar os dados relativos das médias anuais, observou-se maior semelhança nos valores encontrados ao longo do gradiente. A mediana seguiu a mesma tendência da média, tanto para valores absolutos quanto relativos.

Tabela 3.2. Resumo dos valores de incrementodiamétrico arbóreo anual nas parcelas de estudo, sendo, abs – valores de crescimento anual absoluto; rel – valores de crescimento anual relativo

Fitofisionomia	Parcela	Incremento diamétrico arbóreo anual ($mm.ano^{-1}$)										
		mínimo		*máximo*		*média*		*Mediana*		*d.p.*		*n*
		abs	*rel*	*abs*	*rel*	*abs*	*rel*	*abs*	*Rel*	*abs*	*rel*	
FODTB	B	0,29	0,01	11,3	0,67	2,03	0,09	1,45	0,06	1,70	0,09	228
	E	0,22	0,00	10,9	0,49	2,05	0,08	1,39	0,05	1,73	0,09	238
FODSM	G	0,57	0,01	9,08	1,16	2,66	0,13	2,18	0,09	1,66	0,15	262
	J	0,46	0,01	10,1	0,68	2,38	0,09	2,08	0,07	1,43	0,09	230
FODM	K	0,03	0,00	10,9	0,70	1,91	0,07	1,14	0,04	1,95	0,09	228
	N	0,16	0,00	8,80	0,52	1,54	0,06	1,13	0,04	1,36	0,07	220

Ao se analisar o crescimento da comunidade arbórea de cada cota altitudinal, notou-se que o incremento diamétrico arbóreo médio absoluto e relativo das árvores amostradas foi maior nas parcelas da fazenda Capricórnio, seguido pelas árvores do núcleo Picinguaba e por fim as árvores do núcleo Santa Virgínia (Figura 3.7).

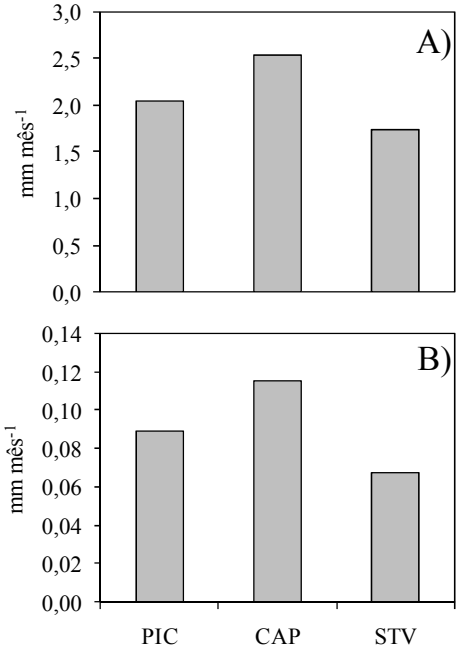


Figura 3.7. Representação do incrementoanual médio em cada cota altitudinal. Letras distintas representam diferenças significativas ao nível de 5%. a) Crescimento médio anual absoluto; b) Crescimento médio anual relativo.

A Figura 3.8 mostrou que em Picinguaba e Santa Virgínia a maior parte dos indivíduos amostrados apresentou crescimento médio anual absoluto baixo, sendo que em Capricórnio a maioria dos indivíduos teve incremento médio anual absoluto entre 0 e 3 mm.ano^{-1}. Em geral, aproximadamente 32% dos indivíduos amostrados em Picinguaba cresceram entre 0 e 1 mm.ano^{-1}, ao passo que em Capricórnio este valor caiu para 7% e em Santa Virgínia 44%. Com crescimento entre 1 e 2 mm.ano^{-1}, Picinguaba apresentou aproximadamente 33%, Capricórnio 38% e Santa Virgínia 29%. Por fim, a comunidade da fazenda Capricórnio foi a que mostrou a maior proporção de indivíduos com crescimento absoluto anual acima de 2 mm (55%), seguido pela comunidade do Picinguaba (34%) e Santa Virgínia (26%)

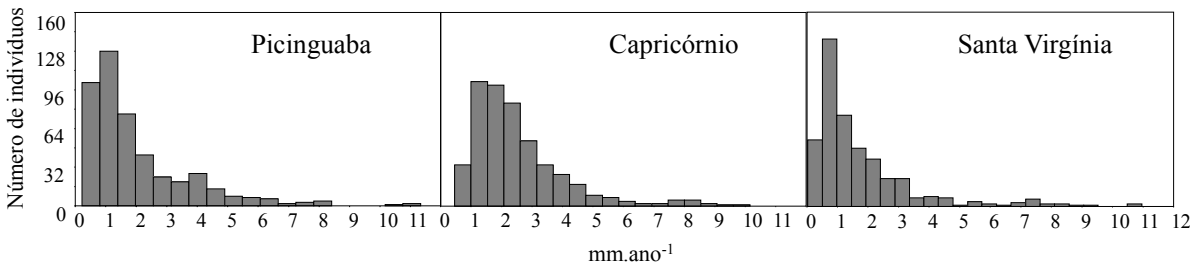


Figura 3.8. Distribuição de indivíduos com os maiores valores de incrementodiamétrico arbóreo anual absoluto registrado ao longo do ano de estudo nos três níveis de altitude.

As análises de regressão indicaram que algumas variáveis meteorológicas medidas neste trabalho influenciaram de forma significativa o incremento diamétrico arbóreo médio dos indivíduos amostrados. Em Picinguaba o IDA médio não foi significativamente correlacionado com nenhuma variável selecionada neste estudo, ao passo que na região da fazenda Capricórnio os valores médios de incremento diamétrico absoluto e relativo foram influenciados diretamente pela precipitação e temperatura mínima. O IDA médio dos indivíduos amostrados na fazenda Capricórnio se correlacionou de forma negativa com a amplitude térmica, ao passo que o incremento absoluto e relativo das árvores do núcleo Santa Virgínia foi relacionado significativamente e diretamente com a precipitação, excesso hídrico, temperatura máxima, mínima e inversamente com a amplitude térmica. A velocidade média de vento se correlacionou diretamente com o incremento relativo médio no STV e a umidade relativa do ar se correlacionou diretamente com o incremento absoluto médio dos indivíduos amostrados neste nível de altitude (Figura 3.9).

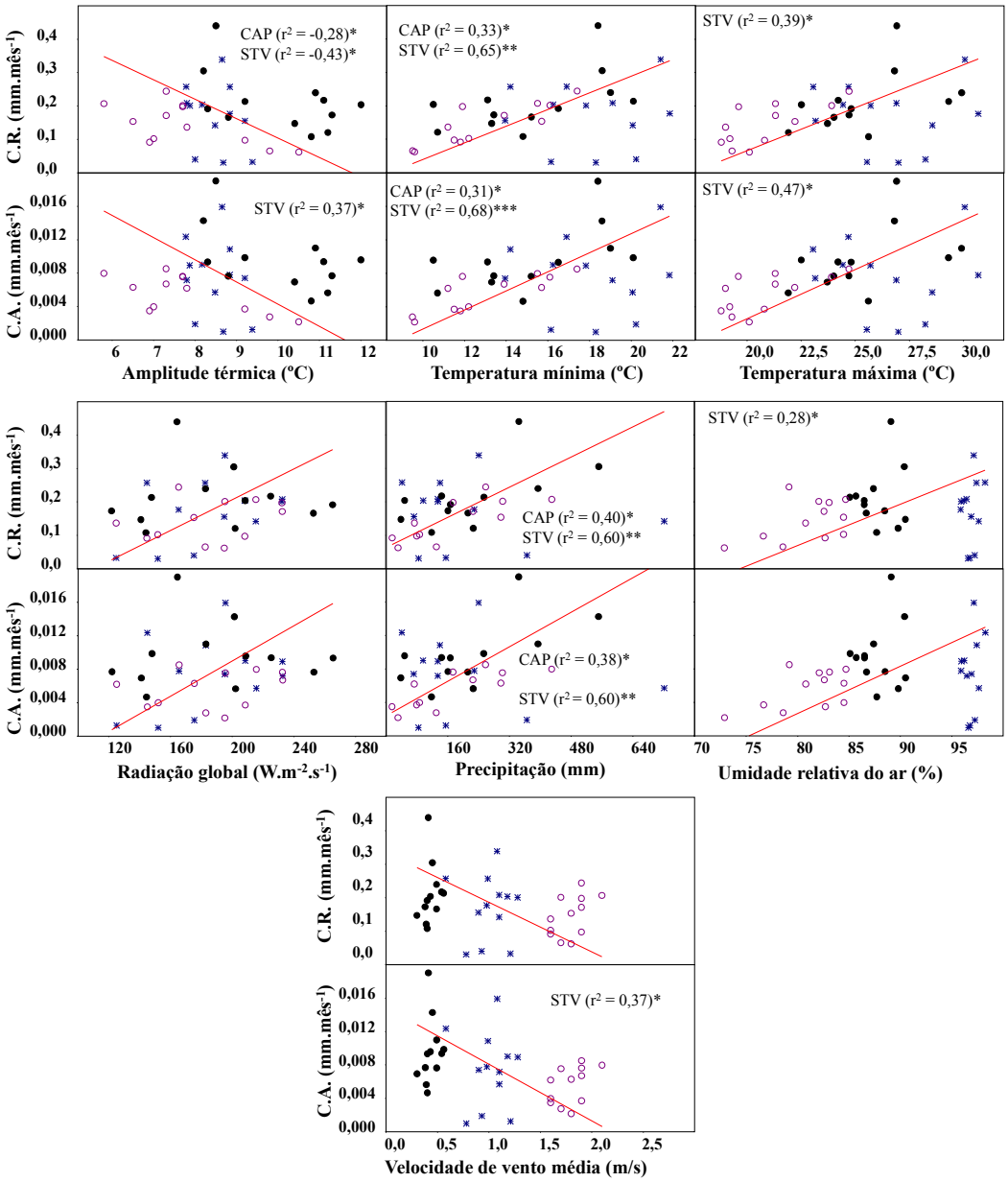


Figura 3.9. Correlação entre incremento diamétrico arbóreo (mm.mês^{-1}) e variáveis meteorológicas nas três fitofisionomias. Asteriscos representam FODTB (Picinguaba-PIC), pontos pretos FODSM (Capricórnio-CAP) e círculos vazios representam FODM (Santa Virgínia-STV). * $p \leq 0{,}05$; ** $p \leq 0{,}01$ e *** $p \leq 0{,}001$.

3.3.3 Crescimento arbóreo em grupos funcionais

Ao se analisar o incremento anual absoluto e relativo notou-se que as árvores do núcleo Picinguaba e Santa Virgínia aumentaram o incremento diamétrico absoluto conforme aumentou a classe de tamanho, sendo que para as árvores do Capricórnio não houve uma distinção evidente de incremento em função da classe de tamanho. Porém, em termos deincrementorelativo médio, conforme se aumentava a classe de diâmetro nas árvores amostradas das três altitudes diminuía-se o incremento arbóreo, conforme mostra a

Figura 3.10 (A e B). Em relação ao grupo de densidade de madeira não foi observada tendência diferente em termos de IDA anual absoluto e relativo nas três comunidades estudadas. Os indivíduos amostrados na comunidade de Capricórnio mostraram que conforme se aumentava a densidade de madeira o incremento diamétrico relativo era menor, mostrando que proporcionalmente madeiras mais leve apresentam maiores valores de incremento em diâmetro (Figura 3.10, C e D). A Figura 3.10 (E e F) mostra que não houve tendência evidente de diferenciar a taxa deincremento diamétrico arbóreo absoluto, positiva ou negativa entre os subgrupos estudados de IIC e nível de altitude do gradiente, porém, ao se analisar os dados de IDA relativo esta tendência aparece e evidencia que conforme aumenta o IIC os indivíduos amostrados aumentam proporcionalmente o incremento diamétrico.

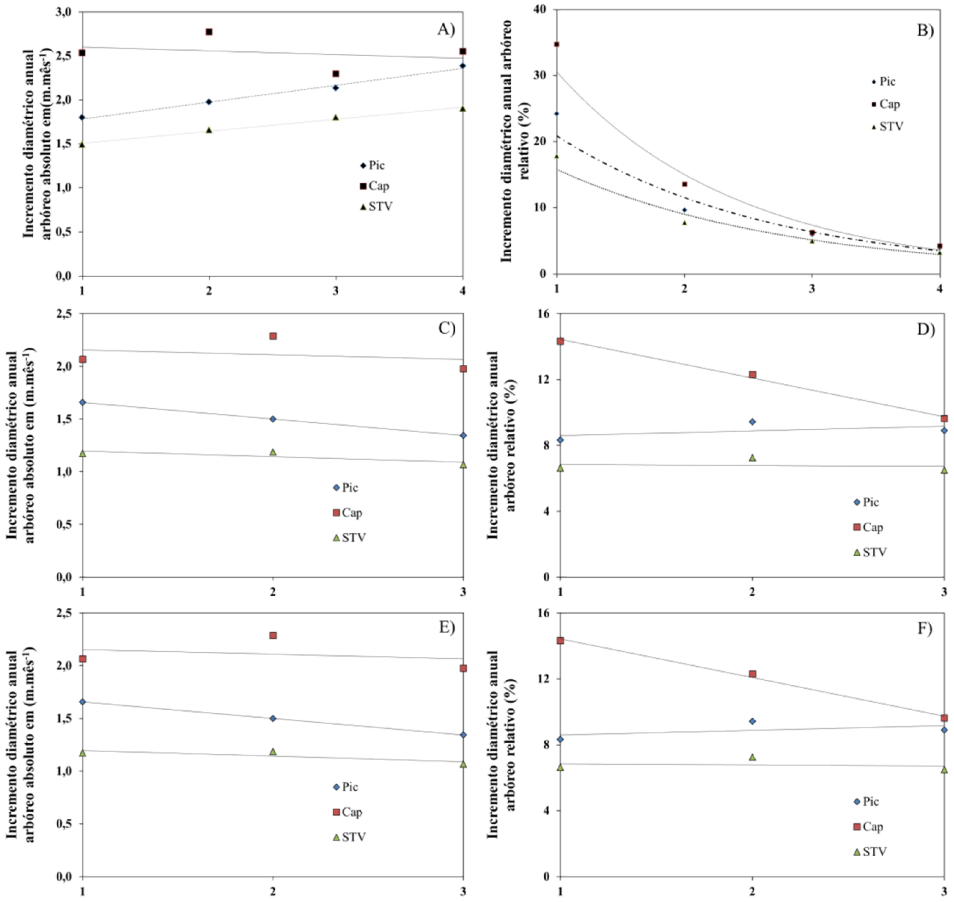


Figura 3.10. Variação média de incremento diamétrico arbóreo anualabsoluto e relativo das árvores amostradas. Em (A) valores médios de IDA aboluto e (B) relativo dos indivíduos organizados por classes de tamanho; 1- (C1) Classe de tamanho com árvores menores ≤ 10 cm DAP; 2- (C2) Classe de tamanho com árvores medindo entre 10-30 cm DAP; 3- (C3) Classe de tamanho com árvores medindo entre 30-50 cm DAP e 4- (C4) Classe de tamanho com árvores > 50 cm DAP. Em (C) valores médios de IDA aboluto e (D) relativo dos indivíduos organizados por grupos de densidade de madeira. 1- (D1) Árvores com densidade ≤ 0,55g cm^{-3}; 2- (D2) Árvores com densidade de madeira entre 0,56 e 0,7 g cm^{-3}; 3- (D3) Árvores com densidade de madeira > 0,71 g cm^{-3}. Em (E) valores médios de IDA aboluto e (F) relativo dos indivíduos organizados por índice de iluminação de copa. 1- (IIC1) Árvores com copa muito iluminada; 2- (IIC2) Árvores com copa parcialmente sombreada; 3- (IIC3) Árvores com copa muito ou totalmente sombreadas.

Pelo fato do incremento diamétrico arbóreo relativo ter apresentado maior variação de crescimento entre os subgrupos amostrados, optou-se em utilizá-lo nas correlações entre variáveis ambientais e incremento arbóreo. Apesar dos coeficientes de determinação terem sido estabelcidos em cada cota altitudinal as análises de regressões mostram a distribuição dos pontos nos três níveis altitudinais. As Figuras 3.11, 3.12 e 3.13 resumem tais influências.

Os indivíduos amostrados na C1 na fazenda Capricórnio apresentaram correlações signifivativas com temperatura mínima (+), precipitação (+) e amplitude térmica (-). Os indivíduos amostrados na C2 apresentaram correlações significativas com as variáveis de temperatura mínima (+) e precipitação em CAP e STV, porém os indivíduos deste subgrupo amostrados em STV também se correlacionaram com, amplitude térmica (-), temperatura máxima (+) e umidade relativa do ar (+). Os indivíduos do subgrupo C3 apresentaram correlações significativas com a variável radiação global em PIC. Nas outras duas fitofisionomias o incremento arbóreo se correlacionou com amplitude térmica (-), temperatura mínima (+) e precipitação (+), porém, em STV o crescimento das árvores ainda foi influenciado por temperatura máxima (+) e velocidade de vento (+). Por fim, as árvores amostradas no subgrupo C4 se correlacionaram positivamente com radiação global em Picinguaba. Em Capricórnio, os indivíduos tiveram o crecimento influenciado pela amplitude térmica (-) e em Santa Virgínia as correlações ocorreram entre temperatura (mínima e máxima), precipitação e velocidade de vento média (Figura 3.24).

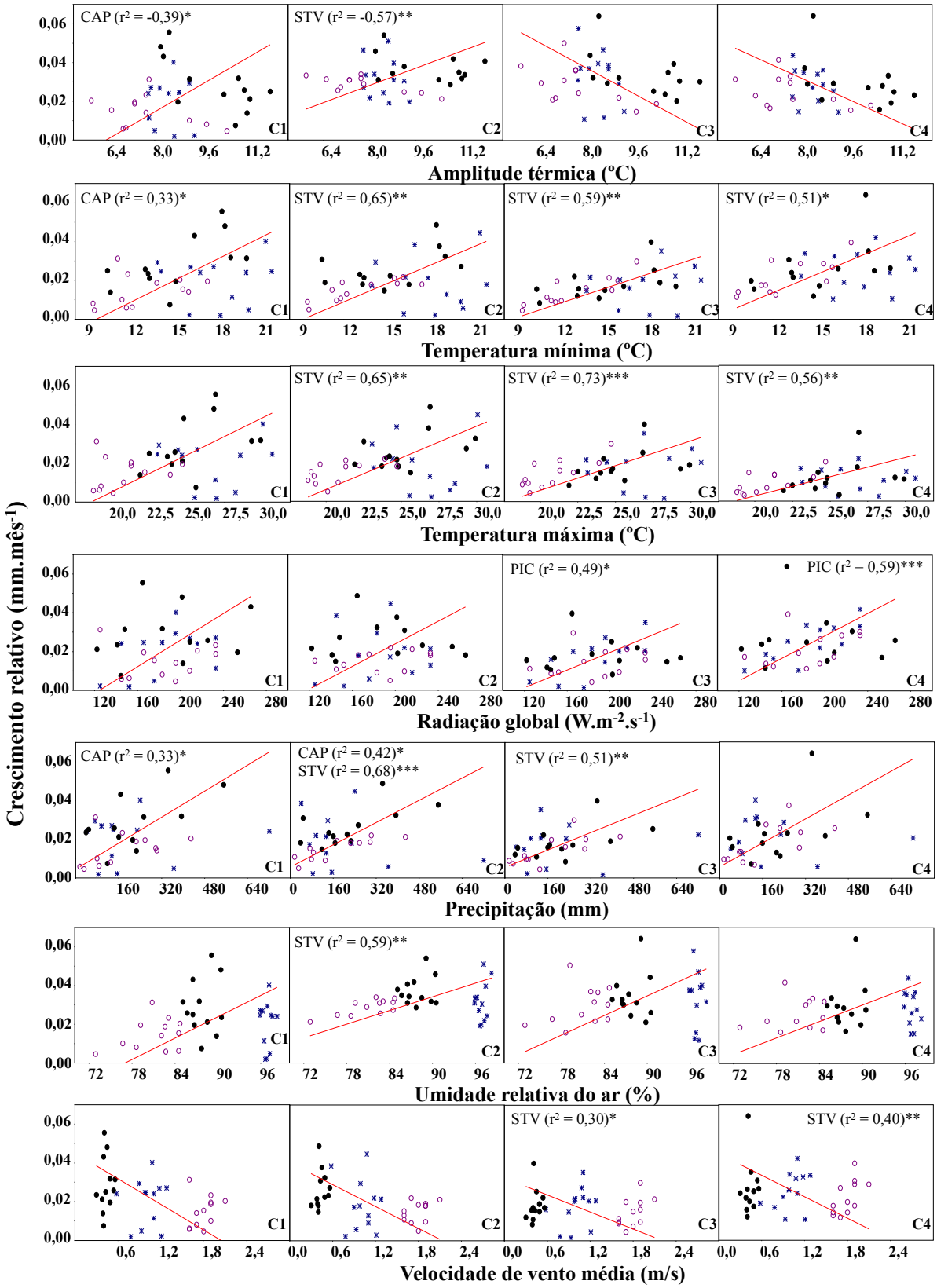


Figura 3.11. Regressão linear entre Incremento diamétrico arbóreo (mm.mês^{-1}) no grupo estrutural organizado por classes de tamanho e variáveis meteorológicas nas três fitofisionomias. Asteriscos representam FODTB (Picinguaba), pontos pretos FODSM (Capricórnio) e círculos vazios representam FODM (Santa Virgínia). ** $p \leq 0,05$; *** $p \leq 0,01$ e **** $p \leq 0,001$.

Quando organizados por subgrupos de densidade de madeira, observou-se que em Picinguaba novamente apenas a radiação global influenciou significativamente o incremento diamétrico arbóreo, porém desta vez com o grupo de madeiras com menores dendidades (+). Em Capricórnio, os indivíduos deste subgrupo (D1) apresentaram correlações significativas com amplitude térmica (-), temperatura (máxima e mínima) (+), e precipitação (+), ao passo que em STV as árvores amostradas com menores densidade de madeira tiveram o crescimento relativo influenciado por amplitude térmica (-), temperatura (máxima e mínima) (+), precipitação (+), umidade relativa do ar (+) e velocidade de vento média (+). Os indivíduos dos subgrupos D2 e D3 somente apresentaram correlações significativas em CAP e STV.

Em CAP, os indivíduos do D2 apresentaram correlações significativas entre crescimento diamétrico arbóreo relativo precipitação (+). Em STV, os indivíduos com densidade de madeira intermediária apresentaram crrelações significativas com temperatura (máxima e mínima) (+) e precipitação. O subgrupo das árvores com alta densidade de madeira somente apresentaram correlações significativas ao nível e 5% na FODM com as variáveis amplitude térmica (-), temperatura (máxima e mínima) (+), precipitação (+) e umidade relativa do ar (+) (Figura 3.12).

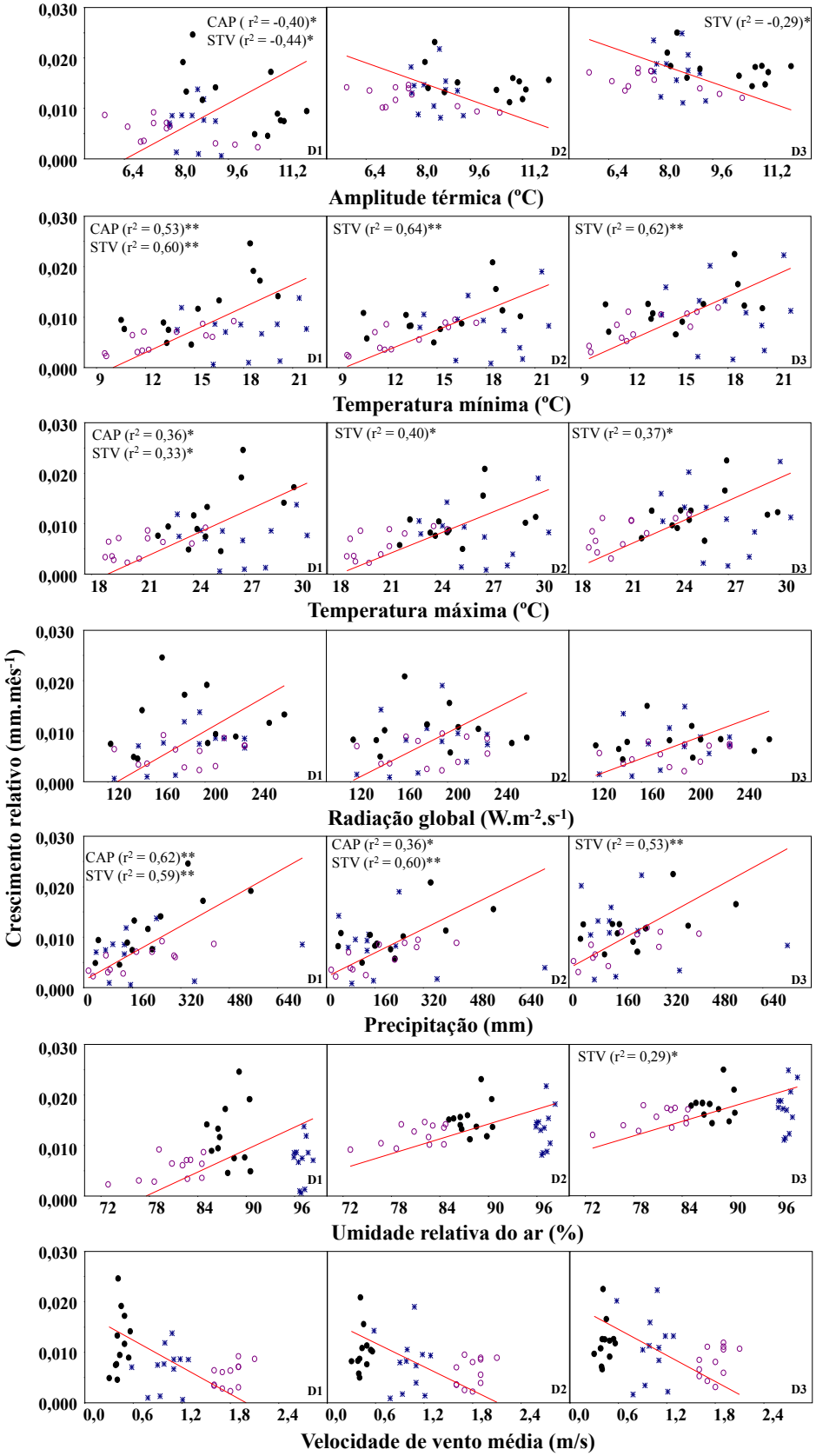


Figura 3.12. Regressão linear entre Incremento diamétrico arbóreo (mm.mês^{-1}) no grupo funcional organizado por densidade de madeira e variáveis meteorológicas nas três fitofisionomias. Asteriscos representam FODTB (Picinguaba), pontos pretos FODSM (Capricórnio) e círculos vazios representam FODM (Santa Virgínia). * $p \leq 0,05$; ** $p \leq 0,01$ e *** $p \leq 0,001$.

Em relação ao índice de iluminação de copa observou-se que algumas variáveis meteorológicas foram correlacionadas com o incremento em diâmetro das árvores amostradas nos três subgrupo escolhidos.

As árvores amostradas no IIC1 em STV se correlacionaram significativamente com temperatura (máxima e mínima) (+) e precipitação (+). Os indivíduos dos subgrupos IIC2 e IIC3 apenas se correlacionaram com as variáveis meteorológicas de CAP e STV, sendo que na FODSM precipitação influenciou positivamente o incremento diamétrico relativo dos indivíduos amostrados no IIC2. Já na cota altitudinal mais elevada (FODM) os indivíduos do IIC2 foram correlacionados com amplitude térmica (-), temperatura (máxima e mínima) (+), precipitação (+) e umidade relativa do ar (+).

Os indivíduos com copa mais iluminadas de Capricórnio e Santa Virgínia tiveram o crescimento relativo influenciado pela amplitude térmica (-), temperatura mínima (+) e precipitação (+).

Estes resultados encontrados sugerem que nas cotas altitudinais intermediárias e mais altas as variáveis relacionadas a temperatura (máxima, mínima e amplitude térmica) e precipitação foram as principais responsáveis pelo crescimento diamétrico arbóreo relativo dos indivíduos amostrados.

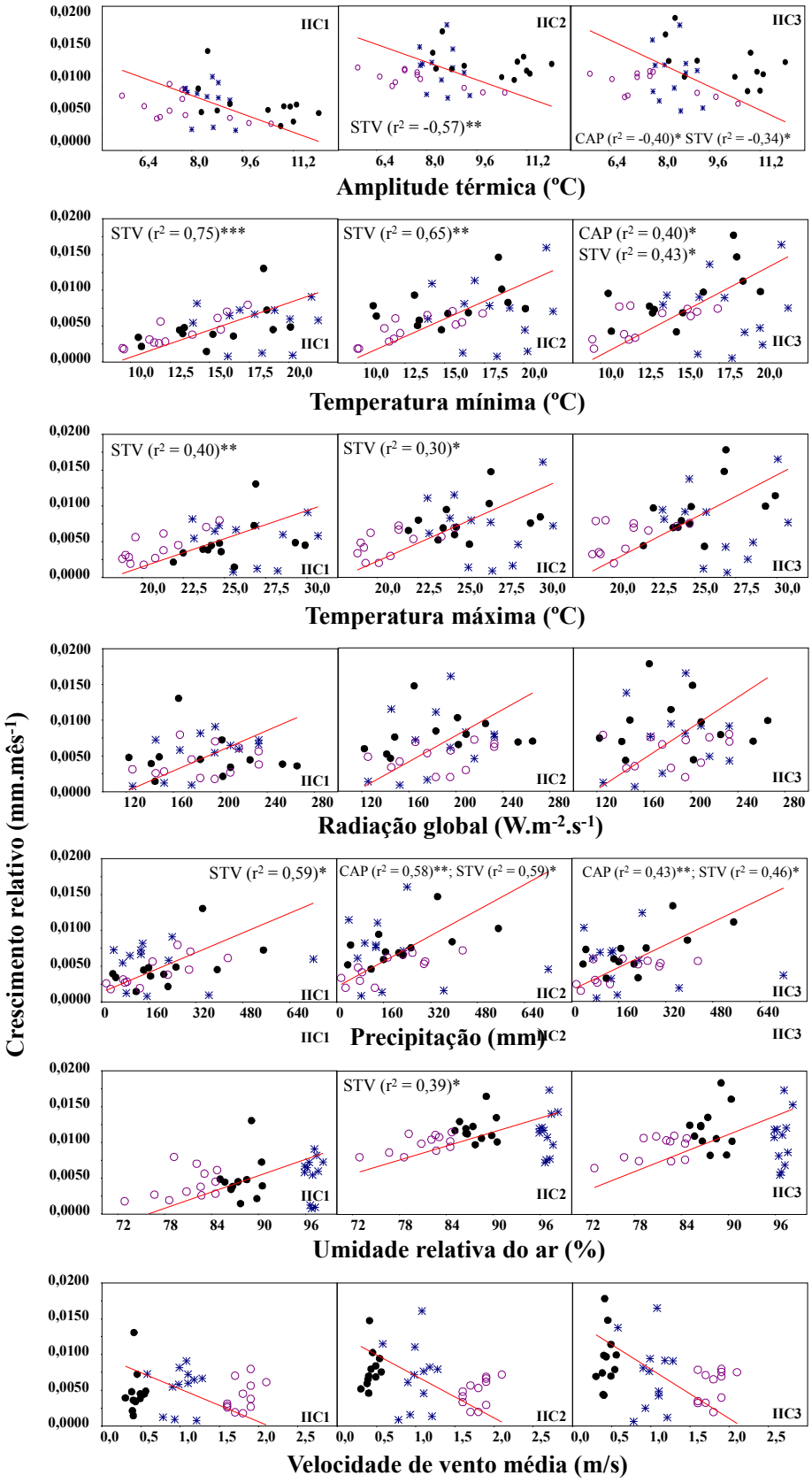


Figura 3.13. Regressão linear entre Incremento diamétrico arbóreo (mm.mês^{-1}) no grupo funcional organizado por Índice de iluminação de copa e variáveis meteorológicas nas três fitofisionomias. Asteriscos representam FODTB (Picinguaba), pontos pretos FODSM (Capricórnio) e círculos vazios representam FODM (Santa Virgínia).* $p \leq 0,05$; ** $p \leq 0,01$ e *** $p \leq 0,001$.

Ao buscar um possível agrupamento no perfil de incremento diamétrico (relativo) entre os subgrupos estruturais e funcional a análise NMDS (*stress* = 0,07071) mostrou uma boa separação dos subgrupos de classe de tamanho independente do nível altitudinal do gradiente (Figura 3.14, A). Nesta análise pode-se observar uma separação completa dos indivíduos dentro dos subgrupos analisados, sendo que o eixo 1 explicou 98% da variabilidade dos dados e o eixo dois 0,04%. Porém, ao se analisar os indivíduos organizados por densidade de madeira não foi possível detectar nenhuma tendência de agrupamento, sendo que as unidades amostrais se misturaram em termos de subgrupos funcionais (baixa, média e alta densidade) e nível de altitude (Figura 3.14, B). O *stress* da análise forneceu subsídios para confiar que para este período de estudo e para este grupo funcional não houve tendência de agrupamento entre as unidades amostrais (*stress* = 0,05669). Por fim, ao se analisar as árvores pelo índice de iluminação de copa, a análise NMDS mostrou sutil organização das unidades amostrais representadas graficamente na Figura 3.14, C (*stress* = 0,0721). Nota-se que neste grupo funcional os subgrupos eleitos (IIC 1, 2 e 3) foram mais importantes no agrupamento dos indivíduos do que o nível altitudinal, seguindo a mesma tendência encontrada no grupo organizado por classes de tamanho.

A análise de agrupamento NMDS realizada com os grupos taxonômicos ao longo do gradiente (*stress*=0,08594), obteve em cada família amostrada pelo menos dez indivíduos que poderiam apresentar variações quanto ao índice de iluminação de copa, classe de tamanho e densidade de madeira. Apenas algumas famílias mostraram comportamento semelhante de incremento diamétrico arbóreo relativo ao longo dos três ambientes estudados, na qual se pode destacar Euphorbiaceae, Meliaceae, Fabaceae, Rubiaceae, Myrtaceae e Monimiaceae (Figura 3.12). As demais famílias botânicas não mostraram uma tendência de agrupamento em relação ao perfil de IDA.

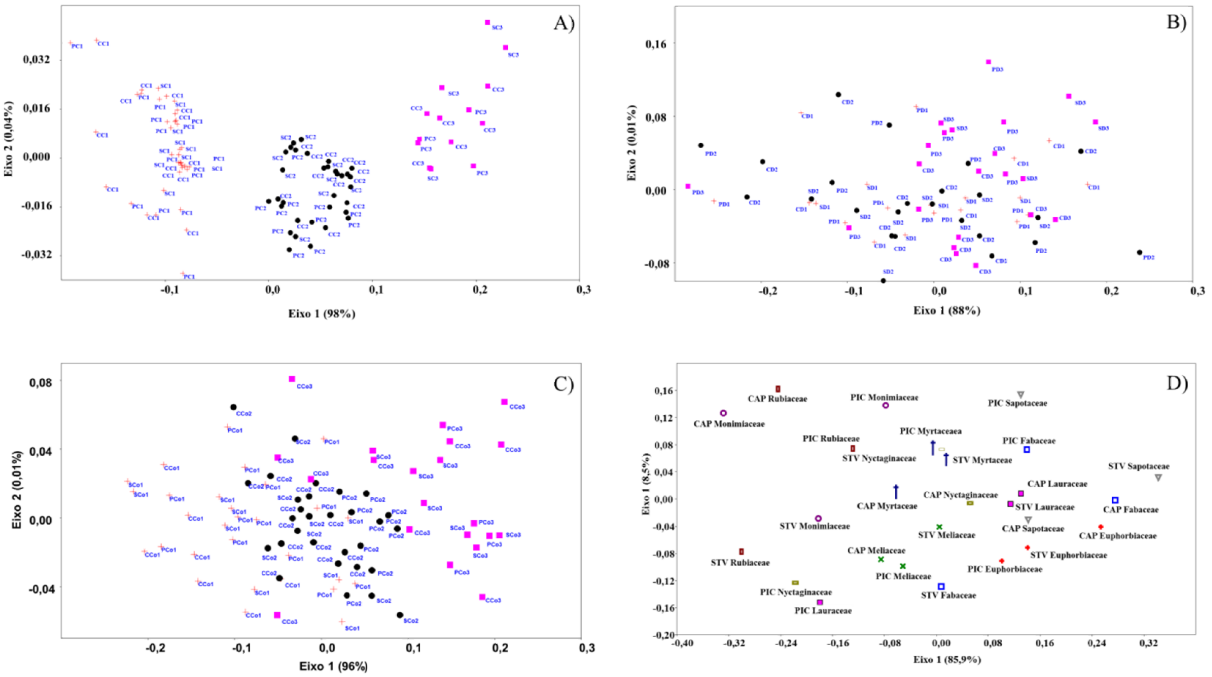


Figura 3.14. Ordenação dos diferentes subgrupos estruturais e funcionais ao longo do gradiente altitudinal a partir da análise *Non Metric Multidimensional Analyses* (NMDS). Cada ponto representa um conjunto de pelo menos seis indivíduos numa determinada família. A configuração foi produzida a partir da matriz de distância de Bray-Curtis. A primeira letra de cada ponto significa o local, P – Picinguaba; C – Capricórnio e S – Santa Virgínia. A segunda (e terceira) letra de cada ponto significa o grupo fincional, C – classe de tamanho; D – densidade e Co – índice de iluminação de copa. Em "A" o símbolo cruz representa os valores obtidos de uma mesma subgrupo de classe de tamanho um, ou seja, cada ponto representa uma família taxonômica com árvores medindo de 5 a 30 cm de diâmetro, as esferas pretas representam a classe dois (30,01 a 50 cm de diâmetro) e os quadrados rosas epresentam a terceira classe de diâmetro (acima de 50,01 cm). Em "B" a cruz representa o primeiro grupo de densidade, ou seja, cada ponto representa uma família taxonômica com árvores apresentando densidade de madeira entre 0,09-0,55 g cm^{-3}, as esferas pretas a subgrupo intermediária de densidade (0,56 – 0,7 g cm^{-3}) e os quadrados rosas representam a terceira subgrupo, ou seja, árvores com densidade acima de 0,71 g cm^{-3}. Em "C" a cruz representa árvores com copa muito iluminada, ou seja, cada ponto representa uma família taxonômica com árvores consideradas IIC1, as esferas pretas representam a segunda subgrupo, ou seja, árvores parcialmente sobreadas em algum momento do dia (IIC2) e os quadrados rosas representam famílias com árvores bastante sombreadas ao longo do dia (IIC3). Em "D" ordenação de nove famílias botânicas recorrentes nos três níveis altitudinais com pelo menos 10 indivíduos amostrados com bandas dendrométricas em cada família.

3.3.4 Produção de Serapilheira

A estimativa da produção anual de serapilheira variou significativamente ao longo do gradiente estudado (p=0,008), sendo que a comunidade localizada no núcleo Picinguaba produziu, em média, o maior valor registrado (5,7 Mg ha^{-1} ano^{-1}), seguido pela comunidade encontrada na região da fazenda Capricórnio (4,5 Mg ha^{-1} ano^{-1}) e por fim a comunidade do núcleo Santa Virgínia (4,4 Mg ha^{-1} ano^{-1}) (Figura 3.15, A). O menor valor de serapilheira registrado no núcleo Picinguaba foi referente ao mês de junho/13 (182,8 kg ha^{-1} $mês^{-1}$) e o maior em dezembro de 2012 (813,4 kg ha^{-1} $mês^{-1}$). Na fazenda Capricórnio o menor valor foi

encontrado no mês de agosto de 2013 (112,4 kg ha^{-1} $mês^{-1}$) e o maior em março de 2013 (675 kg ha^{-1} $mês^{-1}$) e em Santa Virgínia, a menor produção de material decíduo ocorreu em maio/13 (202,3 kg ha^{-1} $mês^{-1}$) e o maior valor registrado ocorreu em dezembro de 2012 (635,2 kg ha^{-1} $mês^{-1}$), conforme mostra a Figura 3.15, B.

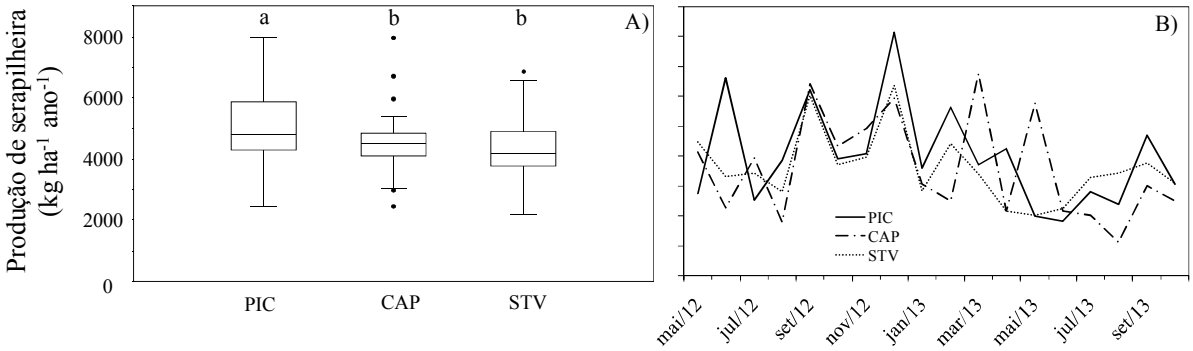


Figura 3.15. Produção anual de serapilheira nas três cotas altitudinais ao longo do gradiente (A) e variação mensal na produção total de serapilheira (B) no núcleo Picinguaba (linha preta contínua), na Fazenda Capricórnio (linha tracejada) e no núcleo Santa Virgínia (linha pontilhada).

A fração mais representativa na composição da serapilheira produzida foi composta pelas folhas com 73% no PIC, 76% em CAP e 75% em STV (Figura 3.16). A fração galhos foi a segunda maior com valores entre 17 e 20% nas três áreas de estudo. Nem partes reprodutivas e nem miscelânea variaram em termos de porcentagem ao longo do gradiente (6 e 1%, respectivamente).

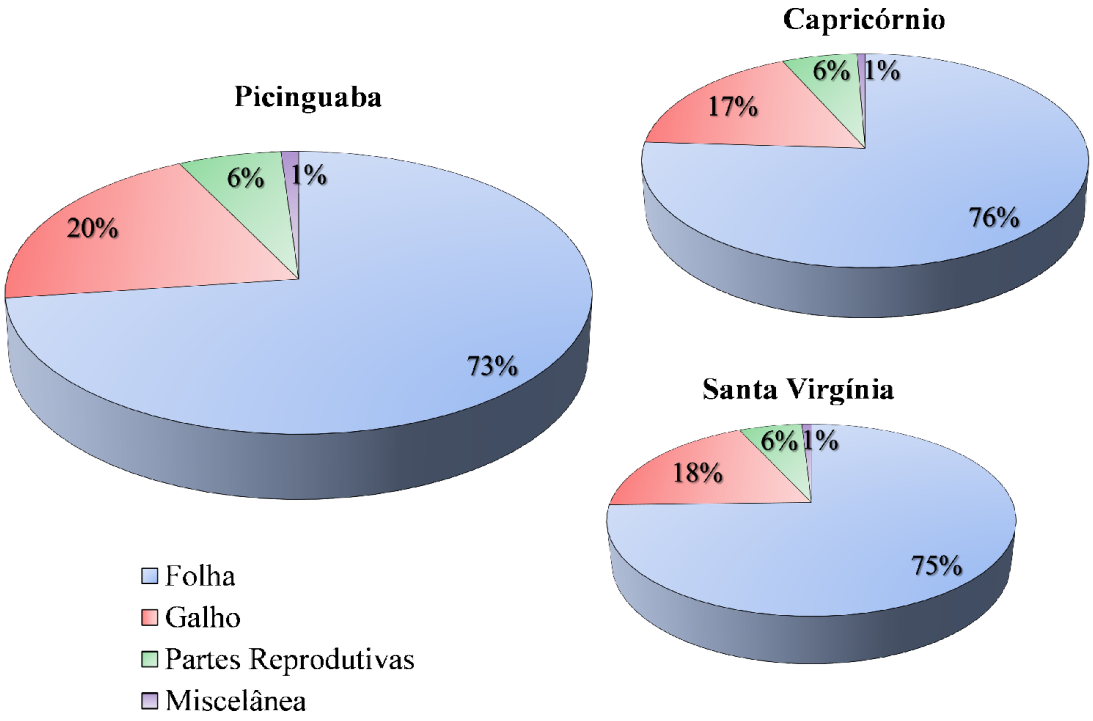


Figura 3.16. Distribuição das frações constituintes da serapilheira ao longo do gradiente altitudinal estudado da Floresta Atlântica. As diferentes proporções de tamanho da imagem indicam genericamente os locais com maior produção de serapilheira.

A fração foliar apresentou perfil semelhante em sua produção ao longo do ano nas três diferentes cotas altitudinais, sendo que o período que compreende os meses de setembro e fevereiro foram os que apresentaram a maior quantidade de queda de folhas das árvores (Figura 3.17). Deve-se considerar que nas três áreas de estudo a fração folha apresentou flutuação semelhante ao longo dos meses. A fração galhos variou sem apresentar um perfil definido em relação às estações do ano. No núcleo Picinguaba, observou-se maior produção desta fração em junho de 2012 (202,2 kg ha^{-1} $mês^{-1}$), sendo que na fazenda Capricórnio a maior produção ocorreu em março de 2013 (255,5 kg ha^{-1} $mês^{-1}$). No núcleo Santa Virgínia esta fração apresentou maior produção entre os meses de novembro de 2012 a março 2013. A fração de partes reprodutivas apresentou perfil semelhante em sua produção ao longo do gradiente altitudinal, sendo os meses que compreende o período entre novembro a fevereiro os que apresentaram a maior produção. Em geral, os maiores valores encontrados ocorreram em torno de 50 a 70 kg ha^{-1} $mês^{-1}$. A comunidade do núcleo Picinguaba apresentou grande produção desta fração em junho de 2012 (87,4 kg ha^{-1} $mês^{-1}$). A última fração avaliada foi a miscelânea que apresentou baixos valores ao longo do ano, exceto no mês de setembro de 2012 (Figura 3.17).

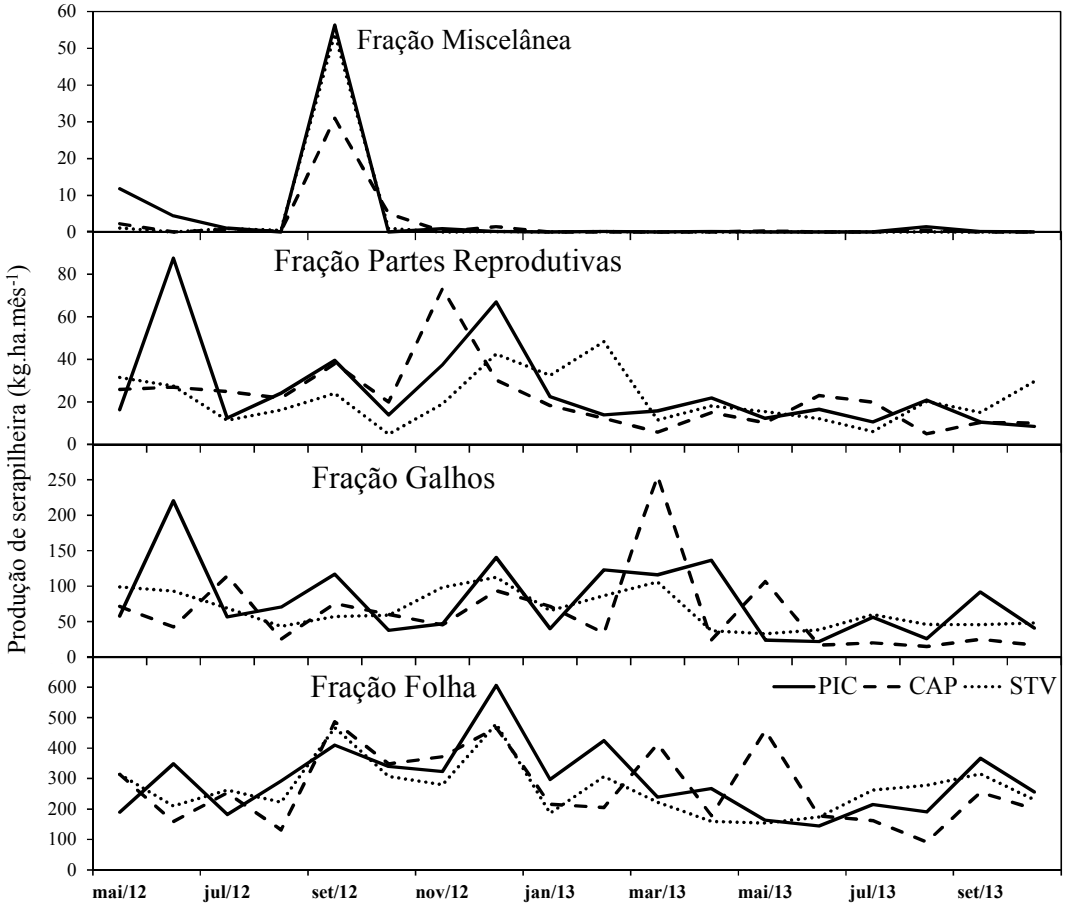


Figura 3.17. Variação mensal na produção das frações de serapilheira ao longo do gradiente altitudinal. Linhas contínuas (Picinguaba), tracejadas (Capricórnio) e pontilhadas (Santa Virgínia) representam diferentes sítios de estudo. Em A) fração folhas, em B) fração galhos, em C) fração partes reprodutivas e em D) fração miscelânea ao longo de 18 meses de estudo.

As variáveis ambientais mais fortemente correlacionadas com a produção total de serapilheira no núcleo Picinguaba, em ordem crescente de magnitude, foram temperatura máxima (+), temperatura média (+), temperatura mínima (+) e umidade relativa do ar (-). Na região da Fazenda capricórnio a produção total de serapilheira não apresentou correlação significativa ao nível de 5% com nenhuma variável meteorológica avaliada (Figura 3.18). No núcleo Santa Virgínia observou-se que a variável mais importante na produção total do material decíduo foi temperatura máxima (+).

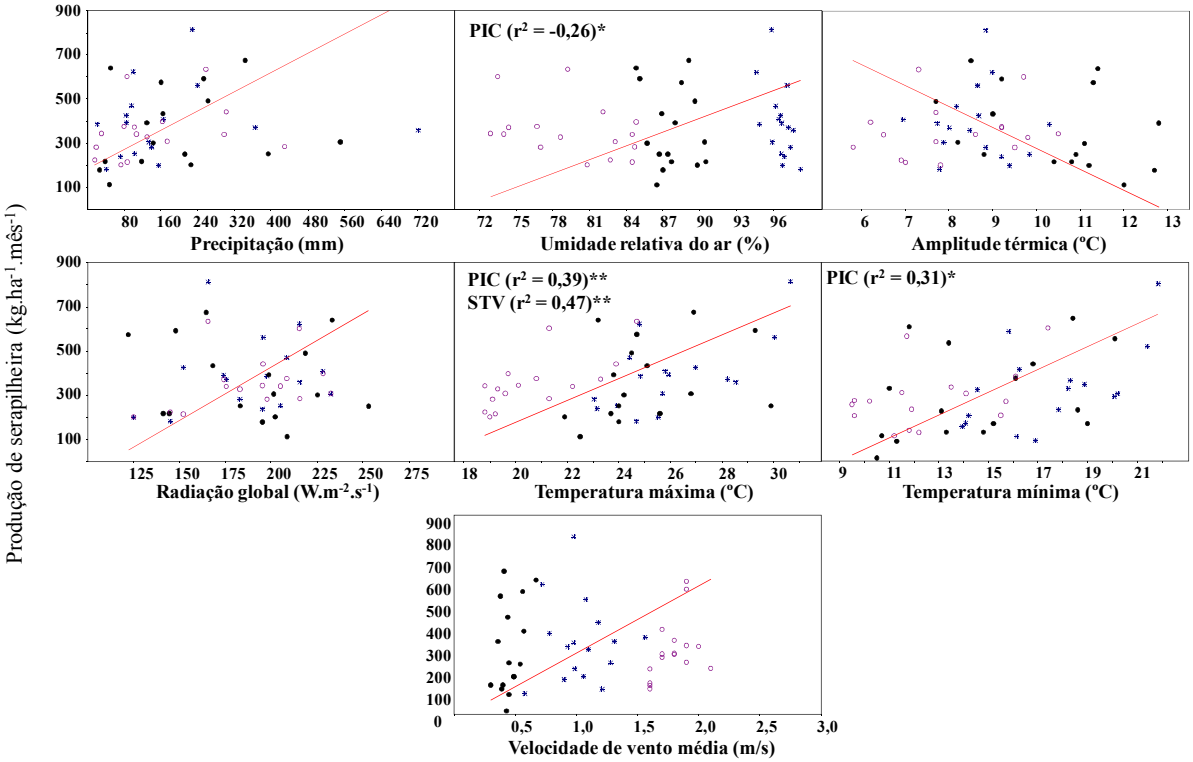


Figura 3.18. Regressões lineares entre produção de serapilheira (kg.ha^{-1}.mês^{-1}) e variáveis meteorológicas nas três fitofisionomias. Asteriscos representam FODTB (Picinguaba), pontos pretos FODSM (Capricórnio) e círculos vazios representam FODM (Santa Virgínia). * $p \leq 0,05$; ** $p \leq 0,01$ e *** $p \leq 0,001$.

Ao correlacionar o IDA da comunidade com a produção total de serapilheira não foi observado nenhum valor significativo para PIC e STV ($r = 0,04$; $p = 0,88$; $r = 0,22$; $p = 0,48$, respectivamente), ao passo que CAP foi a região que apresentou correlação positiva entre produção de material decíduo e crescimento diamétrico das árvores ($r = 0,6$; $p = 0,02$) (Figura 3.19).

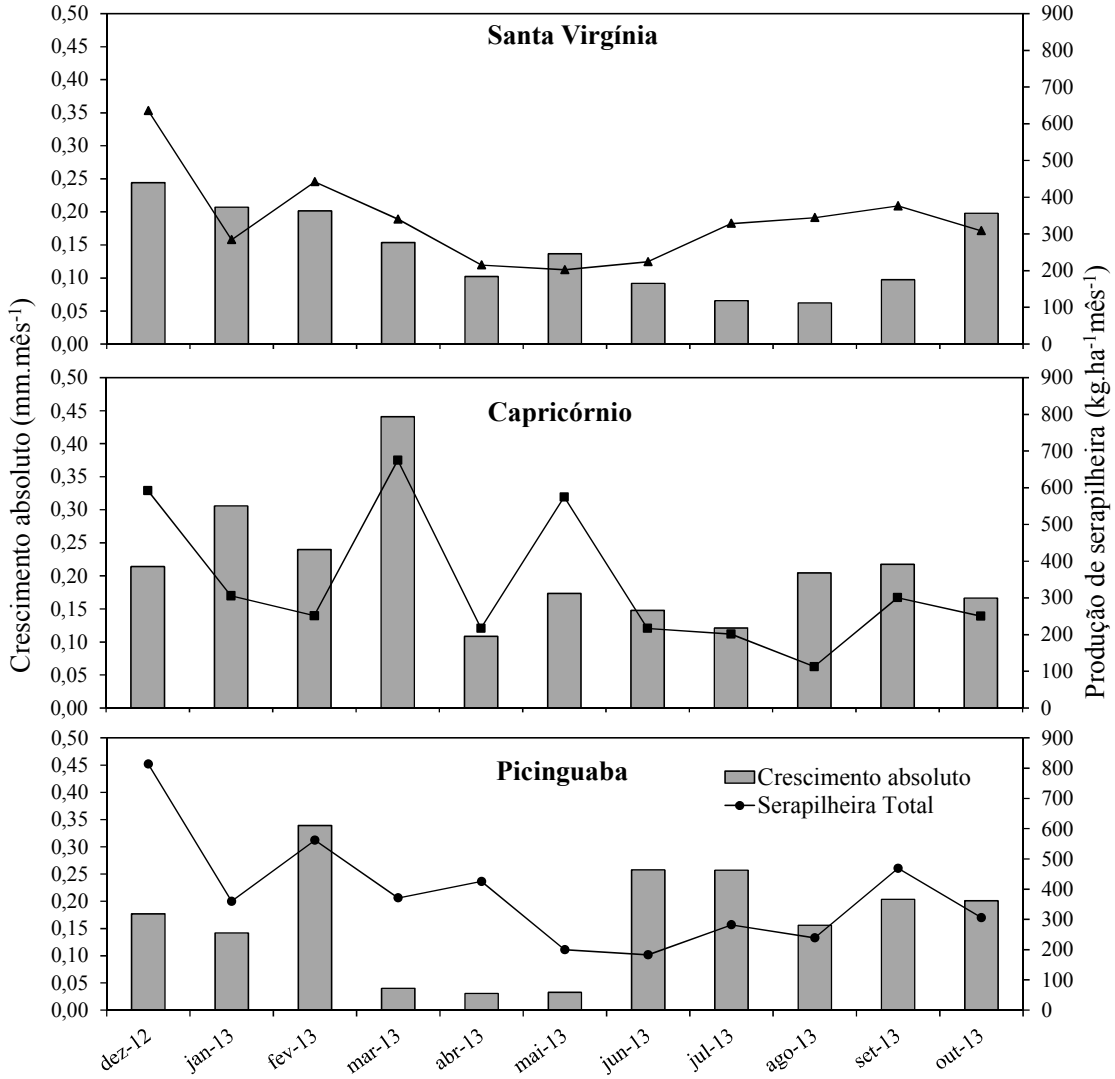


Figura 3.19. Variação na produção de serapilheira total e incrementodiamétrico arbóreo nas três altitudes. As barras representam o valor médio de crescimento arbóreo e as linhas a produção de serapilheira total ao longo do estudo.

3.4 Discussão

3.4.1 Variáveis ambientais

Os fatores meteorológicos variaram ao longo do gradiente altitudinal durante o período de estudo. Em relação às variáveis climáticas relacionadas à disponibilidade hídrica, notou-se que precipitação, excesso hídrico e evapotranspiração potencial foram maiores na região da fazenda Capricórnio do que nos outros sítios, além do balanço hídrico mensal ter destacado maior período com deficiência hídrica em Picinguaba. Para destacar a periodicidade da precipitação pluviométrica em relação ao crescimento diamétrico, decidiu-se

neste estudo também efetuar o balanço hídrico decendial, justamente para poder inferir com mais propriedade sobre a interferência da água na aquisição de biomassa e consequente crescimento diamétrico. Em geral, Santa Virgínia foi o local que apresentou a menor deficiência de água no compartimento edáfico ao longo deste estudo, reportado tanto no balanço hídrico mensal, quanto decendial.

Em geral, estes resultados seguem tendência de diminuição de precipitação pluviométrica ao longo do gradiente, conforme descrito em Sousa-Neto et al. (2011), na qual mostrou média histórica de aproximadamente 3000 mm há 220 metros de altitude com diminuição para 2300 mm há 1000 metros acima do nível do mar. Na região de Picinguaba, Scaranello (2010) encontrou valores de precipitação abaixo da média histórica registrados em 2235 mm e 2118 mm para os anos de 2006 e 2007, respectivamente. Neste estudo, a deficiência hídrica foi mais acentuada na região de Picinguaba, seguida por Capricórnio e Santa Virgínia. Isso mostra que a cota altitudinal mais baixa esteve mais vulnerável em relação ao estoque de água durante o período observado.

As variáveis de temperatura (máxima, mínima) seguiram tendência esperada para o gradiente, sendo que em altitudes mais baixas a temperatura foi mais elevada do que nas mais elevadas. A velocidade de vento média foi mais alta em Santa Virgínia, o que pode ter favorecido ainda mais o processo de transpiração por parte das plantas.

3.4.2 Crescimento da comunidade arbórea

Em média, as árvores amostradas no Picinguaba apresentaram incremento diamétrico arbóreo absoluto anual de 2,04 mm, sendo que em Capricórnio este valor foi de aproximadamente 2,5 mm e em Santa Virgínia de 1,7 mm. Os valores médios e medianos de incremento absoluto e relativo foram mais altos nos indivíduos amostrados na fazenda Capricórnio. Gliniars et al. (2013) encontraram valores médios de incremento diamétrico arbóreo em uma floresta tropical do Quênia semelhante ao deste estudo, sendo que para os grupos sucessionais pioneiras, intermediárias e tardias os autores reportaram 2,75; 2,08 e 1,89 $mm.ano^{-1}$, respectivamente. Vieira et al. (2004) reportaram valores médios de incremento diamétrico arbóreo de 1,7; 3,9 e 3,1 mm ano^{-1} num estudo em três florestas tropicais Amazônicas (Manaus-AM, Rio Branco-AC e Santarém-PA, respectivamente). Estes autores encontraram em média valores mínimos de -0,4; -9,7 e -3,9 mm ano^{-1} e máximos de 9,0; 47,0 e 27,7 mm ano^{-1}, respectivamente. Silva et al. (2002), numa floresta tropical a 90 km a norte

de Manaus, mostraram valores médios de incremento diamétrico arbóreo de 1,64 mm ano^{-1}, sendo que os valores mínimos encontrados foram de -0,41 $mm.ano^{-1}$ e máximo de 11,41 $mm.ano^{-1}$. O'Brien et al., (2008) mostraram que o crescimento das espécies estudadas numa floresta tropical na Costa Rica variaram entre aproximadamente 2 e 11 mm ano^{-1}. Assim, os valores encontrados neste estudo estão dentro do esperado para florestas tropicais.

A Figura 3.7 mostrou que Capricórnio foi o local onde os indivíduos amostrados apresentaram o maior valor de IDA absoluto e relativo ao longo do gradiente, seguido pela comunidade de Picinguaba e Santa Virgínia. Apesar do solo ao longo do gradiente (Cambissolo Háplico distrófico típico) ser raso e bem drenado, existe algumas particularidades em determinados locais. Martins (2010) fez um estudo do compartimento edáfico nas mesmas parcelas deste estudo emostrou que há maior estoque de alguns macronutrientes (Ca, Mg, Na, S e K) nas cotas intermediárias do gradiente, além deste nível intermediário de altitude apresentar a maior CTC do solo. No entanto, a autora destaca que em todas as parcelas estudadas a porcentagem de saturação de bases (V%) foi baixa em relação a CTC do solo.

Apesar de não ter ocorrido uma estação seca pronunciada em Picinguaba, nota-se que a deficiência hídrica nesta fitofisionomia foi acentuadamente maior do que em Capricórnio e Santa Virgínia, com menor capacidade de água disponível no soloao longo do ano (Figura 3.6). Isto pode ter interferido na absorção de nutrientes do solo a partir das camadas superficiais quando comparadas as parcelas de CAP e STV. Metcalfe et al. (2008) observaram que a biomassa de raiz de superfície e a absorção de nutrientes foram mais baixos em solos com menor disponibilidade de água em Caxiuanã, PA.

Alves et al. (2010) reportaram a relação entre densidade de caules e altitude ao longo deste gradiente altitudinal, sendo que as cotas mais baixas do gradiente apresentaram menores valores de densidade, porém Alves et al. (2012) destacaram que nesta parte do gradiente há maior densidade de lianas quando comparadas às cotas intermediária e mais altas. Esta forma de vida apresenta grande vantagem de crescimento quando comparadas às árvores, sendo assim ótimas competidoras por recursos (PHILLIPS et al., 2002b). A abundância de lianas em parte da floresta Atlântica (ALVES et al., 2012) pode ser justificada por esta forma de vida não apresentar grande investimento na construção de tecidos de sustentação para o seu próprio corpo e apresentar boa condutividade hidráulica (SCHNITZER; BONGERS, 2011). Assim, pode-se esperar que os indivíduos amostrados em Picinguaba estivessem competindo por luz e outros recursos com as lianas em maior intensidade do que em Capricórnio. Feeley et al.

(2007) reportaram redução de crescimento diamétrico arbóreo em duas florestas tropicais, uma no Panamá e outra na Malásia, provavelmente associadas a abundância de lianas que haviam na região, uma vez que estas plantas são potenciais competidoras por luz, água e nutrientes.

Outro ponto de relevância na comparação do crescimento diamétrico arbóreo dos indivíduos amostrados do PIC e CAP ao longo deste estudo é em relação à topografia do terreno (KARIUKI et al., 2006), que pode influenciar em padrões de desenvolvimento arbóreo, uma vez que a distribuição vertical da luz pode ser assimétrica (KOHYAMA; HARA, 1989; SCARANELLO et al., 2012). Assim, pode-se esperar que em terrenos mais íngremes, as plantas tendam a crescer mais em busca de luz, principalmente aquelas que ainda não alcançaram uma boa exposição da copa a radiação solar direta (ALVES et al., 2010).

Apesar de ter uma densidade de lianas mais baixa do que nos outros sítios estudados, a comunidade do STV apresentou o menor perfil de incremento diamétrico arbóreo do gradiente, o que poderia ser justificado pelo fato da comunidade já apresentar maior quantidade de biomassa arbórea (ALVES et al., 2010). Além disto, um outrofator seria em relação à formação de neblina que ocorre ao longo do ano impedindo a passagem da luz direta para as folhas das árvores fazerem fotossíntese (MONTEITH; UNSWORTH, 1990, GRAHAN et al., 2003), além da persistência das folhas molhadas que podem induzir uma situação crônica de redução no processo fotossintético (ISHIBASHI; TERASHIMA, 1995; LETTS; MULLIGAN, 2005). Porém, neste estudo não se encontrou relações significativas entre radiação solar e crescimento arbóreo nas cotas altitudinais mais elevadas.

O decréscimo da temperatura é outro fator muito importante que poderia desfavorecer a otimização do processo fotossintético (RAICH et al., 2006) das árvores do STV quando comparadas às comunidades do CAP e PIC. Neste trabalho se observou que a temperatura média em Santa Virgínia foi menor do que em Picinguaba um pouco mais baixa do que em Capricórnio. Outro atributo a ser considerado pode ser a transpiração noturna, na qual tem a capacidade de promover o transporte de nutrientes e carboidratos no corpo da planta. Rosado et al. (2012) mostraram haver menor condutância estomática noturna em STV do que em PIC, provavelmente relacionada a maior eficiência no uso da água e menor condutância estomática diurna. Assim, torna-se provável que em Picinguaba as plantas sejam beneficiadas em termos de transporte de nutrientes e distribuição de carboidratos no período noturno quando comparadas as plantas de Santa Virgínia.

Observou-se que o incremento diamétrico arbóreo dos indivíduos amostrados na comunidade do Picinguaba não foi correlacionado significativamente com nenhuma variável meteorológica ao longo do ano de estudo. Na região da fazenda Capricórnio, as árvores amostradas apresentaram relações significativas e positivas com temperatura mínima e precipitação e negativamente com amplitude térmica. Este fato demonstra que estes atributos importantes para a fotossíntese devem operar de forma positiva no ganho de biomassa e IDA. Na comunidade do núcleo Santa Virgínia observou-se que precipitação, temperatura (máxima, mínima) e velocidade de vento média operaram de forma positiva no incremento diamétrico arbóreo dos indivíduos amostrados.

Ao contrário do que alguns trabalhos mostram para a região Amazônica (CLARK et al., 2003; RICE et al., 2004), o aumento nos valores de temperatura interferiram de forma positiva no incremento diamétrico arbóreo dos indivíduos nas cotas intermediárias e mais altas, ou seja, parece ter ocorrido um favorecimento e otimização do processo fotossintético, além de considerar que o aumento da temperatura mínima também pode funcionar como um mecanismo que minimiza o efeito da amplitude térmica. Estes resultados indicam a heterogeneidade de respostas de comunidades arbóreas em florestas tropicais, fato que exige cuidado em extrapolações e comparações de padrões. As relações encontradas com temperatura mínima neste estudo estão de acordo com os achados de Rowland et al. (2014) que desenvolveram um estudo de cinco anos numa floresta tropical no Peru. Assim, a temperatura mínima neste trabalho apresentou relação positiva com o crescimento arbóreo em CAP e STV. Porém, deve-se ressaltar que estudo em série temporal maior deve ser feito, principalmente em Picinguaba, onde a temperatura pode apresentar influência negativa, uma vez que nesta parte do gradiente este fator climático é mais elevado do que nos outros sítios. Clark, Clark e Oberbauer (2010) mostraram que os valores de temperatura mínima foram inversamente correlacionados ao crescimento diamétrico das árvores numa floresta tropical na Costa Rica. Os autores atribuíram tal redução ao aumento da respiração noturna. Feeley et al. (2007) também observaram relação inversa entre crescimento arbóreo e temperatura mínima em duas florestas tropicais, sendo uma no Panamá e outra na Malásia. Os autores mencionaram que estas implicações no aumento da temperatura apresentam relações diretas com a produção de madeira e taxas de mortalidade, principalmente por estarem relacionadas a um aumento na duração das estações secas. Gliniars et al. (2013) estudaram durante sete anos o crescimento diamétrico arbóreo numa floresta tropical no Quênia e constataram relação negativa entre crescimento arbóreo e temperatura máxima, que por sua vez não foi

correlacionado a quantidade de chuvas. Os autores explicaram que, provavelmente, a comunidade vegetal estivesse fora do seu ótimo de temperatura para realizar fotossíntese, além de provavelmente ter sofrido efeitos deletérios nas trocas gasosas, nas quais podem afetar a captura de CO_2 (DOUGHTY; GOLDEN, 2008).

Assim, pode-se considerar que a variação da temperatura entre as cotas altitudinais pode ser um fator importante na aquisição de carbono (WAIDE; ZIMMERMAM; SCATENA, 1998). Raich et al. (2005) encontraram maior produtividade primária com o aumento da temperatura ao longo de um gradiente altitudinal em Mauna Loa, Hawaii. Considerando que a produtividade primária líquida de uma comunidade é uma relação entre ganho (produtividade primária bruta) e perda de carbono (respiração), locais que apresentam maior produtividade normalmente apresentam grande aquisição de carbono via crescimento diamétrico e acúmulo de biomassa. Van de Weg et al. (2014) mostraram variação na produtividade primária bruta numa floresta tropical montana no Peru decorrente principalmente da variação na temperatura e não do estresse hídrico promovido pela estação seca. Estes autores ainda citaram o efeito da radiação fotossisnteticamente ativa (PAR) ao longo do gradiente no modelo desenvolvido. Girardim et al. (2010) mostraram produtividade média anual de biomassa acima do solo quase quatro vezes maior numa altitude de 220 metros acima do nível do mar do que numa altitude de 2020 metros, numa floresta tropical no Peru. Dentre diversos fatores climáticos, como variação na precipitação, os autores mostraram a interferência direta da temperatura na produtividade encontrada.

3.4.3 Incremento diamétrico arbóreo em subgrupos estruturais e funcionais

3.4.3.1 Classes de diâmetro

Em geral, não houve distinção evidente em termos de incremento diamétrico arbóreo absoluto ao longo das diferentes classes de tamanho, porém em termos relativos notou-se que árvores mais grossas cresceram proporcionalmente menos. Em Picinguaba e Santa Virgínia houve uma tendência linear de incremento diamétrico arbóreo conforme se aumentava a classe de diâmetro dos indivíduos amostrados. Esta tendência foi completamente invertida em termos relativos. Ao se analisar os dados de incremento relativo, notou-se que nas três cotas altitudinais as classes de diâmetro menores (C1) foram as que mais cresceram, sendo seguidas pelas classes C2, C3 e por fim C4. Pode ser que a altura média dos indivíduos em Capricórnio

e Santa Virgínia apresente relação com a determinação de IDA em diferentes classes de tamanho, pois nestas duas cotas altitudinais Scaranello et al. (2012) observaram diminuição no tamanho médio dos indivíduos quando comparados aos de Picinguaba.

Normalmente, árvores grossas apresentam boa exposição da copa à luz (HUBBEL et al., 1999), o que as favorecem em termos de fotossíntese e assimilação de carbono, além de considerar que árvores mais grossas conseguem sustentar copas maiores, ou seja, com maior capacidade para fixação de carbono. Isso poderia explicar casos em que o incremento absoluto de árvores mais grossas sobrepõe o de árvores mais finas. No entanto, cabe ressaltar que o maior IDA relativo em árvores mais finas é uma relação que poderia ser esperada para a Mata Atlântica, uma vez que a distância entre copas emergentes e de sub-bosque não é muito grande, o que facilita a maior quantidade de energia recebida pelas copas de estratos inferiores da floresta. Esta diferença de estrutura entre a parte da floresta Atlântica estudada neste trabalho e outras florestas tropicais é mais bem discutida em Alves et al. (2010) e Scaranello et al. (2012). Conforme dito anteriormente, deve-se considerar que a topografia íngreme de algumas parcelas estudadas cria um espaço tridimensional que pode aumentar a área de luminosidade horizontal, fato que favorece ainda mais a penetração de luz na copa das árvores.

Vieira et al. (2004) mostraram que árvores mais grossas apresentaram maior crescimento absoluto e relativo em três florestas tropicais na Amazônia, sendo que árvores com mais de 50 cm de diâmetro foram as que cresceram mais durante o período de estudo. Rowland et al. (2014) também observaram numa floresta tropical da Amazônia Peruana maior acúmulo de incremento de biomassa nas árvores mais grossas (> 40 cm DAP). Silva et al. (2002) mostraram que árvores acima de 50 cm de diâmetro também foram as que mais cresceram quando comparadas às classes menores e uma das explicações dos autores foi baseada no trabalho de Felippe (1979), que diz que uma vez que o indivíduo se estabiliza num local, o direcionamento da energia segue vias de acúmulo de biomassa caulinar e radicular.

No entanto, cabe ressaltar que a área deste estudo se encontra numa transição de clima tropical-subtropical, o que caracteriza menor entrada de energia e temperaturas mais baixas, explicando assim a alta taxa de incremento diamétrico de árvores de grande porte em baixas latitudes. Outro fator que pode agir nesta taxa de incremento das árvores mais grossas é que os solos desta parte da Floresta Atlântica são mais pobres do que os da Amazônia, principalmente em relação à Amazônia ocidental. Baker, Swaine e Burslem (2003) destacam que a relação entre diferentes recursos pode interferir na taxa de crescimento arbóreo em

florestas tropicais e que tal relação pode variar espacialmente. Assim, pode-se supor que a menor entrada de energia e disponibilidade de nutrientes do solo podem favorecer árvores de menores diâmetros quando comparadas às árvores mais grossas.

A taxa de incremento diamétrico dentro da classe de tamanho também pode estar relacionada à idade da árvore. Vieira et al. (2005) estimaram por meio de radiocarbono que algumas árvores velhas e finas de três regiões da Amazônia cresciam mais lentamente do que árvores mais novas. Apesar de se tratar de regiões tropicais, a estrutura entre as duas florestas são bem distintas e fatores ontogenéticos nos indivíduos da Mata Atlântica podem ser diferentes ao de florestas da Amazônia.

Analisando os dados de Brown e Iverson (1992), Clark e Clark (1996) reportaram que a biomassa de apenas uma árvore de 150 cm de diâmetro se equivaleria à biomassa de aproximadamente 607 árvores de 10 cm de diâmetro. Estes números reforçam ainda mais a necessidade de se estudar a dinâmica de crescimento arbóreo em florestas tropicais, principalmente em árvores grandes, uma vez que elas são importantes reservatórios de carbono.

As regressões lineares realizadas para estes subgrupos de classe de DAP mostraram que temperatura e precipitaçãoforam atributos importantes na determinação do incremento diamétrico arbóreo e que ocorrendo concomitantemente estas variáveis ambientais tendem a promover o desenvolvimento das árvores, porém, futuros cenários de extremos climáticos com aumento da temperatura e diminuição da precipitação podem alterar esta tendência (BRANDO et al., 2008, CHAGAS et al., 2012). Assim, estes resultados mostram tendências evidentes de variação entre o crescimento absoluto e relativo de árvores finas e grossas, o que serve como importante ferramenta para o plano de manejo do parque ou programas de corte seletivo de algumas áreas com características estruturais e climáticas semelhantes a do PESM.

3.4.3.2Densidade de madeira

Em Picinguaba e Santa Virgínia as árvores com menores densidades de madeira tiveram taxa de incremento diamétrico arbóreo maior do que os indíviduos com maiores valores de densidade de madeira, sendo que esta tendência sofreu fraca inversão ao se analisar os dados relativos obtidos. Porém em Capricórnio notou-se que árvores com densidades de madeira intermediárias apresentaram maior IDA absoluto, sendo que em termos relativos árvores com menores densidades obtiveram maiores taxas de IDA. Segundo

Muller-Landau (2004) variações na densidade da madeira estão intimamente relacionadas a variações na taxa de incremento diamétrico e capacidade hidráulica de árvores em florestas tropicais.

Como mencionado anteriormente, a maior densidade de lianas no PIC pode promover uma situação de competição mais acirrada por luz do que em CAP e STV. Assim, pode-se supor que árvores com maiores densidades de madeira estejam crescendo mais devido a maior investimento em suporte mecânico a fim de alcançarem maior exposição à luz com grande copa (SWENSON; ENQUIST, 2007), uma vez que alguns autores encontraram correlações importantes entre densidade de madeira e luminosidade (FALSTER, 2006; KING et al., 2006). Poorter (2006), em um estudo numa floresta tropical da Bolívia sugeriu que árvores com baixa densidade de madeira apresentavam alto investimento na construção de copas horizontais, o que conduzia tais árvores a construírem copas mais estreitas. Nascimento et al. (2005) estudaram os estágios de vida e a demografia de uma comunidade arbórea próximo a Manaus, AM e encontraram relação inversa entre densidade de madeira e medidas de crescimento diamétrico em 24 parcelas de um hectare, fato que opõe aos resultados encontrados em PIC.

Uma característica importante sobre a densidade de madeira em árvores de regiões tropicais é a sua relação entre segurança e eficiência do transporte hídrico. Segundo Swenson e Enquist (2007) árvores com menores densidades de madeira tendem a ter maior eficiência hidráulica. As correlações significativas entre os indivíduos amostrados e precipitação em CAP e STV indicam que a disponibilidade de água foi favorável a árvores com baixa densidade de madeira. O crescimento diamétrico dos indivíduos amostrados se correlacionou positivamente com temperatura e negativamente com amplitude térmica, o que evidencia o importante papel da temperatura no processo de ganho de biomassa. Esta variável do clima ganhou importância com o aumento da altitude, mostrando que em STV as variáveis: temperatura máxima, mínima e amplitude térmica foram correlacionadas ao crescimento em diâmetro das árvores.

Assim, estes resultados indicam que quando as árvores são organizadas em termos de densidade de madeira nas diferentes cotas altitudinais, elas apresentam estratégias ecológicas diferenciadas de crescimento diamétrico.

3.4.3.3Índice de iluminação de copa (IIC)

Levantou-se com este trabalho a hipótese de que árvores com maior exposição de copa a radiação solar direta (IIC1) apresentariam maior crescimento diamétrico absoluto. Porém, em Capricórnio as árvores do subgrupo IIC3 apresentaram maior crescimento anual absoluto e relativo (Figura 3.10, E e F).

Ao considerar isoladamente a importância da radiação solar como uma das principais variáveis que determina o incremento diamétrico arbóreo em Capricórnio, torna-se passível supor que os indivíduos com copas mais sombreadas estejam utilizando uma estratégia de crescimento mais acentuada devido a necessidade de expor a copa a maior quantidade de luz para otimizar o processo fotossintético, uma vez que tal exposição pode estar diretamente relacionada ao tamanho da árvore (POORTER et al., 2005). A exposição das folhas a maior quantidade de energia luminosa é uma característica que assegura maior quantidade de assimilados pela planta e maior segurança para eventos reprodutivos. Segundo Thomas (1996), muitas espécies arbóreas somente iniciam a reprodução quando alcançam a exposição da copa a luz, assim, pode ser que, para este ano de estudo em Capricórnio, os indivíduos amostrados no subgrupo IIC3 estivessem numa taxa média anual de crescimento maior devido a busca de mais luz para alcançarem a exposição da copa a luz e também o período reprodutivo. Outro fator a ser considerado em Capricórnio pode ser em relação à inclinação topográfica do terreno que provoca uma distribuição assimétrica da luz que entra pelo dossel das árvores (SCARANELLO et al., 2012), promovendo nas espécies com copas menos iluminadas uma estratégia de crescimento rápido. Saleska et al. (2006) mostraram aumento de 25% na capacidade fotossintética do dossel de uma comunidade na Floresta Nacional dos Tapajós, em Santarém, PA, durante a estação com maior luminosidade, destacando assim a importância da exposição a radiação solar para a produtividade.

Durante a ontogenia da planta diferentes estratégias de vida são utilizadas para se ter maior estabilização e persistência no ambiente (RICLKEFS, 2005). Assim, uma árvore mais velha pode naturalmente apresentar menor taxa de crescimento diamétrico. Apesar de não se ter a informação sobre a idade dos indivíduos amostrados, pode-se supor que em Capricórnio, um local que não apresenta muitas clareiras e consequentemente não apresenta árvores jovens com copas expostas a muita radiação solar (ALVES et al., 2012), os indivíduos com IIC1 sejam indivíduos mais velhos, fato que poderia explicar menor taxa de crescimento quando comparadas aos outros subgrupos.

Deve-se considerar que a trajetória para se alcançar a luz é um mecanismo que visa maior estabilidade do indivíduo no ambiente. Segundo Poorter et al. (2005) as árvores podem crescer, alcançar a maturidade e em seguida serem cobertas por espécies pioneiras, o que alteraria a sua taxa de crescimento, sendo que ao retornar a uma condição de maior disponibilidade de luz, tais indivíduos poderiam novamente aumentar a taxa de incremento diamétrico. Desta forma, pode ser que em Picinguaba esta estratégia esteja sendo utilizada pelos indivíduos amostrados com IIC2, uma vez que a região é a que apresenta a maior área de clareiras do gradiente (ALVES et al., 2010).

O que pode explicar a semelhança do perfil de incremento diamétrico arbóreo absoluto anual ocorrido em Picinguaba nos diferentes subgrupos funcionais de índice de iluminação de copa é que árvores amostradas no IIC1 seriam aquelas que apresentam condições mais favoráveis de luminosidade e consequentemente de fixação de carbono, o que a priorizaria em termos reprodutivos, alocando menor carbono em crescimento somático.

3.4.4 Ordenação dos subgrupos estruturais e funcionais

A análise NMDS mostrou que houve agrupamento dos indivíduos dentro dos subgrupos de classes de tamanho. Isto subsidia a ideia de que a classe de diâmetro dos indivíduos é mais importante do que o nível de altitude em que eles se encontram na definição do perfil de incremento diamétrico arbóreo. Isto é particularmente importante ao se pensar no plano de manejo do parque ou de áreas de Mata Atlântica num possível cenário de alterações climáticas, na qual espécies arbóreas poderão apresentar variação de ocorrência em determinados habitats.

Ao ser organizado por densidade de madeira, a NMDS não evidenciou nenhuma tendência nos indivíduos amostrados. Porém, em relação ao índice de iluminação de copa foi observado um agrupamento das unidades amostrais equivalentes aos subgrupos funcionais (IIC 1, 2 e 3), seguindo mesma tendência do encontrado para os subgrupos de classes de diâmetro. Árvores mais grossas normalmente são mais altas e isso reflete na maior exposição da copa a luminosidade, porém, em muitos casos árvores baixas podem apresentar copas muito iluminadas, dependendo do posicionamento em que a árvore se encontra (próximo ou não a clareiras ou riachos) ou da topografia do terreno. Assim, é possível que haja certo grau de sobreposição na análise destes dois grupos eleitos. Segundo King et al. (2005) dentro

de uma determinada classe de tamanho de árvores o crescimento é proporcional a interceptação da luz e a densidade de madeira. Assim, muito da variabilidade de crescimento diamétrico encontrada neste estudo pode decorrer da combinação destes fatores.

Por outro lado, ao analisar as famílias botânicas recorrentes nas três cotas altitudinais observou-se que alguns táxons tenderam a se aproximar na ordenação mostrando que independente do nível altitudinal houve semelhança em termos de perfil de crescimento. As famílias que mais se aproximaram foram Euphorbiaceae, Meliaceae, Rubiaceae, Myrtaceae e Monimiaceae (Figura 3.12). Segundo Swenson e Enquist (2007) algumas famílias podem ter sofrido intensa diversificação em termos de densidade da madeira em suas linhagens filogenéticas, sob diferentes pressões seletivas e processos estocásticos, dentre as quais se enquadram Fabaceae e outros grupos do clado das Eurosideas I (CHAVE et al., 2006). Isto pode explicar maior adaptabilidade das plantas desta família em diferentes condições climáticas e/ou microclimáticas. Este resultado reforça a ideia de que caso os grupos taxonômicos (principalmente em nível de família) sofram alterações de habitat numa situação futura, alguns grupos poderão ter mais sucesso do que outros nos novos habitats.

Assis et al. (2011) mostraram que as famílias Myrtaceae e Rubiaceae foram as que mais se destacaram em termos de riqueza de espécies nas mesmas parcelas de Picinguaba deste trabalho. Ramos et al. (2011) fizeram um estudo do componente arbóreo na região da Fazenda Capricórnio e amostraram 50 famílias botânicas. Os autores encontraram maior riqueza nas famílias Myrtaceae, Rubiaceae, Fabaceae, dentre outras. Joly et al. (2012) mostraram que as famílias com maior número de espécies em Santa Virgínia foram Myrtaceae, Rubiaceae, Monimiaceae, Fabaceae e Lauraceae, sendo que na cota intermediária os autores destacaram um pico de diversidade e riqueza. Alguns autores destacam que a riqueza pode indicar que as variáveis ambientais condicionantes do nicho estejam numa amplitude favorável (BROWN; LIMOLINO, 2006), o que pode favorecer a sua estabilidade no local, que é caracterizada primeiramente por uma boa taxa de incremento e posteriormente por uma boa manutenção nos eventos reprodutivos, destacando assim o maior incremento diamétrico arbóreo encontrado em Capricórnio.

3.4.5 Produção de serapilheira

A produção de serapilheira apresentou diferenças significativas ao longo das cotas altitudinais, sendo que em Picinguaba a produção do material decíduo foi maior (Figura 3.13, A), no entanto num trabalho pretérito não foram encontradas diferenças significativas na produção de serapilheira nestes mesmos níveis altitudinais com amostragens quinzenais, porém, a produção de serapilheira aportada em Picinguaba foi maior do que a encontrada neste estudo (SOUSA-NETO et al., 2011). Deve-se destacar que em três áreas topograficamente diferentes na Amazônia foram encontradas diferenças significativas, sendo que na área de vale a produção de serapilheira foi significativamente menor. Os autores mencionaram maior diferença no conteúdo de nitrogênio do solo e da razão C:N (LUIZÃO et al., 2004). Num estudo sobre o padrão de produção de serapilheira em florestas tropicais na América do Sul Chave et al. (2010) encontraram que em florestas de terras baixas e montana a produção média foi de 3,01 e 7,06 $Mg.ha.ano^{-1}$, respectivamente, sendo que estes valores estão dentro dos encontrados neste trabalho. Bray e Gorhans (1964) predizem por meio de modelo que a produtividade primária líquida é uma relação de quase três vezes a produção total da serapilheira. Estes achados subsidiam ainda mais a necessidade de se conhecer bem o perfil de produção de serapilheira de uma área de floresta tropical, cuja importância na ciclagem e no estoque de carbono tem sido amplamente reportada (CLARK et al., 2001; MALHI; MEIR; BROWN, 2002; VIEIRA et al., 2005; VIEIRA et al., 2008).

Ao longo do ano se observou maior contribuição do material aportado nos meses que compreendem o período com maior precipitação pluviométrica e temperatura, sendo que a fração folha foi a principal responsável por esta flutuação anual, pois ela representou em cada cota altitudinal uma proporção acima de 70% da composição total da serapilheira. Diversos trabalhos em florestas tropicais mostraram esta maior representatividade pelas folhas (DOMINGOS et al., 1997; PAULA et al., 2009; SILVA et al., 2009; SANCHES et al., 2009). As partes reprodutivas apresentaram maior produção nos meses de dezembro e janeiro. Isto provavelmente segue um padrão fenológico típico, na qual a partir de setembro as plantas começam a florescer e frutificar e depois de maduras caem. Isto pode ser uma resposta a maior condição de aporte hídrico e radiação solar que a época do ano oferece. Morelatto et al. (2000) desenvolveram um estudo sobre fenologia de espécies arbóreas em diferentes sítios da floresta Atlântica (sendo um deles em Picinguaba) e destacaram que a temperatura é um fator que se correlaciona positivamente com o florescimento e frutificação, o que reforça os

resultados encontrados neste estudo. Em um estudo sobre fenologia de palmeiras e árvores na Ilha do Cardoso, Mata Atlântica, os autores mostraram que *Euterpe edulis* apresentou maior taxa de frutificação entre fevereiro e junho e as árvores da comunidade arbórea entre dezembro e março, conforme os dados obtidos neste trabalho (CASTRO et al., 2012).

Na área de Picinguaba a produção de serapilheira foi correlacionada de forma significativa com temperatura e umidade relativa do ar. Em Capricórnio não foram encontradas relações significativas entre o material decíduo e as variáveis meteorológicas. Couto-Santos e Luizão (2012) também encontraram correlação positiva entre produção de serapilheira e velocidade de vento em um experimento na Amazônia central. Isto pode ser um efeito da ação mecânica sobre as folhas, uma vez que em florestas montanas tipicamente ocorrem rajadas de ventos (BRUIJNZEEL; VENEKLAAS, 1998). Cunha et al. (1993) encontraram dados indicando que a produção de serapilheira, em ambiente que não sofre restrições hídricas severas e nem tem extremos climáticos acentuados, aumenta conforme a precipitação e temperatura, ou seja, no final da estação seca e fria e início da úmida e quente. Isto, aliado a diversidade florística, permite que a floresta produza serapilheira durante todo o ano, embora após o inverno, com a retomada do crescimento, possa haver maior abscisão foliar como estratégia de renovação do folhedo. Porém, para tal afirmação seria necessário se conhecer o tempo médio de vida de uma folha na árvore, o que não foi feito neste estudo.

3.5 Conclusão

Os resultados encontrados mostraram que para este ano de análise, os indivíduos amostrados indicaram variação no perfil de crescimento arbóreo diamétrico ao longo do gradiente, sendo que as árvores amostradas na cota intermediária do gradiente (Capricórnio) foram as que apresentaram a maior taxa de crescimento anual. Diversos fatores podem ter influenciado esta diferença, dentre os quais se destacam o menor predomínio de lianas, quando comparada à comunidade de Picinguaba, a maior quantidade de água e nutrientes no solo e também maior quantidade de luz que alcança as copas das árvores devido a topografia inclinada do terreno.

Os indivíduos das três cotas altitudinais mostraram menor crescimento diamétrico no período do ano que ocorrem os menores índices de precipitação e temperatura. As relações positivas entre crescimento arbóreo, temperatura e precipitação encontrados em CAP e STV sugerem que estas variáveis climáticas são as mais importantes para o incremento diamétrico.

O fato de a amplitude térmica ter influenciado negativamente o crescimento arbóreo na cota intermediária e mais alta do gradiente pode destacar a importância da temperatura mínima nesta relação, uma vez que o seu aumento minimiza a intensidade da amplitude.

A organização das árvores em diferentes grupos funcionais evidenciou que classe de tamanho e índice de iluminação de copa foram bons preditores de incremento diamétrico arbóreo nesta parte da floresta Atalântica.

A produção de serapilheira mostrou perfil de aporte esperado para florestas tropicais com valores anuais dentro da média estimada para a América do Sul (CHAVE et al., 2010). O perfil de produção de material decíduo ao longo do gradiente sofreu interferência da temperatura, como se esperava no início do trabalho.

Para se conhecer o padrão e não somente o perfil de crescimento arbóreo desta região do PESM seria necessário alguns anos de monitoramento dos indivíduos amostrados, porém, este trabalho versa sobre um primeiro monitoramento nesta região do parque, sendo também o pioneiro em gradiente altitudinal na Floresta Atlântica.

4. INCREMENTO DIAMÉTRICO ARBÓREO E PRODUÇÃO DE SERAPILHEIRA NA AMAZÔNIA ORIENTAL: O PAPEL DOS GRUPOS FUNCIONAIS

Resumo

O crescimento arbóreo é uma variável biótica de grande importância na compreensão da dinâmica de comunidades arbóreas e pode servir como instrumento em estudos sobre modelagem biológica ou climática. Alguns modelos predizem anomalias climáticas mais recorrentes neste século, fato que pode alterar o funcionamento de florestas tropicais com sérias implicações estruturais e demográficas. Devido à alta diversidade biológica encontrada na Amazônia, a formação de grupos funcionais pode simplificar a análise de crescimento e fornecer respostas seguras sobre o acúmulo de biomassa. Desta forma, torna-se fundamental compreender mecanismos que envolvam tanto a dinâmica de incremento diamétrico arbóreo ao longo do tempo, como as forçantes climáticas envolvidas nesta relação. O presente estudo teve o objetivo de avaliar o perfil de incremento arbóreo e produção de serapilheira numa comunidade da Amazônia oriental. Para tanto, avaliou-se a biometria por meio de bandas dendrométricas instaladas em 850 indivíduos de diferentes famílias taxonômicas. As medições ocorreram em intervalos de 30(±2) dias entre novembro de 2011 a setembro de 2013. Para a avaliação da serapilheira foram instalados 64 coletores circulares e a coleta do material decíduo ocorreu no mesmo intervalo da biometria. Após coletado, o material foi seco em estufa, separado por frações de folha, galho, partes reprodutivas e miscelânea e pesadas a fim de se obter a massa seca. O incremento arbóreo absoluto e relativo variou ao longo do estudo, sendo que durante a estação chuvosa as árvores amostradas apresentaram maior taxa de crescimento diamétrico. Ao se analisar os dados por subgrupos estruturais e funcionais observou-se que para os indivíduos organizados por classe de tamanho houve inversão entre o perfil de incremento absoluto e relativo, sendo que árvores mais finas apresentaram IDA proporcionalmente maior do que árvores mais grossas. Em relação aos indivíduos organizados por subgrupos de densidade de madeira observou-se que árvores com densidade de madeira até 0,55 g cm^{-3} e densidade entre 0,56 e 0,7 g cm^{-3} foram as que tiveram maior taxa de incremento diamétrico arbóreo. Os indivíduos amostrados em diferentes subgrupos de índice de iluminação de copa mostraram que árvores mais iluminadas tiveram maiores valores de IDA em termos absolutos, porém, árvores parcialmente sombreadas apresentaram valores de incremento proporcionalmente menores. Dentre as variáveis ambientais a temperatura máxima e precipitação foram as principais no perfil de incremento diamétrico dos indivíduos amostrados. Provavelmente a temperatura máxima promoveu aumento na taxa respiratória induzindo ao maior consumo de carbono, principalmente durante a estação seca. A produção de serapilheira foi estimada em 7,1 Mg ha^{-1} ano^{-1} e apresentou forte marcação sazonal, sendo que durante a estação seca a produção foi maior do que na estação chuvosa. A fração predominante da serapilheira foi folha. Estes resultados destacam a eficiência da análise de incremento diamétrico arbóreo sob a ótica de grupos funcionais.

Palavras chave: Dendrometria. Floresta tropical. Alocação de recursos. Densidade de madeira. Índice de iluminação de copa.

Abstract

Tree growth is a biotic variable of great importance in understanding the dynamics of tree communities and can serve as a tool in studies of biological or climate modeling. Some climate models predict more recurrent climate anomalies in this century, which may alter the functioning of tropical forests with serious structural and demographic implications. Due to the high biodiversity of the Amazon, separating trees into functional groups can simplify the analysis of tree growth and may improve estimates ofbiomass accumulation. So, it is crucial to understand the mechanisms that determine the dynamics of tree growth over time, and which climate variables are most important. The present study aimed to evaluate the profile of tree growth and litterfall production in an eastern Amazon forest. Tree diameter increment was measured by using dendrometer bands installed on 850 individuals from different families. Litterfall was collected in 64 circular traps, oven dried, separated into leaves, twigs, reproductive parts and miscellaneous, and then weighed in order to obtain dry mass. Tree growth measurements and litter collections were made every month from November 2011 to September 2013. The absolute and relative tree diametric increment values varied during the study. During the rainy season the trees sampled had the highest rates of tree diametricincrement. When analyzing the data by functional groups, individuals organized by size class revealed an inversion between the absolute and relative incrementprofile, and thinner trees grewportionally more than larger trees. For individuals grouped by wood density it was observed that trees with wood density up to 0.55 g cm^{-3} and woody density between 0.56 and 0.7 g cm^{-3} had the fastest rates of diametric increment. When grouped by crown illumination index, trees exposed to higher levels of light had higher increment in absolute terms, however, partially shaded trees grew proportionately more. Among climatic factors, maximum daily airtemperature and precipitation were the most important environmental variables in determining the diametric growth profile of the sampled trees. High air temperatures may promote an increase in respiration rate leading to a higher consumption of carbon, especially during the dry season. Litterfall production was estimated to be 7.1 Mg ha^{-1} $year^{-1}$ and showed a strong seasonal pattern, with dry season production being higher than in the rainy season. Leaves formed the largest fraction ofthe litterfall. These results show the efficience of tree growth analyses under the point of view of the functional groups.

Keywords: Dendrometry. Rainforest. Allocation of resources. Wood density. Crown illumination index.

4.1 Introdução

Indubitavelmente, as florestas tropicais têm grande importância no ciclo do carbono por apresentarem alta produtividade primária líquida (CLARK et al., 2001) e oferecerem diversos serviços ecossistêmicos, que variam desde o sequestro de CO_2 (PHILLIPS et al., 1998) até o fornecimento de produtos madeireiros (CUNHA; CAVALLI; FINGER, 2013).

Alguns estudos têm reportado a relação entre o desenvolvimento das comunidades arbóreas e clima na Amazônia, com especial ênfase aos processos ecossistêmicos e demografia (PHILLIPS et al., 2004; SWENSON; ENQUIST, 2007; ARAGÃO et al., 2009; MARTINELLI et al., 2012). Dentre tais processos, a assimilação e acúmulo de carbono se destacam devido a suas implicações no clima (MALHI; GRACE, 2000) e estrutura das florestas (MALHI et al., 2002; PYLE et al., 2008). Assim, a variação de crescimento diamétrico é um assunto de grande relevância em estudos ecológicos que envolvam a relação entre biosfera e atmosfera.

O histórico de crescimento arbóreo pode ser avaliado por meio de cronologias em anéis de crescimento (WORBES, 2002), porém esta técnica responde apenas como poucas espécies se comportaram diante do clima em situações pretéritas, o que deixa a abordagem sobre a comunidade em aberto. Uma forma de apurar e refinar tais relações é com o uso de medições diretas (SILVA et al., 2002; GLINIARS et al., 2013), no qual alguns autores têm mostrado o padrão de crescimento arbóreo na Amazônia e outras florestas tropicais ao longo de mais de uma década (BAKER et al., 2004; PHILLIPS et al., 2008; CLARK; CLARK, OBERBAUER, 2010). Porém, a biometria tem sido feita em escalas temporais relativamente grandes, com intervalos de um, três ou mais anos, ao passo que estudos sobre variações mensais no incremento diamétrico arbóreo em regiões tropicais ainda são escassos (SILVA et al., 2002; ROWLAND et al., 2014). Isto é especialmente importante ao considerar que medições mensais podem reforçar a ideia de sincronismo entre o desenvolvimento arbóreo e ciclos climáticos regionais (BREITSPRECHERE; BETHEL, 1990), evidenciando prováveis efeitos de variações no clima, no qual temperatura e precipitação têm mostrado grande relvância (CLARK; CLARK, 1996; CLARK et al., 2003; CHAGAS et al., 2012).

Malhi e Wright (2005) reportaram que nos últimos trinta anos a temperatura média anual aumentou na ordem de 0,26 ºC por década na Amazônia, o que tem causado variações no padrão de distribuição de chuvas no bioma. Esta variação se enquadra nos dados de Alves et al. (2013) que mostraram anomalias nos níveis de precipitação durante estações chuvosas e

secas em quatro regiões distintas da Amazônia, entre 1951 e 2010. Estes fenômenos sugerem a recorrência de eventos climáticos extremos em escalas temporais menores, o que pode criar situações estocásticas e promover alterações na composição e estrutura de algumas florestas da Amazônia (RICE et al., 2004; PYLE et al., 2008), além de alterar os fluxos de carbono entre biosfera e atmosfera (SALESKA et al., 2006).

Alguns eventos climáticos extremos ocorreram na Amazônia nos últimos anos em curta escala temporal com sérios efeitos na dinâmica de crescimento das comunidades arbóreas e fluxos de carbono nestas florestas (LEWIS et al., 2011). Phillips et al. (2010) mencionaram que os efeitos de uma seca prolongada podem afetar a dinâmica da comunidade por até dois anos após o evento, sendo que alteração na biomassa arbórea (LAURANCE et al., 2002) e variações na produção de serapilheira podem ser esperadas frente a tais situações. Rice et al. (2004) e Pyle et al. (2008) mostraram que parte da floresta Nacional dos Tapajós, PA, teve a sua estrutura e demografia alterada devido a um (ou mais) evento climático extremo recente, porém, mesmo diante desta situação estocástica, Vieira et al. (2004) mostraram que a diversidade biológica na área permaneceu elevada.

Devido a esta alta biodiversidade na região, a análise do perfil de crescimento em grupos funcionais pode diminuir a complexidade do sistema (DOMINGUES; MARTINELLI; EHLERINGER, 2007) e assegurar a boa avaliação do processo de ganho de biomassa (TILMAN et al., 1997). Assim, torna-se importante conhecer como cada grupo funcional responde às variações intra e interanual do clima (NASCIMENTO et al., 2005; BUTT et al., 2013), principalmente em locais com histórico de perturbações naturais, um fenômeno que pode ocorrer com maior frequência nas próximas décadas em toda Amazônia (MARENGO et al., 2013).

Diante disto, pretende-se responder neste capítulo as seguintes perguntas: i) aproximadamente depois de dez anos da primeira análise (VIEIRA et al., 2004), e dois eventos de seca prolongada (anos de 2005 e 2010) qual é o perfil de incremento diamétrico arbóreo numa comunidade da Amazônia que tenha provavelmente sofrido uma perturbação natural? ii) qual é o perfil de incremento diamétrico arbóreo absoluto e relativo de grupos e subgrupos funcionais específicos nesta comunidade? iii) qual(ais) o(s) principal(ais) fator(es) climático(s) que influencia(m) o incremento diamétrico arbóreo nesta comunidade? iv) após os eventos de seca de 2005 e 2010 a produção de serapilheira ocorre em intervalo esperado para florestas em estágios de regeneração ou de florestas maduras? v) quais os principais fatores climáticos que influenciam a produção de serapilheira nestas florestas?

Assim, pretende-se neste capítulo mostrar o perfil de incremento diamétrico arbóreo em parte da floresta Amazônica, bem como o efeito da sazonalidade no IDAem diferentes subgrupos estruturais e funcionais organizados por classe de diâmetro, densidade de madeira e índice de iluminação de copa, com monitoramento mensal de dados biométricos, além de avaliar o aporte de serapilheira ao longo de dois anos.

4.2 Material e Métodos

4.2.1 Área de Estudo

O experimento ocorreu na Floresta Nacional dos Tapajós (FLONA TAPAJÓS), no município de Belterra, PA, Brasil (2º8'S, 54º9'W), aproximadamente a sete quilômetros da rodovia Santarém-Cuiabá (BR 163), na proximidade do km 67 (Figura 4.1).

Figura 4.1. Localização do sítio de estudo na região centro-leste da Amazônia.

A região apresenta precipitação média anual de 2000 mm, caracterizada por um período seco com precipitação abaixo de 100 mm (julho–novembro) e outro chuvoso (dezembro–junho) (VIEIRA et al., 2004), sendo que a média mensal do período mais seco ocorre em torno de 63 mm. O balanço hídrico local evidencia maior excedente de água no solo no mês de março e maior deficiência de água no solo no mês de setembro (EMBRAPA, 2013). De acordo com Nepstad et al. (2002) durante anomalias climáticas, como El Niño, a região é severamente afetada por eventos de seca prolongada. A temperatura média anual é de aproximadamente 26º C com amplitude térmica de 3º C. Segundo a classificação Köppen o clima da região é do tipo *Ami*.

O relevo local é plano e o solo é do tipo Latossolo Vermelho Distrófico, de textura muito argilosa, baixo teor de matéria orgânica e baixa capacidade de troca catiônica (SILVER et al., 2000; PYLE et al., 2008). A vegetação emergente alcança até 55 metros de altura, sendo considerada uma floresta primária (RICE et al., 2004; KIM et al., 2012). Algumas árvores comumente encontradas com diâmetro acima de 50 cm são *Manilkara huberi* (Ducke) Chev. e *Hymanaea courbaril* (L.). De acordo com Vieira et al. (2004) a densidade arbórea na região é de 133 espécies por hectare e a parcela de estudo consiste em quatro transectos de 50 x 1000 metros, conforme mostra a Figura 4.2.

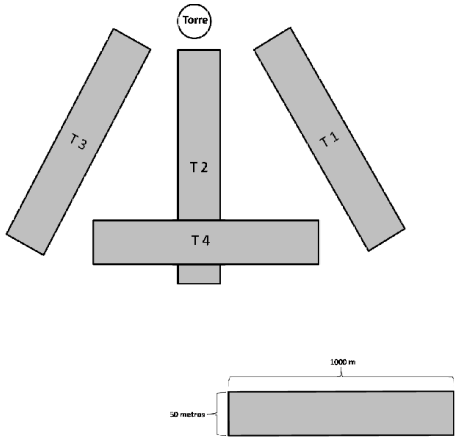


Figura 4.2. Representação esquemática dos transectos no sítio experimental, próximo ao Km 67 da rodovia Santarém-Cuiabá (BR 163).

4.2.2 Dados meteorológicos

Neste trabalho, utilizaram-se como variáveis meteorológicas a precipitação pluviométrica (mm), temperatura média, máxima e mínima do ar (º C), umidade relativa do ar (%), radiação global (W m^{-2} s^{-1}) e velocidade de vento média e máxima (m s^{-1}). Os dados meteorológicos foram obtidos através da estação de monitoramento do INMET/Belterra (2º62'S; 54º95'O).

A partir de dados de temperatura e precipitação, calculou-se o balanço hídrico (BH) da área de estudo de acordo com o modelo de Thornthwaite-Mather (ROLIM; SENTELHAS; BARBIERI, 1998) para a capacidade de armazenamento de água disponível no solo (CAD) de 150 mm (SENTELHAS et al., 1999). O modelo fornece informações importantes como evapotranspiração potencial (ETP) e real (ETR), deficiência (D), excesso e armazenamento

hídrico (E). A radiação solar foi obtida através de imagem de satélite *Matriz GL1.2 pentadal versão V01*, CPTEC/INPE (CEBALLOS; BOTTINO; SOUZA, 2004).

4.2.3. Dados Dendrométricos

As árvores selecionadas neste estudo foram identificadas em nível taxonômico de espécie, numeradas com placas e pregos de alumínio em estudos pretéritos e já foram utilizadas por outros autores (VIEIRA et al., 2004). Porém, neste estudo foram instaladas ou ajustadas850bandas dendrométricas de aço inoxidável feitas a mão (KEELAND; SHARITZ, 1993) em indivíduos arbóreos com diâmetro a altura do peito igual ou superior a 10 cm. Para todas as árvores adotou-se o mesmo critério de instalação, na qual os dendrômetros foram posicionados a uma altura de 1,30 m do solo (Figura 4.3A). Nos casos de irregularidades a essa altura no indivíduo arbóreo (sapopemas, calosidades, nós ou podridão), a banda foi instalada em outro ponto, livre de defeitos, o mais próximo possível da altura de 1,30 m do solo (CLARK et al., 2002).

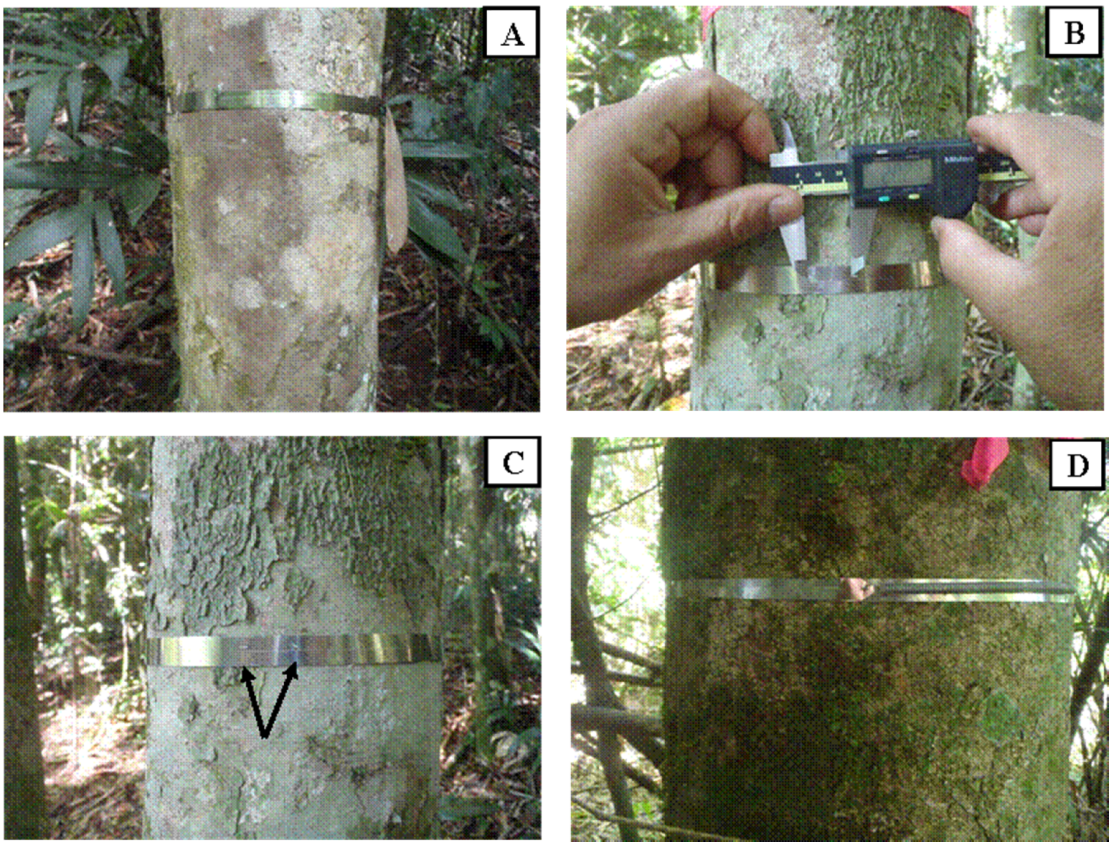


Figura 4.3. Bandas dendrométricas instaladas em árvores com até 30 cm de diâmetro. A) Banda instalada num caule limpo. B) Mola promovendo o estiramento da banda dendrométrica. C) Detalhe da "janela" onde os furos se distanciam com o crescimento da árvore. D) Medição com paquímetro digital.

As árvores selecionadas pertenciam a cinco classes de tamanho (10 a < 22,5; 22,5 a < 35; 35 a < 55; 55 a < 90 e acima de 90 cm). No início do projeto todas as árvores acima 90

cm de diâmetro receberam bandas dendrométricas (RICE et al., 2004) por representar a maior alocação de carbono na biomassa aérea em florestas tropicais (CLARK; CLARK, 1996; SLIK et al., 2013). As demais árvores foram escolhidas respeitando-se as famílias taxonômicas dentro das classes de diâmetro, com probabilidade de $1/\sqrt{di}$, onde *di* foi a frequência de árvores na categoria *i* (RICE et al., 2004). Esta estratégia assegurou que todas as classes de tamanho fossem representadas pelas diversas famílias taxonômicas existentes.

A medida das bandas foi realizada mensalmente a partir de novembro de 2011, a fim de respeitar os seis meses de ajustes das molas (KEELAND; SHARITZ, 1993; RICE et al., 2004). Para avaliar o crescimento, utilizou-se paquímetro digital ajustado entre duas aberturas denominadas "janelas" estabelecidas na banda dendrométrica (Figura 4.3B). As janelas foram sobrepostas em torno do fuste tendo as extremidades da banda interligadas por uma mola, a fim de promover o deslocamento e o consequente movimento na posição das janelas, fornecendo a variação das medidas (Figura 4.3, C e 4.3, D). O valor foi obtido a partir da diferença entre dois meses.

4.2.4 Escolha dos subgrupos estruturais e funcionais

O grupo de indivíduo arbóreo selecionado de acordo com características estruturais foi o de classes de diâmetro, na qual foram selecionadas cinco categorias distintas, conforme descrito no item 4.2.3. Para a classificação das árvores quanto ao índice de iluminação de copa, a análise foi feita no término do trabalho. O critério de escolha foi adaptado de Clark e Clark (1992) e consiste em árvores com completa exposição à luz direta vertical e lateral (IIC1), árvores com mais do que 90% da luz vertical direta e somente pouco sombreada pela luz lateral (IIC2), indivíduos com luz direta na ordem de 10-90% ou menos do que 10% de luz lateral (IIC3), copas muito sombreadas e com pouca incidência de luz direta (IIC4) e árvores completamente sombreadas (IIC5). Optou-se neste trabalho em utilizar um número reduzido de observadores a fim de evitar erros de calibração nas observações (ALVES et al., 2010).

Outro grupo funcional utilizado neste trabalho foi selecionado a partir da densidade de madeira. A coleta de dados foi obtida a partir de valores médios do banco de dados disponível em http://datadryad.org/(CHAVE et al., 2009). A escolha da densidade em cada categoria foi baseada em Kin et al. (2012), que também utilizou este atributo para separar as plantas por grupos sucessionais (iniciais, intermediárias e tardias) no mesmo sítio

experimental. Indivíduos com densidade de madeira menor do que 0,55 g cm^{-3} formaram o primeiro subgrupo, indivíduos com densidade de madeira entre 0,56 e 7,0 g cm^{-3} formaram o segundo subgrupo e por fim, árvores com densidade de madeira acima de 0,7 g cm^{-3} formaram o terceiro agrupamento. Quando não encontrada a densidade de algumas espécies, utilizou-se a média ponderada entre os representantes do mesmo gênero, pois de acordo com Chave et al. (2006), em florestas tropicais grande parte das plantas apresentam similaridade neste nível taxonômico (ALVES et al., 2010).

4.2.5 Dados de serapilheira

Foram distribuídos aleatoriamente ao longo da área de estudo 16 coletores por transecto, totalizando 64 coletores. Cada coletor foi feito a partir de cestos plásticos furados no fundo, a fim de não acumular água e tela de náilon de 2 mm de diâmetro fixada na superfície da bacia, formando assim uma bolsa de 20 cm de profundidade. Cada coletor foi instalado a 0,5 m de altura. O material de serapilheira foi coletado no intervalo de 30 dias (±2) e seco em estufa a 65º C, por três dias ou até alcançar peso constante. Posteriormente o material foi separado em frações de folhas, galhos (< 2cm), partes reprodutivas (flores, frutos e sementes) e miscelânea (material não identificado). Em seguida o material foi pesado em balança digital com precisão de duas casas decimais. A produção de serapilheira foi estimada de acordo com Lopes et al. (2002), baseado no modelo:

$$\mathbf{PAS=(\Sigma PM * 10{,}000) / AC}$$

onde: PAS= produção anual de serapilheira (kg $ha^{-1}ano^{-1}$), PM= média mensal da produção de serapilheira (kg $ha^{-1}ano^{-1}$), AC=área do coletor(m^2).

4.2.6 Análise dos dados e correção de erros

Ver o item 3.4 deste trabalho.

4.2.7 Tratamento estatístico

Foram realizadas regressões lineares simples para determinar o grau de influência dos fatores meteorológicos nas respostas de crescimento diamétrico arbóreo mensais e também na produção de serapilheira (ZAR, 1996). Estas análises foram feitas a partir do pacote estatístico Past (HAMMER; HARPER; RYAN, 2001).

A fim de avaliar a ordenação dos dados de acordo com as características funcionais foi realizada a análise de ordenação (*Non Metric Multidimensional Analysis*) utilizando-se o índice de dissimilaridade de Bray-Curtis. Os indivíduos foram selecionados por espécie e apresentavam em média 12 representantes por grupo. As características dos indivíduos utilizadas para testar tal diferença foram: média, mediana e valor máximo do diâmetro a altura do peito; valor de densidade de madeira da espécie; média, mediana e valor máximo do índice de iluminação de copa; média, mediana e valor máximo de crescimento anual absoluto (NASCIMENTO et al., 2005). Em seguida foi utilizado um modelo de dummies em painel (teste de efeitos fixos) a fim de verificar quais variáveis climáticas observadas apresentaram influência significativa no incremento diamétrico arbóreo da comunidade e em cada subgrupo funcional. Esta análise foi realizada a partir do pacote estatístico Gretl.

4.3 Resultados e Discussão

4.3.1 Variáveis meteorológicas

A precipitação pluviométrica variou ao longo do estudo, sendo que o primeiro ano apresentou média mensal 35% menor do que no segundo ano. Durante este período, os meses com os maiores índices pluviométricos ocorreram entre dezembro e junho, sendo março de 2013 o mês que apresentou o maior registro (390,6 mm) (Tabela 4.1). Os meses que apresentaram maior quantidade de dias com chuva ocorreram entre janeiro e abril. Em geral, as temperaturas médias, máximas e mínimas mensais variaram menos do que 3 ºC ao longo do período de estudo. Apesar da precipitação ter variado entre os dois anos, a umidade relativa do ar registrada foi semelhante durante todo o trabalho. A velocidade média de vento foi relativamente constante, porém, a velocidade de vento máxima foi diferenciada nos meses de janeiro e maio de 2012 (Tabela 4.1).

A deficiência hídrica foi maior entre setembro e novembro de 2012. O período entre dezembro e maio nos dois anos apresentou baixo ou nula deficiência hídrica (Figuras 4.4, A e D). Março foi o mês com maior excesso hídrico no solo, sendo o maior valor encontrado no ano de 2013 (251,4 mm). A evapotranspiração real seguiu tendência semelhante à precipitação ao longo dos dois anos (Figura 4.4, B).

Tabela 4.1. Representação dos valores médios de precipitação em mm (P), umidade relativa do ar em % (UR), dias com chuva no mês (D c/ Ch), déficit hídrico em mm (D), excesso hídrico em mm (E), armazenamento hídrico em mm (ARM), evapotranspiração potencial em mm (ETP), evapotranspiração real em mm (ETR), temperatura máxima em ºC (Tmx), temperatura mínima em ºC (Tmi), temperatura média em ºC (Tme), amplitude térmica em ºC (A), radiação global em w m^2s^{-1} (R), velocidade de vento média em m s^{-1} (VV)evelocidade de vento máxima em ms^{-1} (VVmx).

	P	UR	D c/ Ch	Tmx	Tmn	Tme	A	R	VV	VVmx
mai-11	122,6	91,0	18,0	30,2	22,2	26,2	8,0	197,0	0,76	2,0
jun-11	130,8	88,3	12,0	30,9	22,3	26,6	8,6	242,0	0,83	1,5
jul-11	74,8	88,6	10,0	31,1	22,1	26,6	9,1	254,2	0,83	1,4
ago-11	40,0	84,8	7,0	32,3	22,4	27,3	9,9	277,0	0,91	1,5
set-11	31,5	82,8	6,0	32,7	22,6	27,6	10,0	289,7	0,96	1,7
out-11	82,0	82,3	8,0	32,6	22,8	27,7	9,8	253,3	0,82	1,5
nov-11	228,8	87,2	8,0	31,5	22,2	26,8	9,3	227,4	0,92	1,5
dez-11	54,6	84,6	4,0	32,2	22,7	27,4	9,5	214,4	0,91	1,5
jan-12	242,7	90,0	16,0	30,2	22,3	26,2	7,9	201,4	0,94	9,3
fev-12	197,8	92,2	17,0	29,2	21,9	25,5	7,4	190,4	0,74	1,4
mar-12	227,9	90,8	20,0	29,7	22,2	26,0	7,5	203,2	0,73	1,4
abr-12	168,9	90,8	20,0	30,4	22,4	26,4	8,0	220,9	0,79	1,4
mai-12	117,4	9,0	15,0	30,5	22,4	26,4	8,1	231,7	0,81	5,0
jun-12	87,2	91,1	15,0	30,4	21,9	26,2	8,5	229,6	0,79	1,3
jul-12	118,4	90,7	16,0	30,7	21,7	26,2	9,1	258,4	0,77	1,3
ago-12	31,9	86,5	8,0	32,1	22,3	27,2	9,9	287,1	0,79	1,3
set-12	26,2	81,4	4,0	32,8	22,9	27,9	9,9	289,1	0,87	1,5
out-12	67,2	82,5	5,0	33,0	22,8	27,9	10,2	278,7	0,86	1,5
nov-12	3,6	80,6	1,0	34,4	23,1	28,7	11,2	261,6	0,93	1,7
dez-12	250,0	88,3	14,0	30,5	22,1	26,3	8,4	206,6	0,89	1,4
jan-13	251,8	90,8	21,0	30,3	22,1	26,2	8,2	182,0	0,92	1,8
fev-13	182,1	91,4	19,0	30,1	21,9	26,0	8,2	204,8	0,89	1,4
mar-13	390,6	90,7	25,0	30,3	22,4	26,3	8,0	211,8	0,87	1,3
abr-13	314,9	9,0	19,0	30,4	22,5	26,4	7,9	218,7	0,78	1,3
mai-13	281,4	91,4	16,0	30,6	22,3	26,4	8,3	214,1	0,79	1,3
jun-13	107,4	91,0	14,0	30,9	22,4	26,6	8,5	240,2	0,80	1,3
jul-13	290,0	89,7	17,0	30,8	21,7	26,3	9,1	234,6	0,84	1,5
ago-13	239,1	87,6	16,0	31,2	22,0	26,6	9,2	274,4	0,85	1,5
set-13	12,2	84,3	6,0	32,0	22,6	27,3	9,4	291,4	0,82	1,5

O armazenamento de água disponível no solo alcançou o menor valor em novembro de 2012, sendo que entre os meses de janeiro e maio dos dois anos o nível se manteve alto (Figura 4.4, C).

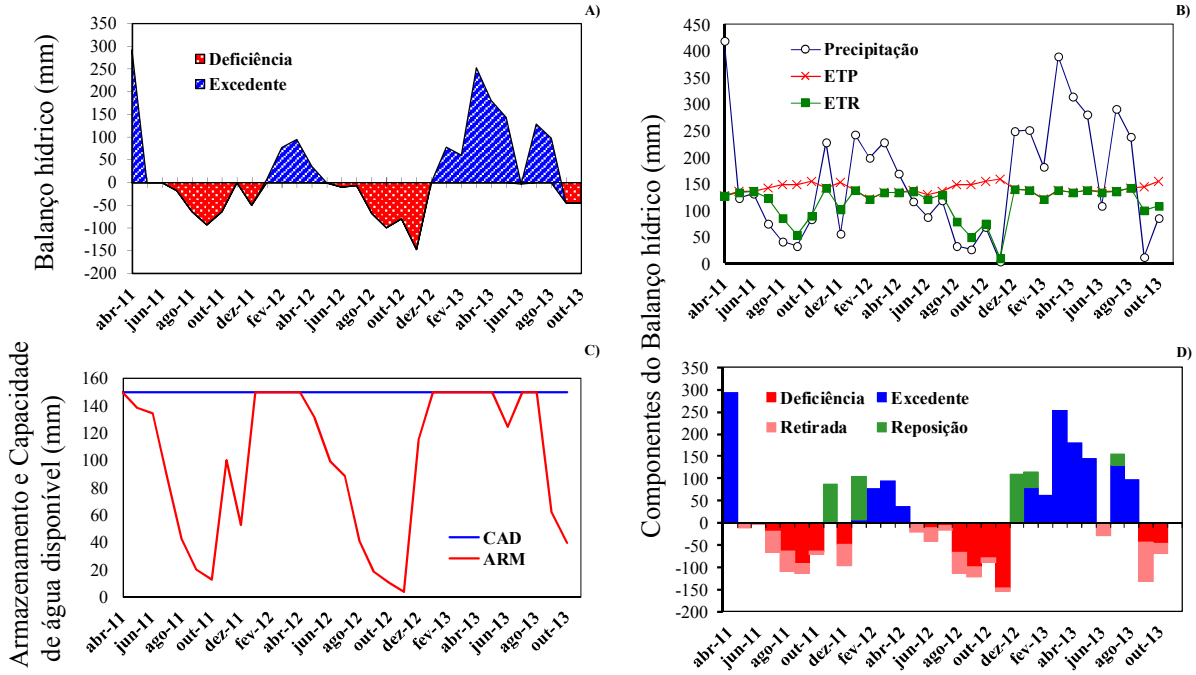


Figura 4.4. Balanço hídrico sequencial mensal (A), evapotranspiração potencial e real (B), capacidade de água disponível, armazenamento (C) e deficiência, excedente, retirada e reposição hídrica (D) ao longo dos meses de estudo.

Como esperado, os meses que apresentaram maior volume de chuva consequentemente apresentaram maior armazenamento de água no solo no balanço hídrico mensal. A estação seca nesta região da Amazônia apresentou dias quentes e com alta radiação solar. A Figura 4.5 demonstra a relação inversa entre temperatura máxima e precipitação pluviométrica durante o estudo, sendo que esta estação foi tipicamente caracterizada por apresentar temperaturas elevadas, altos índices de radiação solar e baixo índice pluviométrico.

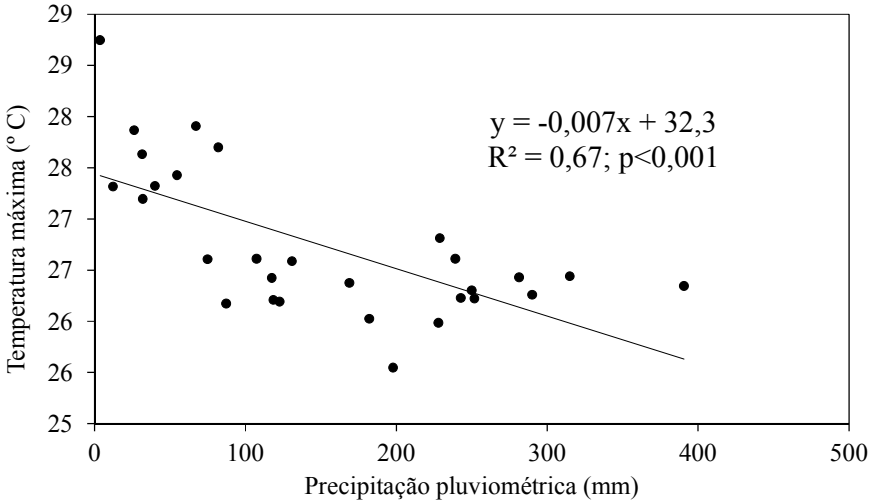


Figura 4.5. Relação entre precipitação e temperatura máxima na área de estudo ao longo do estudo. Os dados compreendem o intervalo de tempo entre maio de 2011 e setembro de 2013.

4.3.2 Incremento diamétrico da comunidade arbórea

As famílias de árvores mais amostradas neste estudo foram Fabaceae (16,2%), Lecythidaceae (10,6%), Rubiaceae (9,1%), Sapotaceae (8%), Burseraceae (6%) e Vochysiaceae (5,8%) (Figura 4.6). Vieira et al. (2004) mostraram que estas famílias foram as mais frequentes na parcela deste estudo e que apresentaram a maior área basal da floresta, sendo que Vochysiaceae apresentou quase 4 m^2 ha^{-1} de área basal. Estes autores mostraram que a região apresenta alta diversidade biológica, com índice de Shannon-Wiener de 4,37.

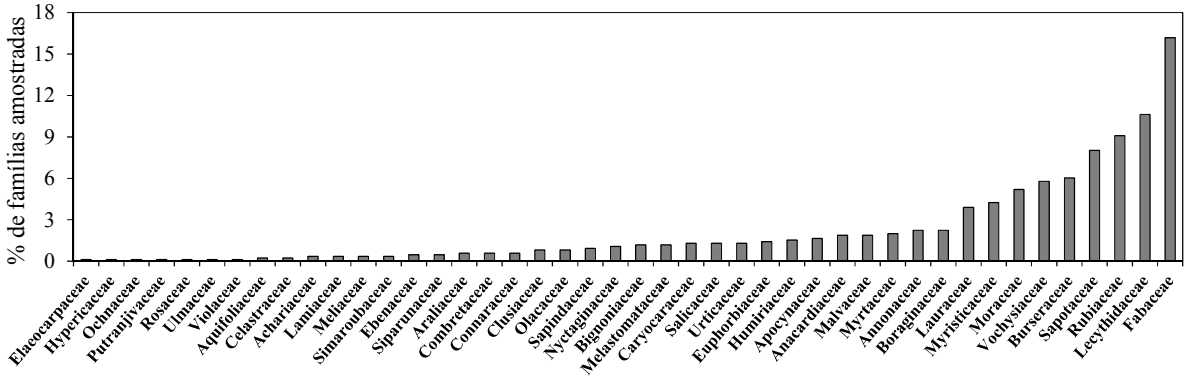


Figura 4.6. Distribuição em porcentagem (%) das famílias amostradas com bandas dendrométricas na área de estudo.

O valor médio de incremento anual absoluto das árvores amostradas foi de 5,77 mm ano^{-1}, sendo que o maior incrementomáximo absoluto foi de 30,49 mm ano^{-1} no

indivíduo *Pseudopiptadenia psilostachya* (Fabaceae), árvore com aproximadamente 77 cm de DAP e densidade de madeira de 0,67 g cm^{-3}. O menor registro de IDA absoluto mínimo foi encontrado em *Vitex trifolia* (Lamiaceae), sendo que este indivíduo apresenta 14,6 cm de DAP e densidade de madeira de 0,56 g cm^{-3}. O maior valor encontrado para o incremento relativo máximo ocorreu em *Erisma uncinatum* (Vochysiaceae), árvore com 19,40 cm de DAP e densidade de madeira de 0,51 g cm^{-3}, ao passo que o menor valor registrado de incremento mínimo relativo anual foi de 0,0069 $mmano^{-1}$ encontrado também em indivíduo de *Erisma uncinatum* (Vochysiaceae) que possuía DAP de 94,5 cm. Silva et al. (2003) também reportaram menor crescimento diamétrico em *Erisma uncinatuam* em estudo próximo a Manaus, AM.

Os valores de incremento anual encontrados neste trabalho estão dentro do esperado para florestas tropicais maduras (Tabela 4.2), pois Vieira et al. (2004) encontraram valores médios de IDA, para esta mesma floresta, na ordem de 3,08 mm ano^{-1} e valores máximos de 36,2 mm ano^{-1}, fato que demonstra que os períodods de seca não causaram variações muito grandes de incremento diamétrico arbóreo.O'Brien et al. (2008) encontraram média mensal de crescimento entre 0,21 e 0,80 mm em floresta tropical primária na Costa Rica, ou seja, valores próximos a média mensal observada neste estudo. Os autores mencionaram que respostas fenológicas podem camuflar a relação entre clima e crescimento arbóreo, uma vez que este fenômeno demanda alto investimento energético. Nesta mesma floresta da Costa Rica, Clark, Clark e Oberbauer (2010) reportaram crescimento mensal máximo de 0,6 mm e sugeriram que variações na temperatura média e mínima poderiam afetar de forma severa o crescimento arbóreo. Grogan e Schulze (2012) encontraram incremento diamétrico arbóreo em Marajoara, PA, variando de 3,4 a 12,1 mm ano^{-1} e mencionaram que a comunidade arbórea da área de estudo estava mais vulnerável às consequências de eventos climáticos extremos do que as florestas ao norte devido à localização geográfica estar próximo da transição do bioma. Porém, os valores encontrados no presente estudo são mais altos do que os registrados por Gliniars et al. (2013), que estudaram árvores pioneiras, intermediárias e tardias numa floresta tropical no Quênia (África) e encontraram valores médios de 2,65; 2,08 e 1,89 mm ano^{-1}, respectivamente. Silva et al. (2002)também encontraram valores médios anuais de incremento diamétrico na ordem de 1,67mm ano^{-1} numa floresta próximo a Manaus, AM.

Tabela 4.2. Valores de incremento diamétrico arbóreo anuale mensal na área de estudo

Incremento diamétrico arbóreo					
Incremento	*média*	*mediana*	*máximo*	*mínimo*	*d.p.*
Absoluto anual (mm ano^{-1})	5,77	4,18	30,49	0,32	5,15
Absoluto mensal (mm mês^{-1})	0,25	0,18	1,33	0,01	0,22
Relativo anual (mm ano^{-1})	0,2011	0,1397	1,4256	0,0069	0,1909
Relativo mensal (mm mês^{-1})	0,0087	0,0061	0,0620	0,0003	0,0083

Em geral, a maior parte dos indivíduos amostrados apresentou incremento diamétrico médio anual de até 6 mm, sendo que poucos indivíduos apresentaram alta taxa de crescimento diamétrico (superior a 15 mm ano^{-1}) (Figura 4.7).

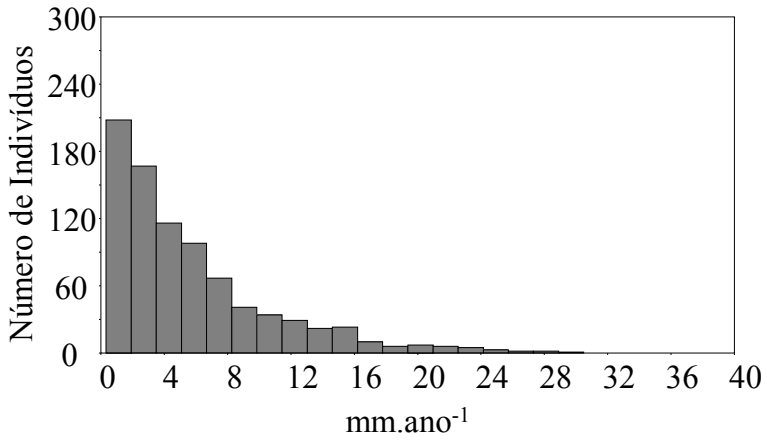


Figura 4.7. Distribuição dos indivíduos amostrados com os valores médios de incremento anual absoluto registrado ao longo do período de estudo.

As curvas dos valores médios de incremento diamétrico arbóreo absoluto e relativo seguiram a mesma tendência ao longo do estudo, sendo que em média os indivíduos amostrados apresentaram maior IDA nos meses de janeiro de 2012, fevereiro de 2012 e março de 2013. Os menores valores médios registrados ocorreram em novembro de 2011 e outubro de 2012 (Figura 4.8). Estes resultados indicam uma tendência de sincronismo entre estação seca e chuvosa e incremento diamétrico arbóreo na área de estudo. Este sincronismo tem sido reportado por alguns autores (CLARK; CLARK, 1996; BRANDO et al., 2010; ROWLAND et al., 2013; WAGNER et al., 2014), sendo mais evidente em florestas tropicais com estação seca definida (BORCHERT, 1999). Provavelmente, os principais fatores meteorológicos que governam tal sincronismo são temperatura e precipitação, uma vez que estas variáveis estão diretamente relacionadas à assimilação (LARCHER, 2000) e aumento no consumo de carbono (CLARK; CLARK; OBERBAUER, 2010).

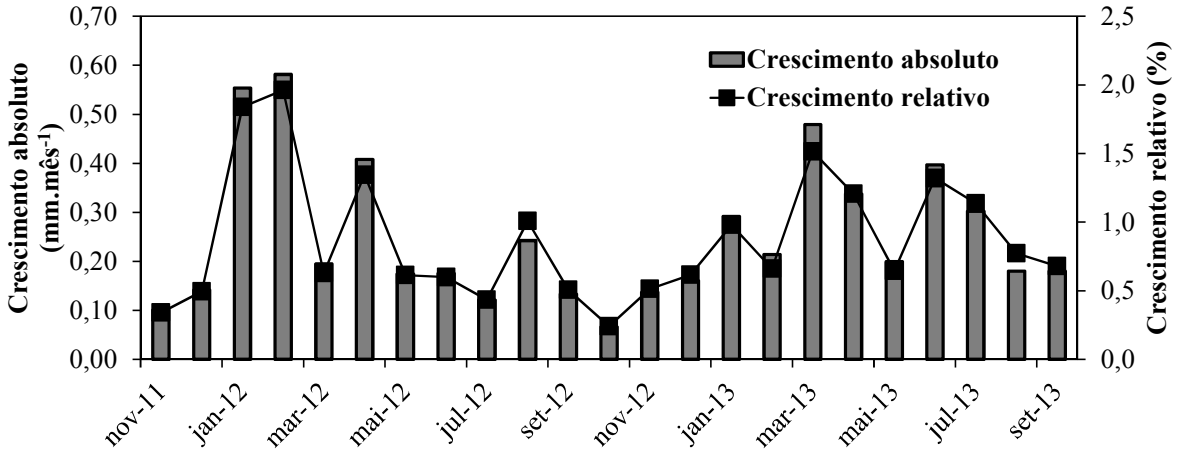


Figura 4.8. Variação do incremento diamétrico absoluto e relativoao longo de período de estudo em mm.mês^{-1}. Faixa cinza representa a estação com menor índice pluviométrico.

Análises de regressões linearesmostraram relações significativas entre IDA e algumas variáveis ambientais. A precipitação apresentou relação significativae positiva com o incremento absoluto e relativo dos indivíduos amostrados, o que reforça a importância do regime de chuvas no desenvolvimento desta comunidade. Outra relação que apresentou alto nível de significância foi entre incremento diamétrico arbóreo absoluto e relativo e número de dias chuvosos por mês. Este resultado sugere que anomalias climáticas que causam estiagem prolongada podem afetar o IDA e o acúmulo de biomassa nesta floresta. A temperatura máxima e amplitude térmica influenciaram de forma negativa o incremento absoluto e relativo das árvores amostradas. A radiação global também apresentou relação inversa com o IDA absoluto e relativo dos indivíduos (Figura 4.9).

Estes resultados indicam que provavelmente dias com maiores valores de temperatura interferem de forma negativa do incremento arbóreo, ao passo que dias chuvosos e com maior quantidade de precipitação pluviométrica promovem o incremento diamétrico. Brando et al. (2008) promoveram um estudo de exclusão de chuva em parcela vizinha a área deste estudo na região da Flona Tapajós, Belterra, PA, e constataram que a redução da precipitação pluviométrica alterou significativamente o padrão de crescimento arbóreo. Estes autores mostraram que a mortalidade de árvores grossas provavelmente facilitou o incremento diamétrico arbóreo de árvores finas, sendo que a diferença entre a parcela controle e a de exclusão chegou a alcançar 58% na produção de madeira. Os autores ainda enfatizaram que a diminuição da precipitação pode reduzir o crescimento das árvores e a captação de dióxido de carbono. Chagas et al. (2012) também promoveram um estudo sob condições controladas de precipitação (redução de 90% da pluviosidade) e observaram que a parcela com exclusão de

chuva alterou significativamente o desenvolvimento das árvores, além de aumentar o índice de mortalidade e alterar a dinâmica da floresta. Vieira et al. (2004) não encontraram relação significativa entre precipitação e incremento diamétrico arbóreo nesta mesma área de estudo, porém, ao considerarem apenas o primeiro ano os autores detectaram a influência de precipitação no crescimento dos indivíduos amostrados.

Pode ser que um *feedback* positivo entre temperatura e respiração ocorra nos indivíduos desta floresta diminuindo o incremento diamétrico (CLARK et al., 2003; PHILLIPS et al., 2009b; LEWIS et al., 2011), mesmo considerando que a temperatura mínima não tenha influenciado significativamente a taxa de crescimento, o que indicaria aumento da respiração noturna e maior consumo de CO_2 (CLARK; CLARK; OBERBAUER, 2010). Gliniar et al. (2013) também encontraram resultados parecidos ao deste trabalho num estudo de sete anos em floresta tropical no Quênia. Os autores explicaram que a temperatura provavelmente alterou a assimilação de carbono da comunidade, causando menor absorção de CO_2 (DOUGHTY; GOULDEN, 2008).

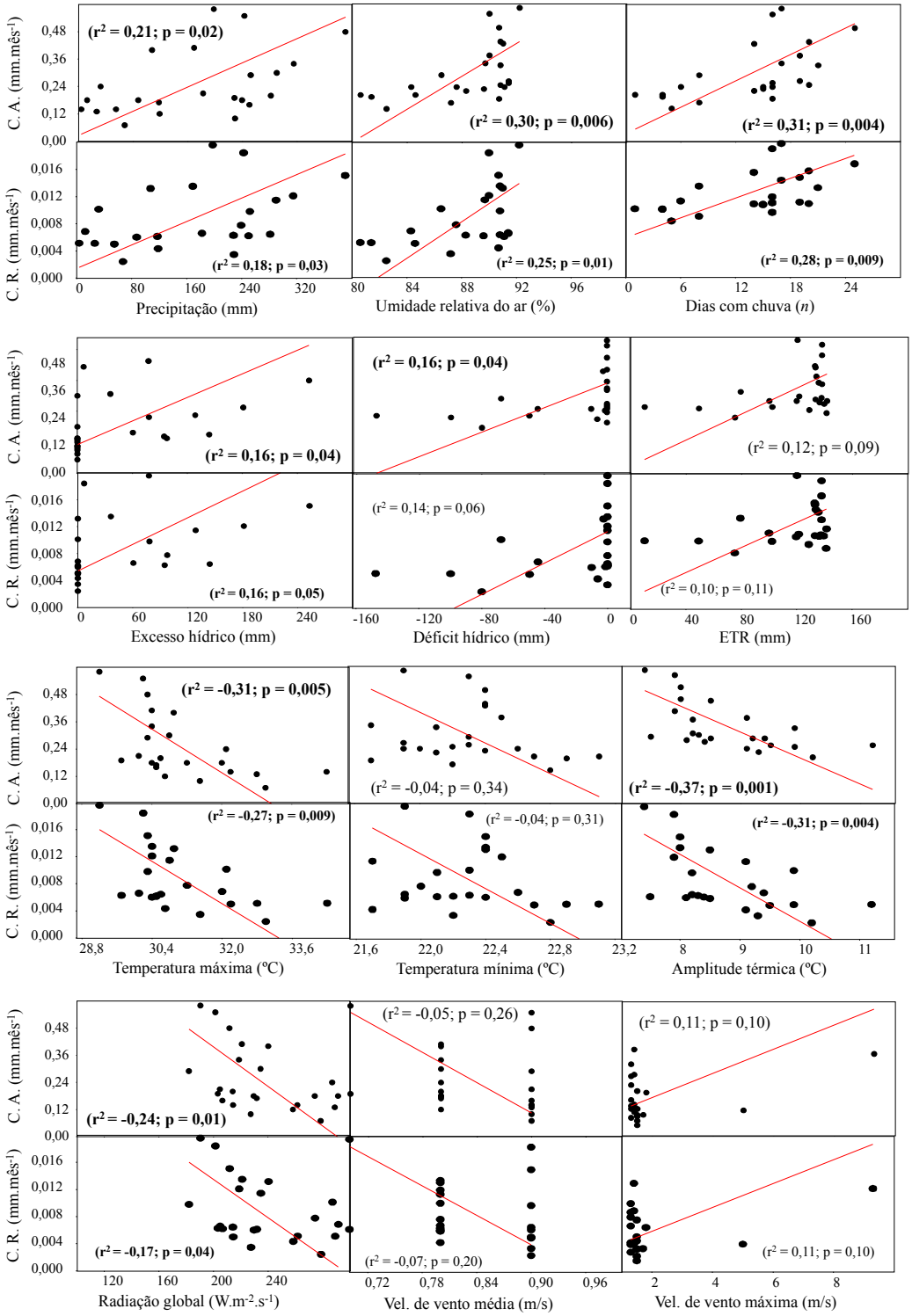


Figura 4.9. Regressões lineares entre incremento diamétrico arbóreo absoluto (C.A.) e relativo (C.R.) em mmmês^{-1} e variáveis meteorológicas ao longo do período de estudo.

Curiosamente, a radiação solar apresentou relação inversa com o IDA. Isto pode indicar a relação que existe entre dias quentes e ensolarados, pois estudos usando torres de *Eddy-covariance*mostraram redução de absorção de carbono durante períodos de dias muito quentes na Amazônia (DOUGHTY; GOULDEN, 2008), o que reforça que durante a estação seca (com dias quentes e alta radiação solar) o crescimento arbóreo pode ficar, em partes, limitado.

Por outro lado, Huette et al. (2006) mostraram por meio de imagens de satélite que a comunidade arbórea estudada em diferentes sítios da Amazônia, inclusive a comunidade deste estudo, apresentou maior produtividade primária bruta durante a estação seca e que a radiação solar influenciou positivamente o desenvolvimento arbóreo, principalmente durante esta estação. Tais evidências por meio de satélite foram reforçadas por Saleska et al. (2007), levantando dúvidas interessantes sobre o folhedo desta comunidade, sendo que um exemplo seria em relação a sua renovação e desenvolvimento. Brando et al. (2010) também desenvolveram estudo sobre produtividade primária bruta avaliada por imagens de satélite durante 10 anos na Amazônia e destacaram que provavelmente exista sincronismo entre a maior produção de serapilheira e o surgimento de novas folhasdurante a estação seca devido a otimização da água para a expansão celular das gemas, pois segundo os autores, tal sincronismo ficou menos evidente em anos mais chuvosos, como por exemplo em 2000 e 2001. Para estes autores, isto explicaria, em partes, a maior produção primária bruta observada por Saleska et al. (2007). Certamente os resultados de Brando et al. (2010) não descartam o importante papel da radiação na produtividade primária bruta que ocorre durante a estação seca na Amazônia, mas deixa de lado o protagonismo enfatizado pelos dois trabalhos.

Assim, a contradição entre os resultados deste estudo e os de Huette et al. (2006) e Saleska et al. (2007) pode também estar relacionados a perda de água acumulada nas cascas das árvores e tecidos internos das plantas, uma vez que a sensibilidade das bandas dendrométricas detecta tal variação de encolhimento durante a estação com menos chuva (VIEIRA et al., 2004; GLINIARS et al., 2013; ROWLAND et al., 2014). Assim, destaca-se a importância de cruzar os dados biométricos com imagens de satélite a fim de calibrar tais informações e poder inferir com mais segurança alguns aspectos relacionados ao desenvolvimento da comunidade arbórea.

Whright e van Schaik (1994) destacaram que a estação seca foi a época que surgiram novas folhas no dossel de uma comunidade arbórea da Amazônia, destacando assim uma das vias de investimento aser priorizada nesta época do ano pelas árvores. Este surgimento de novas folhas durante a estação seca pode promover sombreamento nas folhas mais antigas reduzindo a penetração da radiação *PAR*, fazendo com que folhas mais antigas dependam dos *sunflecks* para aumentar a densidade do fluxo de fótons (SOUZA; BUCKERIDGE, 2004) e consequentemente otimizarem a fotossíntese. De acordo com Barone (2005), sob condições reduzidas de luminosidade a parte aérea pode reter maior quantidade de produtos assimilados na fotossíntese, promovendo assim o aumento da área foliar. Desta forma, este fenômeno induziria a planta ao menor investimento no caule nos meses com menor índice pluviométrico e maior incidência de radiação solar.

Destaca-se ainda que a produção de raízes possa ser uma boa estratégia para a captura de água durante a estação com menor índice de precipitação (NEPSTAD et al., 1994; OLIVEIRA et al., 2005). Assim, a produção de biomassa de raiz fina pode ser uma alternativa para capturar mais água e nutrientes encontrados nas camadas superficiais do solo, principalmente durante os meses que compreende o período entre julho e dezembro, pois o menor aporte hídrico pode promover esta condição (ESPELETA; CLARK, 2007).

4.3.3 Incremento diamétrico arbóreo em subgrupos estruturais e funcionais

4.3.3.1 Classes de tamanho

Os perfis de incremento absoluto e relativo mostraram algumas tendências semelhantes ao longo do período de estudo, sendo que para ambas as formas de análise (absoluto e relativo) os meses que compreendem janeiro a julho foram os que registraram os maiores valores observados de incremento para todas as classes de diâmetro.

Em termos de IDA absoluto as árvores mais grossas (C4 e C5) foram as que apresentaram maior incremento em diâmetro, enquanto os indivíduos do subgrupo C1 foram os que obtiveram a menor contribuição de incremento diamétrico (Figura 4.10). Porém, em termos de IDA relativo o perfil se mostrou invertido, sendo que as árvores mais finas apresentaram maior incremento.

A Figura 4.10 mostra que do meio para o fim da estação seca (outubro e novembro) as árvores tenderam a minimizar as diferenças nas proporções de crescimento, o que denota que todos os subgrupos provavelmente responderam de forma parecida às condições do clima durante a estação seca. Por outro lado, no meio da estação chuvosa, as proporções de crescimento se amplificaram, tanto para o perfil de incremento absoluto quanto o relativo. Vieira et al. (2004) encontraram resultados de crescimento absoluto semelhantes, porém, em termos de crescimento relativo os autores reportaram que as árvores mais grossas também cresceram mais. Ivanov et al. (2012) mostraram na região da Flona Tapajós que árvores grossas e consequentemente grandes apresentam raízes profundas o que promove uma separação de nichos, garantindo assim maior abastecimento hídrico durante a estação seca.

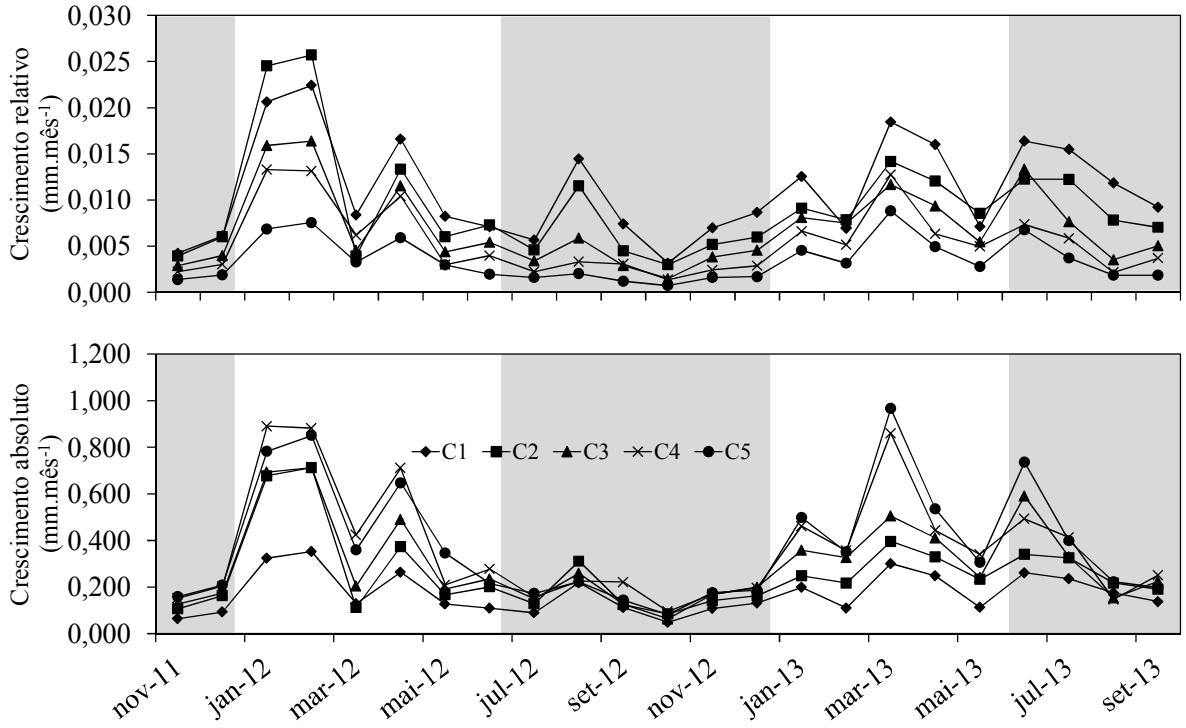


Figura 4.10. Variação de incremento diamétrico arbóreo ao longo do estudo nos subgrupos de classes de tamanho. C1- Classe de tamanho com árvores com DAP entre 10-22,5 cm; C2- Classe de tamanho com árvores medindo entre 22,5-35 cm de DAP; C3- Classe de tamanho com árvores medindo entre 35-55 cm de DAP; C4- Classe de tamanho com árvores medindo entre 55-90 cm de DAP e C5 árvores com mais de >90 cm de DAP. Fundo cinza representa a estação com menor índice pluviométrico.

O fato das árvores mais finas ter apresentado maior incremento diamétrico relativo quando comparadas às árvores mais grossas mostra que em termos de manejo de flora e política de conservação, as árvores deste subgrupo apresentam importante papel na dinâmica da comunidade arbórea nesta parte da Amazônia Oriental, porém, isto não se sobrepõe a importância das árvores grandes em processos ecossistêmicos como sequestro de carbono e

acúmulo de biomassa (BROWN; IVERSON, 1992). Slik et al. (2013) desenvolveram estudo em 120 parcelas de florestas de terras baixas na região pan tropical envolvendo sítios na América Central e do Sul, Ásia e África e mostraram que árvores com DAP maior do que 70 cm foram responsáveis por mais de dois terços da biomassa acumulada nestas florestas. Os autores ainda mostraram que a variação de biomassa entre os sítios decorria principalmente da variação na densidade de árvores grossas, o que evidencia a grande importância deste subgrupo de árvores na ciclagem do carbono.

A Figura 4.11 mostra que o perfil de incremento absoluto acumulado ao longo do estudo aumentou conforme as árvores amostradas aumentaram o DAP, porém, em termos de IDA relativo este valor tendeu a diminuir, evidenciando que proporcionalmente as árvores mais finas cresceram mais do que as árvores mais grossas.

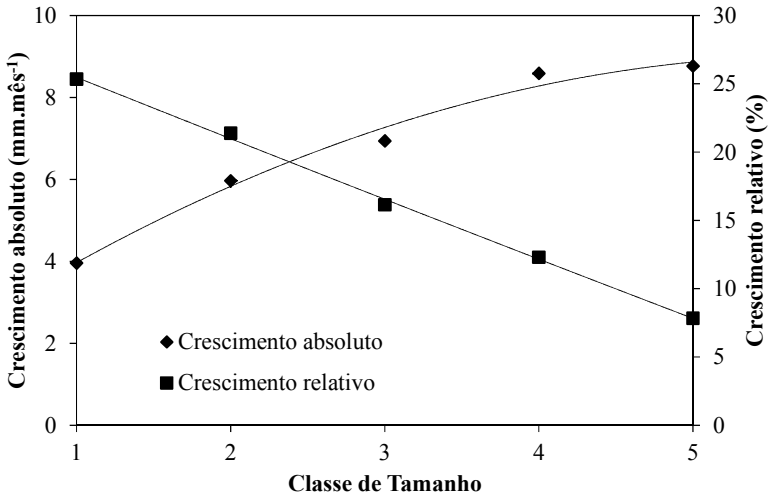


Figura 4.11. Variação de incremento diamétrico acumuladoao longo do estudo dentro dos subgrupos de classes de tamanho. 1- (C1) - Classe de tamanho com árvores com DAP entre 10-22,5 cm;2 (C2) - Classe de tamanho com árvores medindo entre 22,5-35 cm de DAP;3 (C3) - Classe de tamanho com árvores medindo entre 35-55 cm de DAP; 4 (C4) - Classe de tamanho com árvores medindo entre 55-90 cm de DAP e 5 (C5) - árvores com mais de >90 cm de DAP.

Uma explicação para o maior incremento diamétrico arbóreo relativo dos indivíduos amostrados nos subgrupos C1 e C2 é que por serem menores estas árvores provavelmente apresentam menor limitação hidráulica, principalmente durante a estação seca, onde a pressão negativa gerada entre a copa e a raiz das árvores grandes pode aumentar, induzindo assim a maior chance de cavitação do xilema (HACKE et al., 2001; NEPSTAD et al., 2004; POORTER et al., 2010; SLIK et al., 2013). Além disso, alguns autores destacam que as árvores mais grossas estão mais intimamente ligadas às variações climáticas do que as árvores

finas (CLARK; CLARK, 1996; SAATCHI et al., 2013), o que subsidia a ideia de que os indivíduos amostrados dos subgrupos C4 e C5 responderam com maior sensibilidade às variações entre as estações chuvosa e seca nesta parte da Amazônia.

Nepstad et al. (2007) desenvolveram um estudo em parcelas com redução de precipitação na FLONA Tapajós, PA, e observaram que após 3 anos de experimento as árvores mais grossas amostradas foram as mais afetadas em termos de acúmulo de biomassa, sendo que este subgrupo de árvores foi o que apresentou a maior taxa de mortalidade. Isto denota que a redução da disponibilidade de água, mais evidente na estação seca, pode alterar o perfil de crescimento diamétrico arbóreo da comunidade vegetal (NEPSTAD et al., 2004).

4.3.3.2 Densidade de madeira

Ao se analisar os dados de incremento diamétrico arbóreo absoluto e relativo quando as árvores foram organizadas por subgrupos de densidade de madeira observou-se que os indivíduos com alta densidade apresentaram menor incremento ao longo do ano do que as árvores amostradas nos outros subgrupos (Figura 4.12). As árvores do subgrupo D1 apresentaram maior crescimento absoluto durante a maior parte do estudo, ao passo que as árvores do D2 predominaram em termos de IDA relativo. Nota-se, no entanto, que durante os meses que compreendem a estação seca a amplitude de diferença foi novamente menor entre os subgrupos amostrados. Nascimento et al. (2005) encontraram relação inversa entre densidade de madeira e crescimento diamétrico arbóreo em floresta tropical a 80 km de Manaus, AM, demonstrando que árvores deste subgrupo apresentam menor taxa de crescimento. Os resultados deste estudo indicam que esta seja uma resposta do menor custo de investimento e maior otimização do recurso hídrico que árvores com baixa densidade de madeira apresentam (KING et al., 2006), pois árvores com madeiras normalmente possuem copas menores e mais estreitas. Iida et al. (2012) mostraram num estudo com 145 espécies de uma floresta tropical na Malásia que árvores com densidade de madeira mais alta suportavam copas mais grossas e profundas, o que também mostra alta capacidade de produção de fotossintatos.

A maior amplitude de crescimento encontrada durante a estação chuvosa pode ser uma evidência de que árvores do subgrupo D3 tenhamde fato maior gasto energético na construção de tecidos, fato que lhe assegura maior proteção contra ataques de insetos (CHAVE et al., 2006) e estabilização demográfica, uma vez que árvores mais densas são mais

tolerantes ao estresse hídrico (BAKER et al., 2004) e outras perturbações ambientais, como rajadas de vento. Esta questão demográfica foi reportada por Fauset et al. (2012) no qual após um período longo com baixos índices de precipitação pluviométrica numa floresta tropical em Gana (África) as árvores de dossel apresentaram densidades de madeira mais alta.

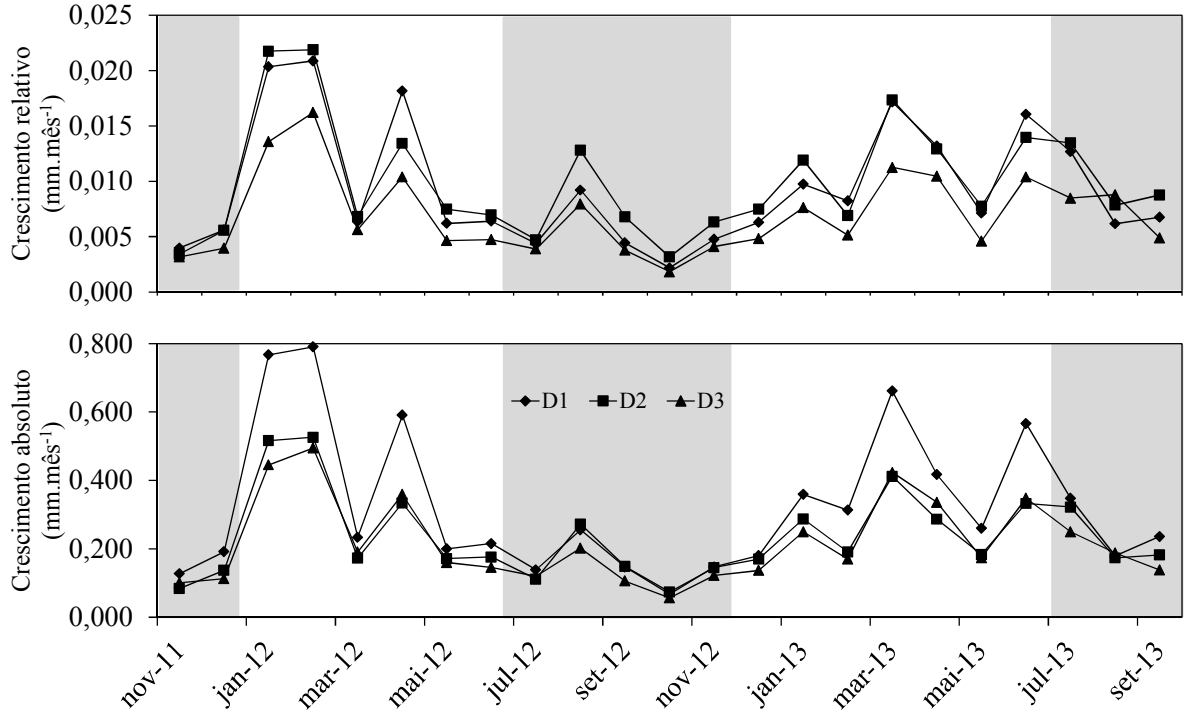


Figura 4.12. Variação de incrementodiamétrico arbóreo ao longo do estudo nos subgrupos de densidade de madeira. D1- Árvores com densidade de madeiraaté 0,55 g cm^{-3}; D2- Árvores com densidade de madeira entre 0,56 e 0,7g cm^{-3}; D3- Árvores com densidade de madeira acima de 0,7 g cm^{-3}.

A Figura 4.13 mostra que o crescimento absoluto acumulado ao longo do estudo foi maior no subgrupo D1, seguido pelo D2 e D3. Porém, o crescimento relativo mostrou que o subgrupo D2 apresentou maior valor de incremento diamétrico acumulado, seguido pelo subgrupo D1 e D3. Isto reforça a ideia de que árvores com maiores densidades de madeira crescem mais lentamente, pertencendo assim a estágios sucessionais tardios (LUGO; SCATENA, 1996). A inversão no perfil de crescimento relativo e absoluto entre os indivíduos amostrados em D1 e D2 pode indicar que indivíduos de ambos os subgrupos tiveram bom aproveitamento do recurso hídrico, especialmente durante a estação chuvosa, porém, considerando que a estação seca apresentou baixo armazenamento de água no solo

(Figura 4.5) é possível sugerir que o embolismo ou outras perturbações fisiológicas relacionadas ao déficit hídrico podem ter ocorrido em maior frequência nas árvores do subgrupo D1 (BAKER et al., 2004), o que proporcionalmente as fariam ter menor incremento diamétrico arbóreo.

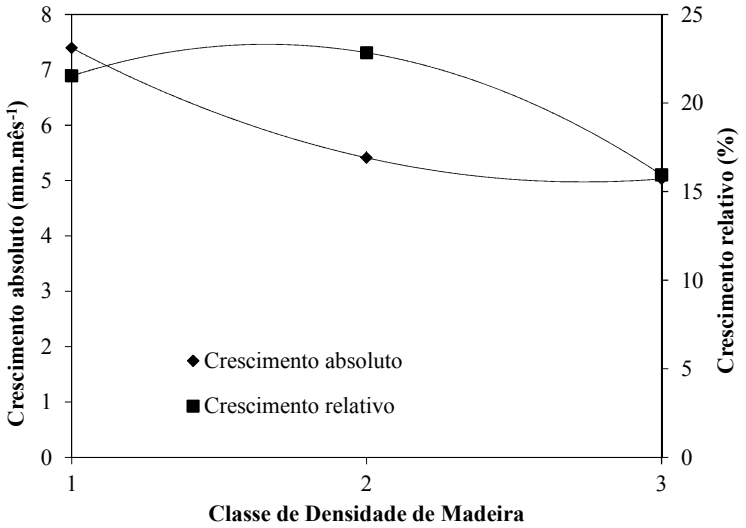


Figura 4.13. Variação de incrementodiamétrico acumuladoao longo do estudo dentro dos subgrupos de Densidade de madeira. D1- Árvores com densidade de madeiraaté 0,55 g cm^{-3};D2- Árvores com densidade de madeira entre 0,56 e 0,7g cm^{-3}. D3- Árvores com densidade de madeira acima de 0,7 g cm^{-3}.

Wiemann e Williamson (1988) mencionaram que pode ocorrer variação da densidade da madeira com a ontogenia da planta, fato que pode alterar o padrão de crescimento do indivíduo. Assim, pode ser que algumas espécies emergentes e de dossel e que apresentam alta densidade de madeira ainda sejam novas e estejam em estratos mais baixos da floresta, uma vez que a área apresenta histórico de perturbação ambiental recente (RICE et al., 2004; PYLE et al., 2008). Estas árvores poderiam apresentar alta taxa de incremento diamétrico arbóreo a fim de alcançarem estratos superiores e se prepararem para a reprodução (KING et al., 2005). Porém, de acordo com Kariuki et al. (2006), árvores com alta densidade de madeira podem permanecer com baixo ou nenhum crescimento durante anos, até que uma condição mais favorável lhe seja oferecida na floresta. Isto também pode ser o caso dos indivíduos amostrados no subgrupo D3, que apresentaram baixo valor de incremento diamétrico arbóreo ao longo deste estudo.

4.3.3.3Índice de iluminação de copa

O incremento diamétrico arbóreo absoluto dos indivíduos amostrados e organizados de acordo com índice de iluminação de copa ao longo do período de estudo foi maior no subgrupo IIC1. Os subgrupos IIC2 e IIC3 apresentaram curvas semelhantes (Figura 4.14). O subgrupo que apresentou menor IDA em termos absoluto foi o IIC5. Porém, em termos de incremento relativo houve alternância de meses com maior IDA entre os subgrupos IIC3 e IIC4. Novamente, observou-se que nos meses que compreende a estação seca nesta parte da Amazônia houve menor amplitude de diferença de IDA absoluto e relativo. Os resultados demostraram que as árvores mais iluminadas são as que apresentaram os maiores valores na taxa de incremento diamétrico ao longo do ano.

King et al. (2005) em estudo numa floresta tropical da Malásia observaram que dois fatores associados estiveram fortemente relacionados ao perfil de crescimento arbóreo, sendo um deles densidade de madeira e outro a interceptação da luz, sendo o tamanho da copa fator determinante na dinâmica de crescimento das árvores em regiões tropicais. Rüger et al. (2011) mostraram o efeito separado da luz e das classes de tamanho no crescimento arbóreo. Os autores viabilizaram um modelo testado com dados de campo e mostraram que a luz apresenta importante papel no ganho de biomassa do indivíduo, independente da classe de diâmetro da árvore. Porém, Poorter et al. (2003) destacaram relação entre altura da árvore e as dimensões da copa, reafirmando assim o papel desta variável na aquisição de carbono.

Por outro lado, os dados de incremento relativo mostraram que as árvores do subgrupo IIC1 não foram as que tiveram maiores valores de incremento ao longo do estudo, sendo os indivíduos dos subgrupos IIC3 e IIC4 os que mais se destacaram.

A mesma tendência de amplificação das distâncias nos valores de IDA relativo e absoluto durante a estação chuvosa evidencia que esta estação apresenta grande importância na dinâmica de crescimento da comunidade arbórea, seja em termos absolutos de sequestro de carbono ou relativo. Assim, num possível cenário de aumento de eventos climáticos extremos ou variação no padrão de precipitação na Amazônia a dinâmica de crescimento arbóreo pode ser alterada, com implicações no fluxo de carbono em escala local e regional. Isto pode se tornar preocupante levando a alterações na composição florística ou até mesmo num cenário mais debilitado de hiperdominância de alguns grupos taxonômicos (LÔBO et al., 2011; teer STAGE et al., 2013), uma vez que anomalias climáticas são previstas para os futuros anos na Amazônia (LI; FU; DICKINSON, 2006).

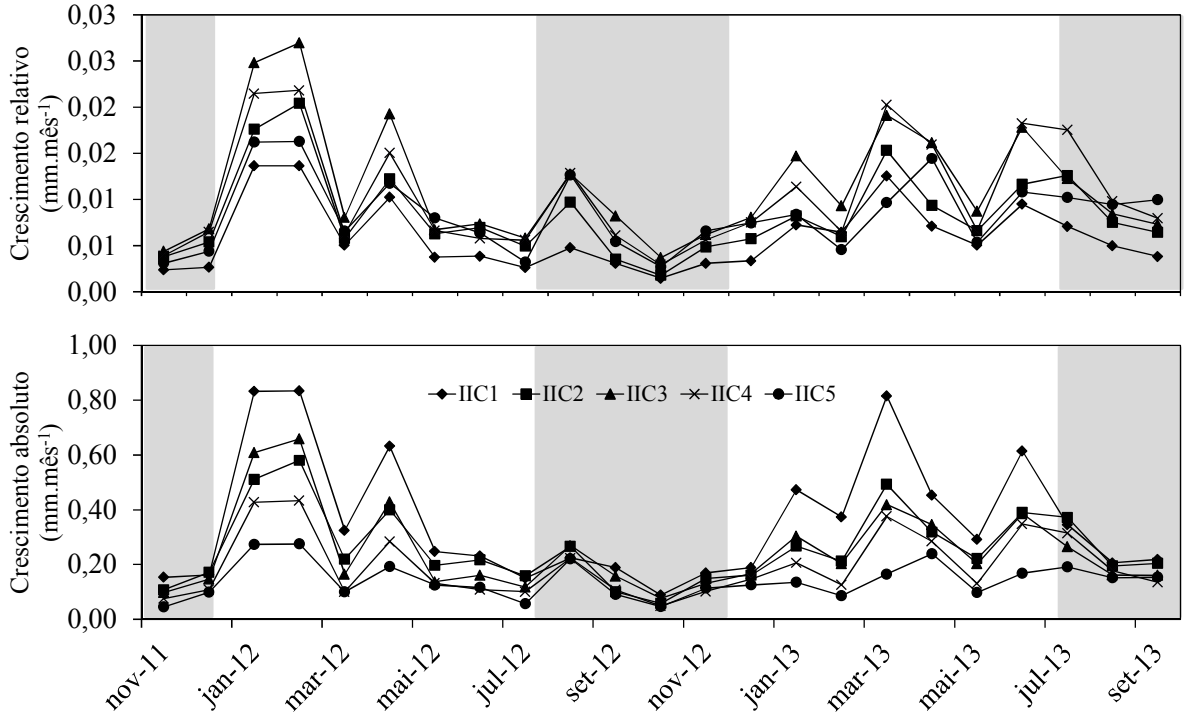


Figura 4.14. Variação de incremento diamétrico arbóreo ao longo do estudo nos subgrupos de Índice de iluminação de copa. IIC1- Árvores com completa exposição a luz direta vertical e lateral; IIC2- Árvores com mais do que 90% da luz vertical direta e somente pouco sombreada pela luz lateral; IIC3- Árvores com luz direta na ordem de 10-90% ou menos do que 10% de luz lateral; IIC4- Árvores com copas muito sombreadas e com pouca incidência de luz direta e IIC5- Árvores completamente sombreadas.

A Figura 4.15 mostra que para os valores acumulados de IDA absoluto as árvores do IIC1 foram as que mais cresceram ao longo deste estudo, porém, em termos de incremento relativo às árvores amostradas no IIC3 foram as que tiveram maior variação diamétrica.

Estes resultados de incremento relativo pode ser a explicação de que árvores com copasmuito iluminadas estejam submetidas à condição adversa de microclima, pois locais com maior exposição da radiação solar podem apresentar maior déficit de pressão de vapor e consequentemente alterações nas respostas estomáticas. Outro fator pode estar relacionado à taxa respiratória destes indivíduos que deve ser maior do que de árvores pouco iluminadas. Isso poderia aproximar ainda mais estes indivíduos do ponto de compensação luminoso (LARCHER, 2000), o que restringiria a capacidade de acumular carbono em forma de biomassa. Por outro lado, árvores com copas pouco iluminadas (IIC 5) apresentam limitações de luz para otimizarem o processo fotossintético, sendo que as árvores do subgrupo IIC3 são as que se encontram na situação intermediária.

Thomas (1996) citou que a árvore somente se estabiliza no ambiente e reproduz quando alcança grande exposição de sua copa a luz, sendo que as árvores do subgrupo IIC3 ainda se encontram parcialmente sombreadas. Este subgrupo de árvores amostradas pode

apresentar maior taxa de incremento diamétrico relativo por se encaixar nesta situação. Segundo Poorter et al. (2005) mencionaram que durante a trajetória de vida da planta ocorre diferentes processos de adaptação a luz e que pouco se conhece sobre a dinâmica de crescimento de árvores em condições intermediárias, sendo que estes resultados pode contribuir para a melhor compreensão da dinâmica de crescimento de árvores com estas características. Figueira et al. (2008) mostraram próximo a região deste estudo que após o corte seletivo de algumas espécies arbóreas árvores de porte intermediário que passaram a receber mais luz apresentaram maior taxa de incremento diamétrico arbóreo, destacando assim o importante papel da exposição da copa da radiação solar na determinação do perfil de crescimento arbóreo. Batista et al. (2014) desenvolveram um estudo numa floresta subtropical sobre a arquitetura de diferentes espécies arbóreas sob o mesmo regime de luminosidade e destacaram que as árvores de sub-bosque, ou seja, aquelas expostas a menor condição de luz foram as que mais cresceram em diâmetro. Os autores consideraram neste estudo 13 variáveis arquitetônicas e analisaram 80 indivíduos por espécie, o que reforça a tendência encontrada neste estudo.

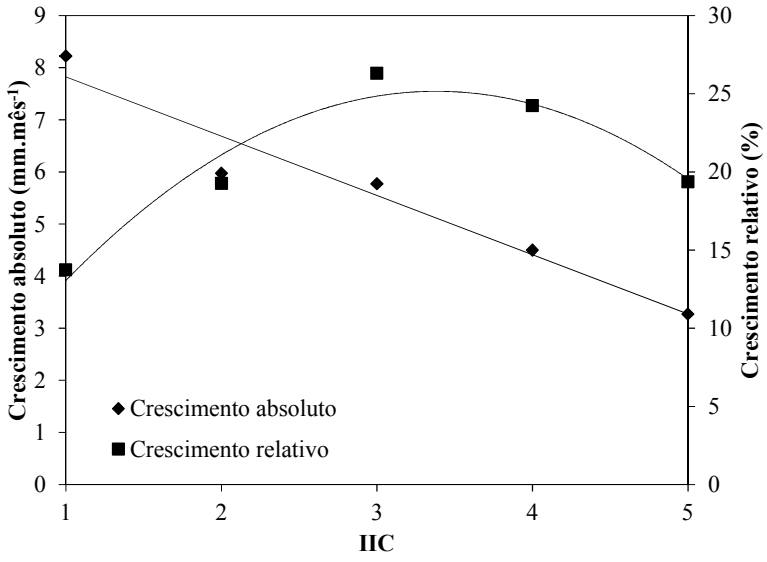


Figura 4.15. Variação de incremento diamétrico acumuladoao longo do estudo dentro dos subgrupos de Índice de iluminação de copa. IIC1- Árvores com completa exposição a luz direta vertical e lateral; IIC2- Árvores com mais do que 90% da luz vertical direta e somente pouco sombreada pela luz lateral; IIC3- Árvores com luz direta na ordem de 10-90% ou menos do que 10% de luz lateral; IIC4- Árvores com copas muito sombreadas e com pouca incidência de luz direta e IIC5- Árvores completamente sombreadas.

A análise conjunta dos dados mostrou que algumas variáveis apresentaram forte relação com incremento diamétrico arbóreo dos indivíduos nos diferentes subgrupos estruturais e funcionais nesta parte da floresta Amazônica. Optou-se neste trabalho em utilizar

o crescimento absoluto como variável dependente nas análise de regressão múltipla, uma vez que Clark e Clark (2011) destacaram que a medição do incremento diamétrico arbóreo relativo em floresta tropical de baixa latitude pode maximizar a variação de crescimento de árvores mais finas e reduzi-la em árvores grossas, conduzindo a uma diferente interpretação sobre o padrão ontogenético.

A regressão múltipla com o uso de variáveis dummies destacou que a umidade relativa do ar, o déficit hídrico e as temperaturas máxima e mínima foram os principais fatores que interferiram no incremento diamétrico arbóreo dos indivíduos amostrados (Tabela 4.3). Os demais subgrupos avaliados seguiram uma mesma tendência da comunidade como um todo, exceto os indivíduos do C1, C2, D3 e IIC1. Notou-se que para as árvores amostradas nos subgrupos estruturais C1 e C2 o número de dias com chuva e a radiação solar foram fatores que atuaram de forma distinta no incremento diamétrico arbóreo. Porém, para as árvores amostradas nos subgrupos funcionais D3 e IIC1 a umidade relativa do ar foi o principal fator que variou quando comparada a resposta que a comunidade teve como um todo.

Tabela 4.3. Regressão múltipla com o uso de variáveis dummies para o incremento diamétrico arbóreo (IDA) e fatores climáticos na floresta Amazônica. UR-Umidade relativa do ar (%), Ch - número de dias com chuva no mês, Def - défifit hídrico (mm), Tmx - temperatura máxima (ºC), Tmn - temperatura mínima (ºC), Rad Radiação global ($W.m^{-2}.s^{-1}$). Teste significativo α=0,000; F=1,649; R^2=0,14.

		Costante	UR	Ch	Def	Tmx	Tmn	Rad
IDA (Comunidade)	*FAMZ*	2,113	0,0012	#	-0,0023	-0,183	0,1573	#
IDA (C1)	*FAT*	**-13,82***	#	0,02	#	#	-0,03	**0,00067***
IDA (C2)	*FAT*	**0,965****	#	0,02	#	#	-0,03	0,001
IDA (D3)	*FAMZ*	2,113	**0,0022***	#	-0,0023	-0,183	0,1573	#
IDA (IIC1)	*FAMZ*	2,113	**0,0019***	#	-0,0023	-0,183	0,1573	#

Dentre todos os fatores climáticos utilizados no modelo (umidade relativa do ar, números de dias com chuva, déficit hídrico, temperatura máxima, mínima e radiação solar), apenas aqueles com influência significativa na variável dependente (IDA) foram apresentados na tabela. *p<0,05; **p<0,01; # valor não significativo da variável no modelo.

Rowland et al. (2013) mostraram que precipitação, déficit hídrico e o conteúdo de água no solo influenciaram positivamente o crescimento dendrométrico das árvores amostradas na Amazônia Peruana. Estas variáveis de precipitação e "número de dias com chuva no mês" apresentaram fortes correlações com o incremento diamétrico arbóreo numa floresta tropical no Quênia (GLINIARS et al., 2013). Pelo fato de fatores como temperatura foliar alterar a condição de fluxo de carbono para o mesofilo das folhas via estômatos

(LLOYD; FAQUAHAR, 2008), a precipitação pluviométrica poderia atenuar esta situação e permitir maior fixação de carbono pela planta, sendo que a maior frequência de dias chuvosos poderia promover uma situação favorável ao desenvolvimento diamétrico dos indivíduos desta comunidade.

O déficit hídrico influenciou o perfil de incremento diamétrico dos indivíduos do subgrupo D3 e IIC1. Este fato denota que a escassez de água no solo pode ser um atributo do sistema edáfico que apresenta interferência direta na dinâmica de crescimento arbóreo (ROWLAND et al., 2013), com destaque para árvores com baixas densidades de madeira, que apresentam maior otimização da água para o transporte hídrico devido às condições anatômicas do seu sistema vascular (JASEN; NARDINI, 2014) e em condições de déficit hídrico têm maior chance de sofrer cavitação do xilema.

A variável temperatura máxima foi inversamente correlacionada com o IDA absoluto dos indivíduos amostrados no D3 e IIC1, o que pode evidenciar que estas árvores com maiores densidades e mais iluminadas estejam de fato sofrendo alguma perturbação fisiológica durante a estação seca conforme descrito anteriormente, pois altas temperaturas causam danos no aparato fotossintético reduzindo assim a capacidade de absorção de CO_2 (HÜVE et al., 2011). Cabe ressaltar que estas árvores estão num habitat onde ocorrem as temperaturas médias mais elevadas do planeta (WAGNER et al., 2014).

Gates (1964) destacou que as folhas mais altas do dossel estão associadas às maiores temperaturas, o que indica que árvores mais grossas, provavelmente são maiores e apresentam as copas mais vulneráveis a esta condição. Tribuzy (2005) estudou as variações na temperatura foliar e assimilação de carbono numa floresta na Amazônia Central e encontrou que a temperatura média da folha esteve aproximadamente 6ºC mais elevada do que a temperatura média do ardurante a maior parte do estudo. Esta mesma tendência pode ter ocorrido durante este estudo, induzindo a planta a maior necessidade de fechamento estomático durante a estação seca. Isto é reforçado por Lloyd e Farquhar (2008), que destacaram que o aumento da temperatura foliar pode diminuir a taxa de transporte de elétrons, o que interfere diretamente na assimilação de carbono.

Embora alguns autores tenham encontrado relações positivas entre temperatura e crescimento diamétrico arbóreo (TOLEDO et al., 2013; ROWLAND et al., 2013) diversos trabalhos têm reportado a relação inversa entre estas duas variáveis (CLARK et al., 2003; CLARK; CLARK; OBERBAUER, 2010, CALRK; CLARK; OBERBAUER, 2013). Provavelmente regiões tropicais que experimentam frentes frias ou inversões térmicas sejam

menos sensíveis ao aumento da temperatura mínima, pois neste caso, o efeito da amplitude térmica pode ser minimizado. Toledo et al. (2013) encontraram relações positivas entre temperatura e crescimento arbóreo, porém os autores discutem que a região é regularmente atingida por períodos de baixas temperaturas. Observou-se nesta tese, especificamente na região de Santa Virgínia, que os altos coeficientes de determinação encontrados entre temperatura mínima e crescimento arbóreo podem ser a indicação de minimização do efeito da amplitude térmica, sendo que esta parte da floresta tropical Atlântica experimenta frequentemente períodos de baixas temperaturas.

Porém, este não é o caso desta parte da Amazônia oriental. Assim, sugere-se que os indivíduos amostrados na comunidade arbórea apresentaram redução na taxa de incremento devido às altas temperaturas encontradas durante as estações secas que provavelmente se relacionaram a temperatura foliar e capacidade fotossintética das folhas (TRIBUZZY, 2005). Cabe destacar que Domingues et al. (2005) e Domingues, Martinelli e Ehleringer (2013) desenvolveram estudos ecofisológico na Amazônia e não observaram variações significativas na maior parte dos indivíduos analisados quanto a assimilação de carbono, sugerindo a importância da respiração autotrófica na sazonalidade dos fluxos de carbono. Assim, sugere-se que a temperatura máxima induziu as plantas amostradas a maior taxa respiratória diurna, uma vez que esta variável normalmente ocorre em períodos entre 10 e 15 h.

O fato das árvores do IIC5 não apresentarem influência significativa pela variação de luz, destaca que este subgrupo foi menos influenciado por esta variável na área de estudo, uma vez que este perfil de copa está periodicamente numa condição sombreada. Análises de regressões lineares isoladamente nos períodos secos e chuvosos não destacaram o efeito negativo e significativo da radiação solar no incremento diamétrico de nenhum subgrupo, conforme mostra a Tabela 4.4.

Clark, Clark e Oberbauer (2013) destacaram não haver relação significativa entre radiação solar e produção de biomassa aérea, sendo encontrada apenas relação inversa com temperatura, conforme os resultados de dez anos de estudo em floresta tropical na América Central. Segundo os autores, esta ausência de relação com a radiação contraria a hipótese de que esta variável ambiental é um dos principais fatores que operam na produtividade primária em florestas tropicais (CLARK; CLARK, 1994; LLOYD; FARQUHAR, 2008).Pelo fato de árvores mais iluminadas estarem expostas a maior quantidade de energia, pode ser que estes indivíduos também estejam sob temperaturas mais elevadas. A relação entre temperatura e radiação pode estar relacionada à diminuição da umidade relativa do ar, o que conduz o

microclima a uma situação de menor déficit de pressão de vapor (DPV). Pelo fato desta condição estar diretamente associada à variação na resposta estomática (EAMUS et al., 2013) pode-se supor que tenha alterações na absorção de carbono pelos indivíduos amostrados no IIC1 e IIC2, o que explicaria a relação negativa com radiação solar.

Tabela 4.4. Valores dasregressões lineares entre o incremento diamétrico arbóreo absoluto dos indivíduos amostrados nos diferentes subgrupos estruturais e funcionais e radiação global ($Wm^{-2}s^{-1}$) na comunidade estudada.

	Estação seca		Estação chuvosa	
Subgrupo funcional	r^2	p	r^2	p
C1	0,12	0,72	-0,23	0,46
C2	0,05	0,87	-0,33	0,29
C3	-0,15	0,65	-0,21	0,50
C4	-0,13	0,69	-0,40	0,19
C5	-0,26	0,43	-0,19	0,54
D1	-0,09	0,78	-0,25	0,43
D2	0,04	0,88	-0,35	0,25
D3	-0,02	0,95	-0,25	0,42
IIC1	-0,06	0,85	-0,31	0,31
IIC2	-0,09	0,78	-0,24	0,43
IIC3	0,05	0,88	-0,34	0,26
IIC4	-0,05	0,87	-0,17	0,59
IIC5	0,18	0,59	-0,19	0,54

Dong et al. (2012) desenvolveram estudo em quatro florestas tropicais e observaram que as variáveis climáticas radiação solar e temperatura juntas foram os fatores que influenciaram o incremento diamétrico arbóreo, porém, ao se analisar isoladamente cada fator climático, os autores não mostraram influência no padrão de crescimento das árvores, concluindo que tais resultados podem explicar possíveis conflitos existentes na literatura em relação à influência da radiação no incremento diamétrico arbóreo.

4.3.4 Análise de ordenação dos grupos funcionais

A análise de ordenação que melhor separou as unidades amostrais foi quando os dados foram organizados por subgrupos de classes de tamanho. Esta análise obteve *stress* de 0,03157, sendo que o eixo 1 teve 97% de explicação, sendo a referência para a interpretação destes dados. Este eixo mostrou clara separação dos subgrupos amostrados (Figura 4.16, A). A justificativa de haver uma única unidade amostral no subgrupo C5 é que ao estabelecer os valores médios de classe de diâmetro de todos os indivíduos da mesma espécie a média normalmente se desviava para baixo devido ao conjunto de dados apresentarem indivíduos deste nível taxonômico com árvores grossas e finas, porém, dos 12 indivíduos da espécie *Caryocar villosum* (Caryocaraceae), 10 apresentavam DAP acima de 100 cm e dois apresentavam DAP acima de 82 cm.

A ordenação dos dados quando organizados por subgrupos de densidade de madeira apresentou *stress* de 0,02971 e não mostrou perfil muito claro de separação das unidades amostrais, uma vez que o eixo 1 foi o que explicou a maior parte dos dados e as unidades amostrais se distribuíram desde o lado positivo até o negativo (Figura 4.16, B).

Para a ordenação dos dados quanto ao índice de iluminação de copa agruparam-se todos os valores de cada espécie que em média apresentavam IIC entre um e dois num único subgrupo, formando o IIC1-2. Por outro lado, a categoria chamada IIC4-5 agrupou unidades amostrais referentes a subgrupos IIC4 e IIC5, ou seja, indivíduos que apresentavam copas muito ou totalmente sombreadas. Assim, não foi possível separar os indivíduos nos mesmos subgrupos descritos até este momento no trabalho, pois não houve indivíduos com copa zero, que nesta ordenação pudessem gerar valores entre zero e um. Esta ordenação obteve *stress* de 0,02944 e baseado no eixo 1, o qual teve 97% de explicação, nota-se que as unidades amostrais referentes as árvores com copas muito iluminadas estão bem separadas das unidades amostrais que representam árvores com copas pouco iluminadas. Dentre as unidades amostrais que representam árvores com copas parcialmente iluminadas nota-se que há sutil separação nos subgrupos IIC2-3 e IIC3-4 (Figura 4.16, C).

Assim, estes dados indicam que os subgrupos funcionais de classes de diâmetro e índice de iluminação de copa foram bons preditores da dinâmica do incremento arbóreo nesta parte da floresta Amazônica e tais características podem ser consideradas em estudos que envolvam modelos que acoplem o perfil médio de crescimento e a estrutura da comunidade arbórea.

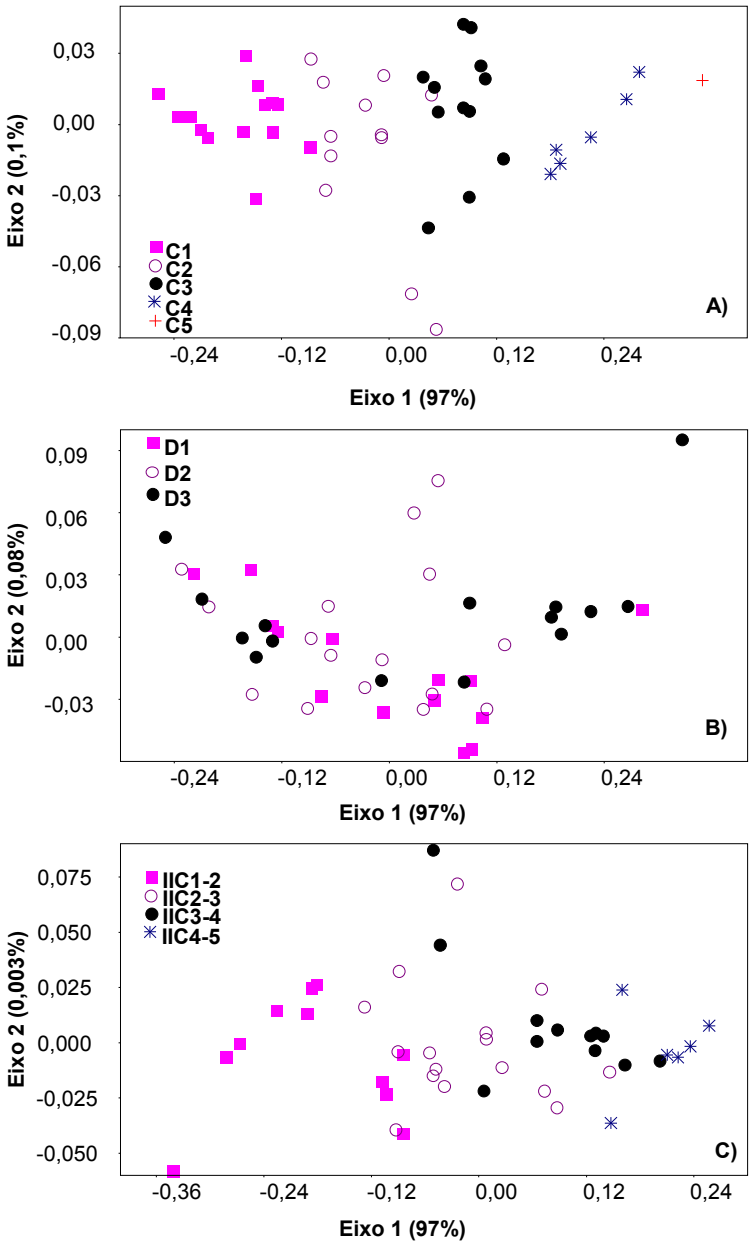


Figura 4.16. Figura representando a ordenação dos indivíduos amostrados e organizados por subgrupos de classe de tamanho, densidade de madeira e índice de iluminação de copa a partir da análise *Non Metric Multidimensional Analyses* (NMDS). A configuração foi produzida a partir da matriz de distância de Bray-Curtis. Em A) – ordenação dos dados organizados por subgrupos de densidade de madeira; em B) – ordenação dos dados organizados por índice de iluminação de copa. Os valores foram agrupados de acordo com o valor médio do índice de iluminação de copa. Em C) – ordenação dos dados organizados em subgrupos de classes de diâmetro.

4.3.5 Produção de serapilheira

A produção anual de serapilheira foi estimada em 7,1 Mg $ha^{-1}ano^{-1}$, sendo que a maior quantidade de material decíduo foi registrada durante as estações secas (julho-dezembro). O maior valor mensal registrado ocorreu em agosto de 2013

(2092,95 kg $ha^{-1}mês^{-1}$) e o mês que registrou a menor produção de serapilheira foi janeiro de 2012 (219,09 kg ha^{-1} $mês^{-1}$). A Figura 4.17 mostra que a precipitação apresentou curva inversa à quantidade de material decíduo.

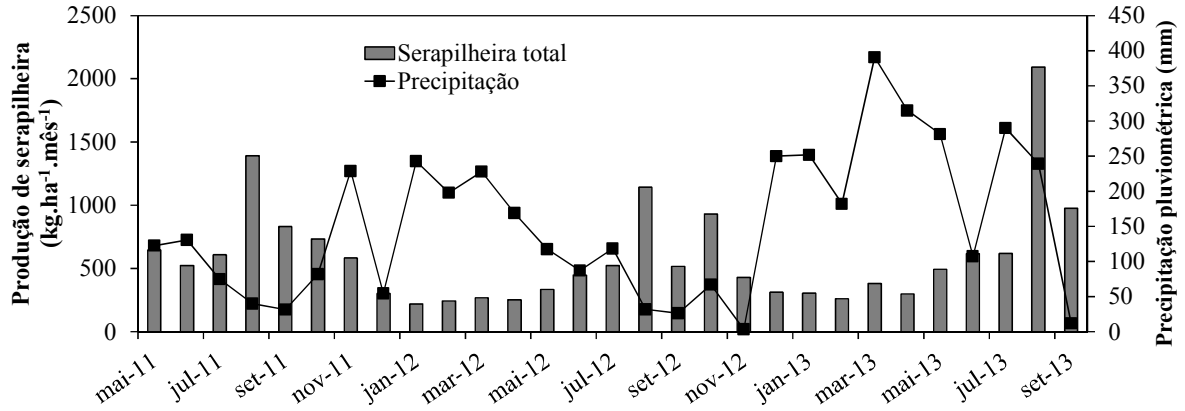


Figura 4.17. Produção de serapilheira ao longo do período de estudo. Barras cinzas representam a produção de serapilheira em kg.ha.$mês^{-1}$ e linha preta contínua representa a precipitação.

Ao se comparar a curva obtida para os valores médios mensais entre os anos de 2000 e 2005 (Figura 4.18), nota-se semelhança tanto nas quantidades produzidas mensalmente, quanto na tendência de aumento e decréscimo ao longo de um ano, sendo que o mês de agosto foi o que registrou a maior queda de serapilheira pela comunidade arbórea. Este valor pode variar na Amazônia, uma vez que a estação seca também varia em número de meses e intensidade de regime hídrico (VIEIRA et al., 2004). No entanto, Smith, Gholz e Oliveira (1998), reportaram produção de 9,7 Mg $ha^{-1}ano^{-1}$ numa floresta próximo a região de Santarém, PA. Os autores encontraram produção quase duas vezes maior durante a estação seca que ocorre entre julho e dezembro e enfatizaram que o predomínio de espécies com características decíduas pode otimizar este aporte do material nos coletores. Barlow et al. (2007) comparando floresta primária e secundária na Amazônia encontraram produção de serapilheira na ordem de 9,4 e 12,4 Mg $ha^{-1}ano^{-1}$, respectivamente. Assim, observa-se que os valores encontrados neste estudo estão dentro do intervalo esperado para uma floresta madura desta região da Amazônia (NEPSTAD et al., 2002).

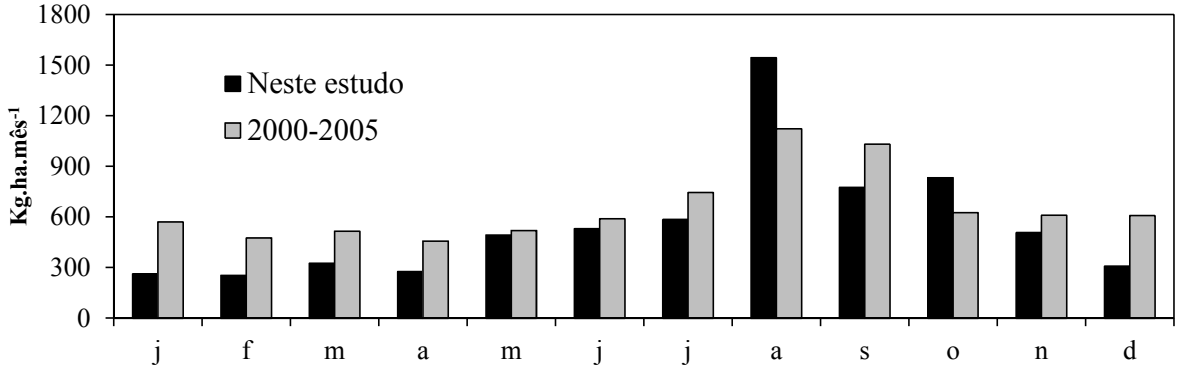


Figura 4.18. Comparação da média de produção de serapilheira mensal ao longo do período deste estudo com a média mensal obtida entre os anos de 2000 e 2005 em kg.ha.mês^{-1}.

As frações de serapilheira apresentaram curvas relativamente semelhantes ao longo do período de estudo (Figura 4.19), sendo que a fração foliar foi a proporcionalmente mais relevante no perfil de deposição do material nos coletores. Nota-se que apenas em outubro, novembro e dezembro de 2011 esta fração não predominou nas amostras coletadas. A Figura 4.23 mostra que 58% do material aportado foram compostos por folhas, 19% por caules (<2 cm de diâmetro), 8% por partes reprodutivas e 15% composto por miscelânea. Estes valores estão próximos aos encontrados nesta mesma parcela de estudo durante os anos de 2000 e 2005, com pequena variação na porcentagem de folhas e miscelânea (Figura 4.20). Deve-se mencionar que esta metodologia desconsidera a massa perdida por herbivoria (ARAGÃO et al., 2009; CLARK; CLARK; OBERBAUER, 2013), além de possivelmente apresentar falhas na estimativa dos frutos na fração partes reprodutivas, pois o material pode estar vulnerável a coleta por animais, o que subestimaria o valor encontrado (CLARK et al., 2001; BARLOW et al., 2007).

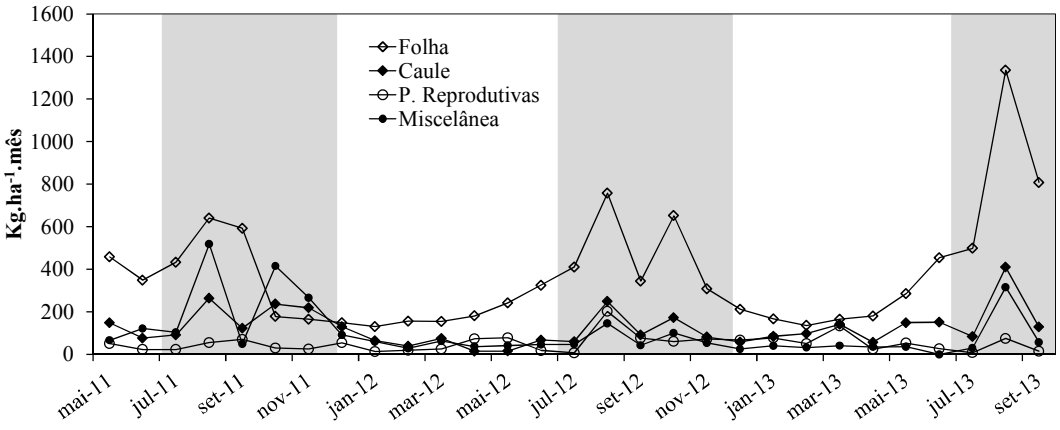


Figura 4.19. Variação mensal na produção das frações de serapilheira ao longo do período de estudo em kg ha^{-1} mês^{-1}.

O predomínio de folhas formando a serapilheira tem sido reportado por diversos autores, sendo que esta não é uma característica exclusiva de florestas tropicais da Amazônia (BRAY; GORHAN, 1964; DOMINGOS et al., 1997; SUNDARANPADIAN; SWAMY, 1999, SILVA et al., 2009; CHAVE et al., 2010).

Smith, Gohlz e Oliveira (1998) encontraram aproximadamente 13% da produção de serapilheira composta por partes reprodutivas e mencionaram que em florestas tropicais de terras baixas o valor desta fração corresponde entre 2,5% e 13% do total amostrado. Os caules menores do que 2 cm apresentaram maior queda nos meses de agosto, o que difere da explicação de alguns autores que sugerem a maior produção desta fração na estação de chuvas, quando ocorre ação mecânica mais intensa (MENEZES et al., 2010; VIDAL et al., 2007).

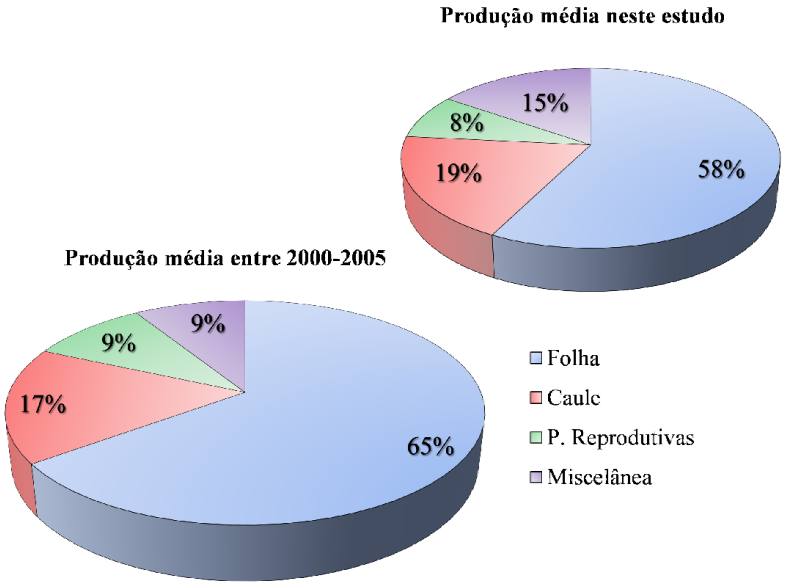


Figura 4.20. Distribuição das frações constituintes da serapilheira ao longo do período de estudo na floresta Amazônica.

As análises de regressões lineares evidenciaram que algumas variáveis meteorológicas influenciaram significativamente a produção de serapilheira total, sendo que as variáveis relacionadas à questão hídrica apresentaram relação negativa e as variáveis relacionadas à temperatura e radiação apresentaram influência positiva na produção do material decíduo (Figura 4.21). Kim et al. (2012) mostraram que a produção de folhas na serapilheira apresentou curva muito semelhante a da radiação solar durante cinco anos de estudos na Floresta Nacional dos Tapajós, e que provavelmente esta variável climática esteja fortemente relacionada a produção de serapilheira total.Provavelmente, isto seja reflexo do perfil climático dos dias ensolarados da estação seca, que apresentam altas temperaturas e

pouca (ou nenhuma) quantidadede chuva. Este cenário acarreta algumas consequências para o sistema, como por exemplo, a diminuição da disponibilidade de água no solo, aumento da evapotranspiração e aumento da respiração autotrófica. Esta situação pode induzira comunidade à deciduidade durante esta estação, uma vez que a diminuição da disponibilidade hídrica pode acarretar em custos fisiológicos e bioquímicos para as plantas (LARCHER, 2000).

No entanto, Silva et al. (2009) desenvolveram estudo sob condições controladas de precipitação na floresta de Caxiuanã, PA, e mostraram que a temperatura do solo a 5 cm de profundidade apresentou influência positiva na produção do material decíduo. Brando et al. (2008), num estudo com exclusão de chuva próximo a parcela deste estudo observaram que a serapilheira foi o componente menos afetado pela redução da precipitação pluviométrica, sendo que no quarto ano de exclusão de chuvas, o aporte do material na parcela controlada foi somente 10% menor do que na parcela controle, e após o término do experimento, a produção de serapilheira foi 2% maior na área que estava sob controle de precipitação.

A Figura 4.22 mostra que houve relação entre as curvas de serapilheira e crescimento absoluto. A análise de correlação de *Spearman* evidenciou que o a produção de serapilheira total relacionou-se inversamente com o crescimento absoluto das árvores amostradas (r= -0,43; p= 0,03). O crescimento relativo também apresentou as mesmas correlações, porém com menor nível de significância (r = -0,40; p = 0,05). Isto reforça a hipótese de que na estação seca desta região, a queda das folhas interfere diretamente na assimilação de carbono, promovendo crescimento menor do que na estação chuvosa, quando ocorre maior incremento diamétrico arbóreo e menor quantidade de folhas na serapilheira produzida.

Alguns fatores da comunidade arbórea podem influenciar diretamente a produção de serapilheira, sendo um deles a abertura de dossel da floresta, que em comunidades perturbadas apresentam maior quantidade de clareiras. Celentano et al. (2011) encontraram relação inversa entre abertura de dossel e produção de serapilheira em floresta tropical da Costa Rica e mencionaram que a alta produção de serapilheira e devolução de nutrientes para o ambiente pode ser uma característica de regeneração do ecossistema. Relação semelhante entre dossel e produção de serapilheira foi encontrada por Martius et al. (2004) na Amazônia Ocidental, fato que pode indicar o grau de regeneração de uma determinada comunidade.

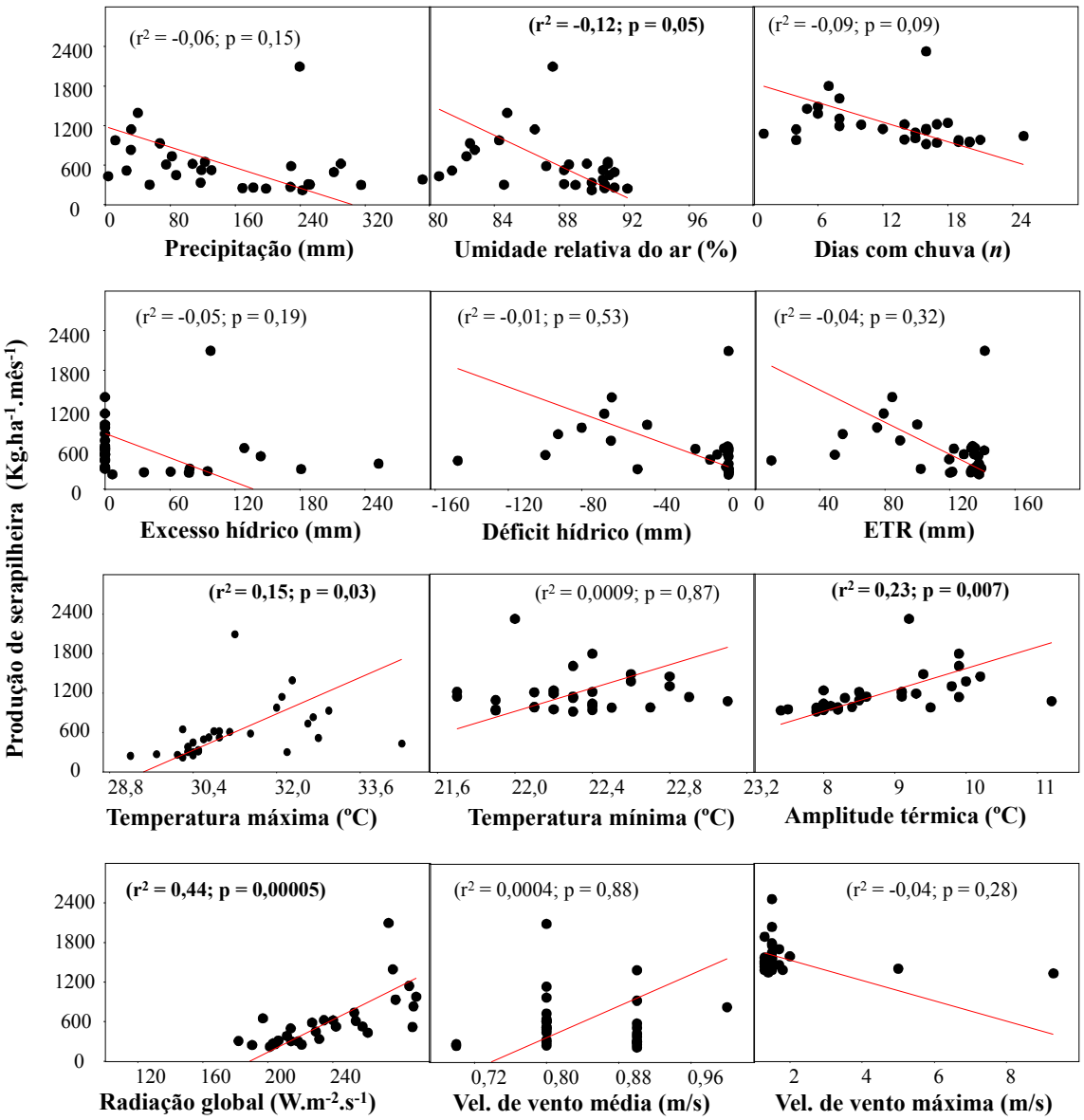


Figura 4.21. Regressões lineares entre Incremento diamétrico arbóreo absoluto (mm mês^{-1}) e variáveis meteorológicas ao longo do período de estudo.

Outro fator de grande relevância para a produção de serapilheira é a diversidade de espécies da comunidade, uma vez que locais com maior diversidade biológica podem apresentar indivíduos com distintas características fenológicas (O´BRIEN et al., 2008). Segundo Vieira et al. (2004), a área deste estudo apresenta alto índice de diversidade biológica (Shannon-Winner = 4,37), o que pode apresentar grande variabilidade de espécies com diferentes características deciduais. Tang et al. (2010) mostraram que o padrão de deposição de serapilheira se diferenciou em áreas mais biodiversas e que provavelmente a arquitetura do dossel, bem como alguns fatores relacionados a idade das árvores poderiam interferir diretamente na quantidade de serapilheira produzida.

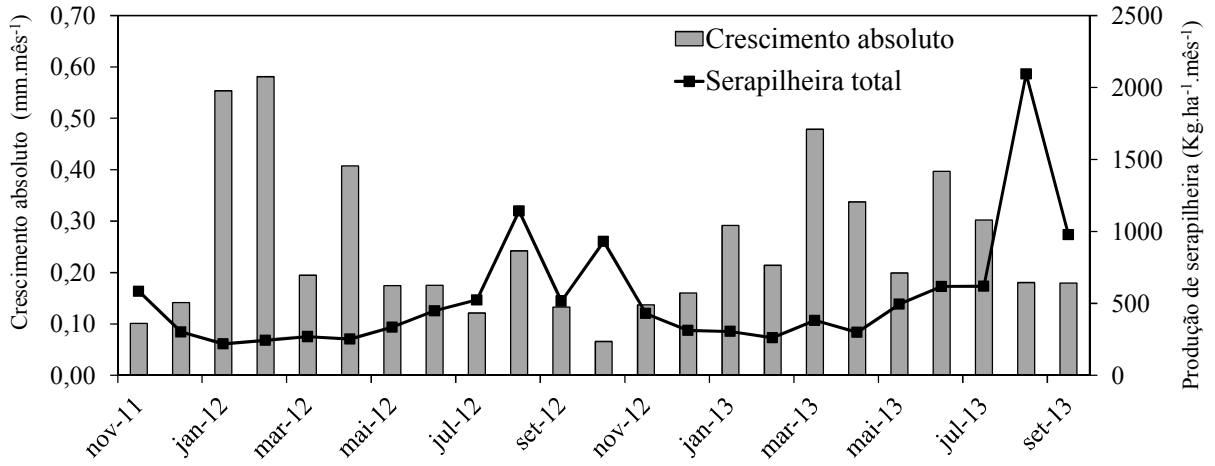


Figura 4.22. Variação na produção de serapilheira total e incrementodiamétrico arbóreo absoluto na área de estudo. As barras representam o valor médio de crescimento arbóreo (mm.mês^{-1}) e a linha representa o valor médio da produção de serapilheira total (kg ha^{-1} mês^{-1}).

Desta forma, os resultados apresentados e discutidos neste capítulo não fornecem subsídios para inferir que a comunidade apresenta anomalias na quantidade e sazonalidade da produção de serapilheira. Apesar de não ter analisado nutricionalmente o material aportado, este estudo sugere que o aporte de serapilheira segue ritmo dentro do esperado para florestas tropicais maduras.

4.4 Conclusão

Os resultados encontrados evidenciam que a comunidade arbórea desta parte da floresta Amazônica oriental apresenta taxa de incremento diamétrico arbóreo anual semelhante a encontrada porVieira et al. (2004), mostrando que a comunidade desta floresta não apresentou,no período deste estudo, respostas de perturbação acentuada após os eventos de seca de 2005 e 2010 e nem alterou o perfil de incremento uma década depois.

O perfil de incremento arbóreo na comunidade estudada mostrou variação no IDA ao longo do ano, sendo caracterizados dois perfis, um que ocorre durante a estação chuvosa e outro durante a estação seca. A temperatura máxima foi a variável climática que provavelmente limitou o incremento arbóreo nos indivíduos amostrados devido ao aumento da respiração diurna, ao passo que precipitação e "número de dias com chuva" foram as variáveis que promoveram o incremento diamétrico arbóreo. Estes resultados chamam a atenção para futuros cenários de extremos climáticos e alteração no padrão de precipitação desta área da Amazônia, que poderá sofrer severos efeitos de secas prolongadas.

Os grupos e subgrupos eleitos neste trabalho mostraram que existem particularidades em características estruturais e funcionais que podem determinar o maior incremento diamétrico e consequentemente o maioracúmulo de biomassa no caule. Porém, esta tendência ficou destacada durante as estações chuvosas, onde as amplitudes de diferenças entre crescimento nos subgrupos foi mais evidente. O crescimento arbóreo das árvores grossas se mostrou bastante influenciado por variações ambientais. Dentre os subgrupos de densidade de madeira as árvores amostradas no subgrupo D3 foram as menos sensíveis a tais variações, sendo que os indivíduos com densidade de madeira leve ou intermediária apresentaram maiores taxas de crescimento anual. Os indivíduos com copas mais iluminadas foram aqueles que mostraram papel fundamental no incremento diamétrico absoluto e as árvores parcialmente sombreadas aquelas que proporcionalmente crescem mais.

A produção de serapilheira mostrou ser sincronizada com as estações de seca e chuva e apresentou valores próximos aos encontrados entre os anos de 2000 e 2005, o que reforça que os eventos de secas prolongadas de 2005 e 2010 não alteraram o padrão de produção do material decíduo e nem as proporções de frações analisadas. Temperatura e radiação solar mostraram ser os principais fatores climáticos que governam a queda do material arbóreo no solo da floresta.

Tanto para o ganho de carbono via incremento diamétrico arbóreo quanto para a perda via serapilheira observou-se que temperatura máxima e precipitação desenvolvem papeis importantes na dinâmica da comunidade estudada, cabendo ressaltar que amplitude térmica também apresentou influência em ambos os casos.

5. INCREMENTO DIAMÉTRICO ARBÓREO E PRODUÇÃO DE SERAPILHEIRA EM DUAS FLORESTAS TROPICAIS BRASILEIRAS: O CASO DAS FLORESTAS ATLÂNTICA E AMAZÔNICA

Resumo

As florestas tropicais desempenham importante papel no ciclo do carbono por serem grandes reservatórios de biomassa vegetal. A heterogeneidade da composição florística e variáveis climáticas em florestas tropicais faz com que cada comunidade apresente um ritmo de crescimento arbóreo e produção de serapilheira específico, de forma que algumas comunidades de florestas tropicais possuam maior eficiência no sequestro do carbono do que outras. Assim, a comparação da dinâmica de incremento diamétrico arbóreo e produção de serapilheira entre as florestas Amazônica e Atlântica torna-se fundamental para se conhecer como estas florestas absorvem e emitem carbono. Desta forma, o objetivo deste capítulo foi comparar o perfil de incremento diamétrico arbóreo e a produção de serapilheira em duas florestas tropicais de Terras Baixas, sendo uma na Amazônia e outra na Mata Atlântica. Para tanto, o perfil de IDA foi avaliado por meio de 467 bandas dendrométricas instaladas em árvores de diferentes famílias na floresta Atlântica e 850 bandas em árvores da floresta Amazônica. As medidas foram realizadas mensalmente com o auxílio de um paquímetro digital. A produção de serapilheira foi estimada a partir de 40 coletores instalados em duas parcelas de 1 ha cada na floresta Atlântica e 64 coletores instalados numa área de 19 ha na floresta Amazônica. O balanço hídrico mensal mostrou que o déficit hídrico e a capacidade de armazenamento de água no solo da floresta Amazônica foi menor do que o da floresta Atlântica dentro de um ano. A média de incremento absoluto e relativo foi maior na floresta Amazônica do que na Atlântica (64,6% e 57,5%, respectivamente). Em ambas as florestas houve diminuição do incremento diamétrico arbóreo no início da estação seca, sendo que esta tendência foi mais evidente na floresta Amazônica, na qual o menor valor médio de crescimento arbóreo durou o período de menor índice pluviométrico. As variáveis que apresentaram maior influência no IDA das árvores na floresta Atlântica foram "número de dias com chuva" no mês, temperatura mínima e radiação solar, ao passo que na floresta Amazônica as variáveis foram umidade relativa do ar, déficit hídrico, temperatura máxima e mínima. Os indivíduos com copas mais iluminadas apresentaram grande importância na dinâmica de incremento diamétrico. A NMDS mostrou uma clara ordenação dos subgrupos estruturais e funcionais organizados por classes de tamanho e índice de iluminação de copa. A estimativa de produção de serapilheira foi 20% maior na floresta Amazônica e a estação com menor valor de precipitação apresentou relação com os maiores valores de aporte em ambas as florestas. A fração predominante nas amostras foi a folha em ambos os biomas e a curva de incremento diamétrico arbóreo na floresta Amazônica foi antagônica a de produção de serapilheira. Estes resultados sugerem que as duas florestas apresentam diferentes taxas de incremento diamétrico arbóreo e diferentes valores de produção de serapilheira. Porém, nota-se que em ambas as florestas a diminuição da precipitação parece ser um sinalizador muito importante que pode interferir na fenologia, seja em termos de despertar a brotação ou de diminuir o investimento em desenvolvimento somático.

Palavras chave: Floresta tropical. Dendrometria. Crescimento arbóreo. Grupos funcionais. Carbono.

Abstract

Tropical forests play an important role in the global carbon cycle because they are large reservoirs of tree biomass. The heterogeneity of the floristic and climatic variables in tropical forests means that each community exhibits distinct rates of tree growth and litterfall production, so that some communities of tropical forests are more efficient in sequestering carbon than others. Although some studies have documented the profile of tree growth and litterfall in the Amazon and Central America, few studies have measured these ecological attributes in the Atlantic forest, the second largest rain forest in South America.Comparing the dynamics of tree growth and litterfall production between the Amazon and Atlantic forests is crucial to understand how these forests absorb and emit carbon, since tree growth represents the input of aboveground carbon into the ecosystem and litterfall the output. Thus, the aim of this chapter was to compare the profile of tree diametric increment and litterfall production in two tropical lowland forest sites, one in the Amazon and the other in the Atlantic forest.The profile of tree growth was measured using 467 dendrometer bands fitted to tree in the Atlantic forest and 850 bands in the Amazon rainforest. The measurements of tree diameter increment were performed monthly with digital calipers. Litterfall production was estimated from 40 traps installed on two plots of 1 ha each in the Atlantic forest and 64 traps in an area of 20 ha in the Amazon rainforest site. The monthly water balance showed that the water deficit and the ability to store water in the soil of the Amazon forest site were lower than that of the Atlantic forest site within a year. The mean absolute and relative tree diametric increment rates were higher in the Amazon rainforest than in the Atlantic (64.6% and 57.5%, respectively). In both forests, diametric growth of the trees decreased at the beginning of the dry season; this trend was more evident in the Amazon forest, in which the lower mean tree growth lasted throughout the period of lowest rainfall. The environmental variables with the greatest influence on tree growth in the Atlantic Forest were the number of days with rain in the month, minimum air temperature, and solar radiation, whereas the most important variables in the Amazon forest were relative humidity, water stress, and maximum and minimum air temperatures. Trees which experienced higher light levels had greater importance in the dynamics of diametricincrement. The NMDS showed a clearordination of the functional and structural subgroups organized by size class, wood density and crown illumination index.The estimated litter production was 20% higher in the Amazon forest than the Atlantic forest; the season with the lowest amount of rainfall corresponded to the highest annual levels of litterfall production in both forests. Leaves formed the predominant fraction of litterfall and the intrannual pattern of tree growth was opposite to the pattern of litterfall production in both biomes. These results suggest that the two forests have different rates of tree growth and different values of litterfall production. However, we note that in both forests, low rainfall seems to be a very important factor that may interfere within the phenology of trees, or in terms of delaying the timing of leaf flush or decreasing the investment in somatic devevolpment.

Keywords: Tropical Forest. Dendrometry. Tree growth. Functional groups. Carbon.

5. 1 Introdução

As florestas tropicais desempenham importante papel na ciclagem do carbono terrestre e apesar de cobrirem apenas 10% da superfície do planeta, elas são responsáveis por aproximadamente um terço da produtividade primária líquida global (MALHI et al., 2004; MAYAUX et al., 2005). No entanto, deve-se considerar que diferentes formações florestais em regiões tropicais apresentam comunidades arbóreas específicas, seja em termos de estrutura (VIEIRA et al., 2004), acúmulo de biomassa (ALVES et al., 2010) ou composição florística (OLIVEIRA-FILHO; FONTES, 2000; ter STEEGE et al., 2006; BAKER et al., 2014).

Apesar de alguns estudos compararem atributos ecológicos em distintas florestas tropicais (BAKER et al., 2004; DONG et al., 2012; SLIK et al., 2013), ainda são escassos os trabalhos que comparam o incremento arbóreo nas florestasAmazônica (FAMZ) e Atlântica (FAT), uma vez que esta variável é muito importante para se compreender melhor o ciclo do carbono em ecossistemas terrestres. O incremento diamétrico arbóreo pode variar entre e dentro de uma espécie, dependendo do seu estado ontogenético (CLARK; CLARK, 1994), ou até mesmo ao longo de grupos funcionais (BUTT et al., 2012).

Scaranello (2010) avaliou o incremento diamétrico arbóreo em árvores da floresta Atlântica sob a ótica de dois grupos funcionais, sendo eles classe de tamanho e índice de iluminação de copa. O autor identificou o importante papel das árvores com copas muito iluminadas e com grande DAP na dinâmica de incremento diamétrico arbóreo desta comunidade. Lloyd et al. (2010) mostraram variação na capacidade fotossintética em árvores de diferentes grupos funcionais na Amazônia, destacando a importância do estrato da copa da árvore na assimilação de carbono. Keeling et al. (2008) utilizaram a densidade de madeira para avaliar o incremento diamétrico arbóreo e ganho de biomassa. Os autores reportaram maior incremento arbóreo em grupos de árvores tolerantes a sombra, sendo que em árvores intolerantes as perdas de carbono foram maiores. Baker, Swaine e Burslen (2003) demonstraram a importância da qualidade nutricional do solo e históricos de perturbação na distribuição de alguns grupos funcionais em florestas da Amazônia, uma vez que elas normalmente apresentam solos pobres e com limitação de fósforo (ARAGÃO et al., 2009).

O ambiente físico ds florestas Amazônica e Atlântica se diferenciam em alguns fatores. Segundo Martins (2010) solos da floresta Atlântica são mais pobres do que os solos distróficos da Amazônia, com menor pH, maior concentração de alumínio e baixa saturação

de base. Outra carcaterística do ambiente que também se diferencia entre estas duas florestas brasileiras é o clima, principalmente no que diz respeito à radiação solar, comprimento de luz do dia, amplitude térmica e severidade da estação seca. Apesar destas variações existentes, tanto a floresta Atlântica quanto a Amazônia estocam grandes quantidade de carbono (CHAVE et al., 2005; VIEIRA et al., 2008), sendo assim de grande relevância para a manutenção do clima em escala regional e global (MALHI; GRACE, 2000). No entanto, deve-se considerar que anomalias climáticas têm sido mais recorrentes na região norte do Brasil (MALHI; WRIGHT, 2005) e alguns modelos climáticos predizem variações no padrão de precipitação na região sudeste do país (MARENGO; VALVERDE, 2007),fazendo com que algumas áreas deixem de ser sumidouros e passem a ser emissoras de CO_2 (BALCH, 2014).

Assim, diante desta variabilidade de fenômenos, torna-se crucial conhecer e monitorar questões demográficas e de crescimento na Amazônia e Mata Atlântica, seja em termos de sequestro de carbono via alocação de biomassa ou em termos de perda do elemento, via mortalidade e/ou produção de serapilheira. Por apresentarem alta diversidade biológica, a avaliação da dinâmica de crescimento arbóreo nestes biomas é mais eficaz quando realizada sob grupos funcionais (DOMINGUES; MARTINELLI; EHLERINGER, 2007).

Desta forma, levantou-se com este trabalho as seguintes perguntas sobre a dinâmica de incremento arbóreo em ambas as florestas: i) qual é a variação intranual de incremento diamétrico arbóreo nas florestas Atlântica e Amazônica? ii) as diferenças entre as taxas de incremento diamétrico arbóreo das comunidades e grupos funcionais estão relacionadas às características dos habitats? iii) como as taxas de incremento diamétrico diferem entre grupos funcionais e biomas? iv) como se difere a produção de serapilheira em ambas as florestas?

Desta forma, este capítulo tem o objetivo de comparar o incremento diamétrico arbóreo e a produção de serapilheira de duas florestas tropicais, sendo uma localizada na Amazônia oriental e outra na região sudeste do Brasil, especificamente na floresta de terras baixas do Parque Estadual da Serra do Mar, um contínuo de Mata Atlântica protegido pela legislação brasileira.

5.2 Material e Métodos

5.2.1 Área de estudo

Consultar os itens 3.2.1 e 4.2.1 desta tese.

5.2.2 Dados meteorológicos

Consultar os itens 3.2.2e 4.2.2 desta tese.

5.2.3 Dados dendrométricos

Consultar os itens 3.2.3 e 4.2.3 desta tese.

5.2.4 Grupos estruturais e funcionais

O primeiro grupo funcional arbóreo selecionado neste estudo foi o de classes de diâmetro, na qual foram selecionados quatro subgrupos distintos, sendo o primeiro o de árvores com DAP entre 10-20 cm. O segundo subgrupo foi representado por árvores com DAP entre 20 e 30 cm, o terceiro com indivíduos que apresentavam DAP entre 30 e 50 cm e por fim todos os indivíduos com DAP acima de 50 cm. Para a classificação das árvores quanto ao índice de iluminação de copa, a análise foi feita no término do trabalho. Devido a diferença de estrutura das florestas buscou-se separar os indivíduos em apenas dois subgrupos, sendo um deles representado por árvores com copas muito iluminadas, ou seja, árvores que apresentavam mais do que 90% de suas copas expostas a radiação solar direta vertical e/ou horizontal e outro subgrupo que foi representado por árvores que eram parcial ou totalmente sombreadas, ou seja, árvores que apresentavam pouca exposição da copa a luz solar. Outro grupo utilizado neste trabalho foi selecionado a partir da densidade de madeira. A coleta de dados foi obtida a partir de valores médios de um banco de dados disponível em http://datadryad.org/ (CHAVE et al., 2009). A escolha da densidade em cada subgrupo foi baseada em Kin et al. (2012), que também utilizou este atributo para separar as plantas por grupos sucessionais (iniciais, intermediárias e tardias) no mesmo sítio experimental. Indivíduos com densidade de madeira menor do que 0,55 g cm^{-3} formaram o primeiro subgrupo, indivíduos com densidade de madeira entre 0,56 e 7,0 g cm^{-3} formaram o segundo subgrupo e por fim, árvores com densidade de madeira acima de 0,7 g cm^{-3} formaram o terceiro agrupamento. Quando não encontrada a densidade de algumas espécies, utilizou-se uma média ponderada entre os representantes do mesmo gênero, pois de acordo com Chave et al. (2006), em florestas tropicais uma grande parte das plantas apresentam similaridade neste nível taxonômico (ALVES et al., 2010).

5.2.5 Dados de serapilheira

Consultar os itens 3.2.5 e 4.2.5 desta tese.

5.2.6 Análise estatística

Primeiramente foram realizadas análises de componentes principais (PCA), a fim de avaliar a variabilidade conjunta dos dados meteorológicos ao longo do período estudado e também do local, procurando evidenciar a relação entre as variáveis climáticas e os meses do ano. Em seguida foi utilizado um modelo de dummies em painel (teste de efeitos fixos) a fim de verificar quais variáveis climáticas observadas apresentaram influência significativa no incremento diamétrico arbóreo da comunidade e em cada subgrupo funcional. Esta análise foi realizada a partir do pacote estatístico Gretl.

A fim de avaliar se o efeito do local foi mais forte do que o do subgrupo funcional foi realizada uma análise de ordenação (*Non Metric Multidimensional Analysis*) utilizando-se o índice de dissimilaridade de Bray-Curtis. Os indivíduos foram selecionados por família e somente utilizados na matriz quando apresentavam pelo menos seis representantes por grupo. As características dos indivíduos utilizadas para testar tal diferença foram: média, mediana e valor máximo do diâmetro a altura do peito; média da densidade de madeira; média e mediana do índice de iluminação de copa; média, mediana e valor máximo de incremento médio absoluto (NASCIMENTO et al., 2005).

Por fim, foram realizadas regressões lineares simples para determinar o grau de influência dos fatores meteorológicos na produção de serapilheira mensal de cada bioma a partir do pacote estatístico Past (HAMMER; HARPER; RYAN, 2001).

5.3 Resultados e Discussão

5.3.1 Aspectos climáticos das florestas

As condições climáticas de ambas as florestas se diferenciaram ao longo do estudo. Em relação à temperatura notou-se que na FAT a temperatura média do ar ao longo do ano foi mais baixa do que na Amazônia, porém, os meses de dezembro e fevereiro foram os que apresentaram os maiores valores, se igualando ao da FAMZ. A variação da temperatura também foi maior ao longo do ano na floresta Atlântica, com baixos valores ocorrendo entre junho e agosto. Esta condição fez com que o bioma apresentasse amplitude térmica mais

acentuada dentro de um ano. A precipitação pluviométrica mostrou curvas bastante interessantes em ambas às florestas, sendo que na FAT o período entre dezembro e março foi o que apresentou maior quantidade de chuvas, porém, na FAMZ o período entre os meses dedezembro e junhoforam os que apresentaram os maiores valores de precipitação pluviométrica (Figura 5.1), embora em agosto/13 os valores de precipitação tenham sido bem elevados.

Essa variação registrada entre estações secas e chuvosas, bem como a intensidade com que elas ocorreram é um fator de seleção que permite a permanência de indivíduos e populações com características morfológicas, fisiológicas e ecológicas específicas. Baker et al., (2004) encontraram ao longo de um gradiente de fertilidade de solo e severidade de estação seca na Amazônia variações na composição florística em cada parte da floresta, considerando o eixo leste-oeste da bacia Amazônica. Grogan e Schulze (2012) mostraram que a localização geográfica de uma comunidade na Amazônia comportava um conjunto de espécies com características deciduais diferentes de outra comunidade mais ao norte do país, destacando a importância climática e microclimática para a composição de espécies de uma determinada área (O´BRIEN et al., 2008). Assim, pode-se esperar que ambas as florestas apresentem comunidades com comportamentos distintos em termos de incremento arbóreo ou produção de serapilheira, pois a quantidade de energia que entra em ambas as localidades é diferente.

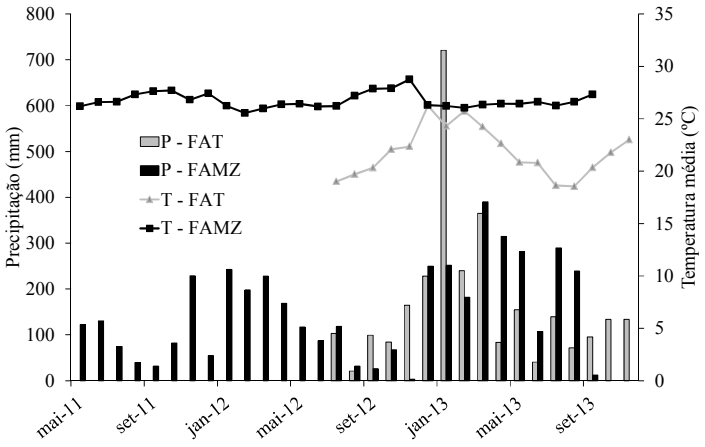


Figura 5.1. Temperatura média e precipitação acumulada mensal na Mata Atlântica (FAT) e Amazônia (FAMZ).

O balanço hídrico mensal mostrou que a comunidade estudada na floresta Atlântica não passou por períodos de deficiência hídrica acentuada no solo, ao passo que na Amazônia, os meses entre julho e dezembro apresentam baixas quantidades de água no solo (Figura 5.2).

A Figura 5.2, E e 5.2, F mostram que o início da estação chuvosa na Amazônia apresenta reposição hídrica mais acentuada do que no início da estação chuvosa na floresta Atlântica. Estas características de disponibilidade hídrica podem apresentar forte relação com o incremento arbóreo e queda de material vegetal formando a serapilheira. Rowland et al. (2014) mostrou que a diminuição do déficit hídrico promoveu condição favorável de incremento diamétrico arbóreo, fazendo com que as árvores de uma floresta tropical peruana aumentassem a biomassa. As Figuras 5.2, A e 5.2, B mostram que houve uma clara distinção entre o balanço hídrico das duas florestas e que a comunidade arbórea de ambas as localidades estão sob diferentes pressões ambientais, pelo menos em termos de abastecimento hídrico.

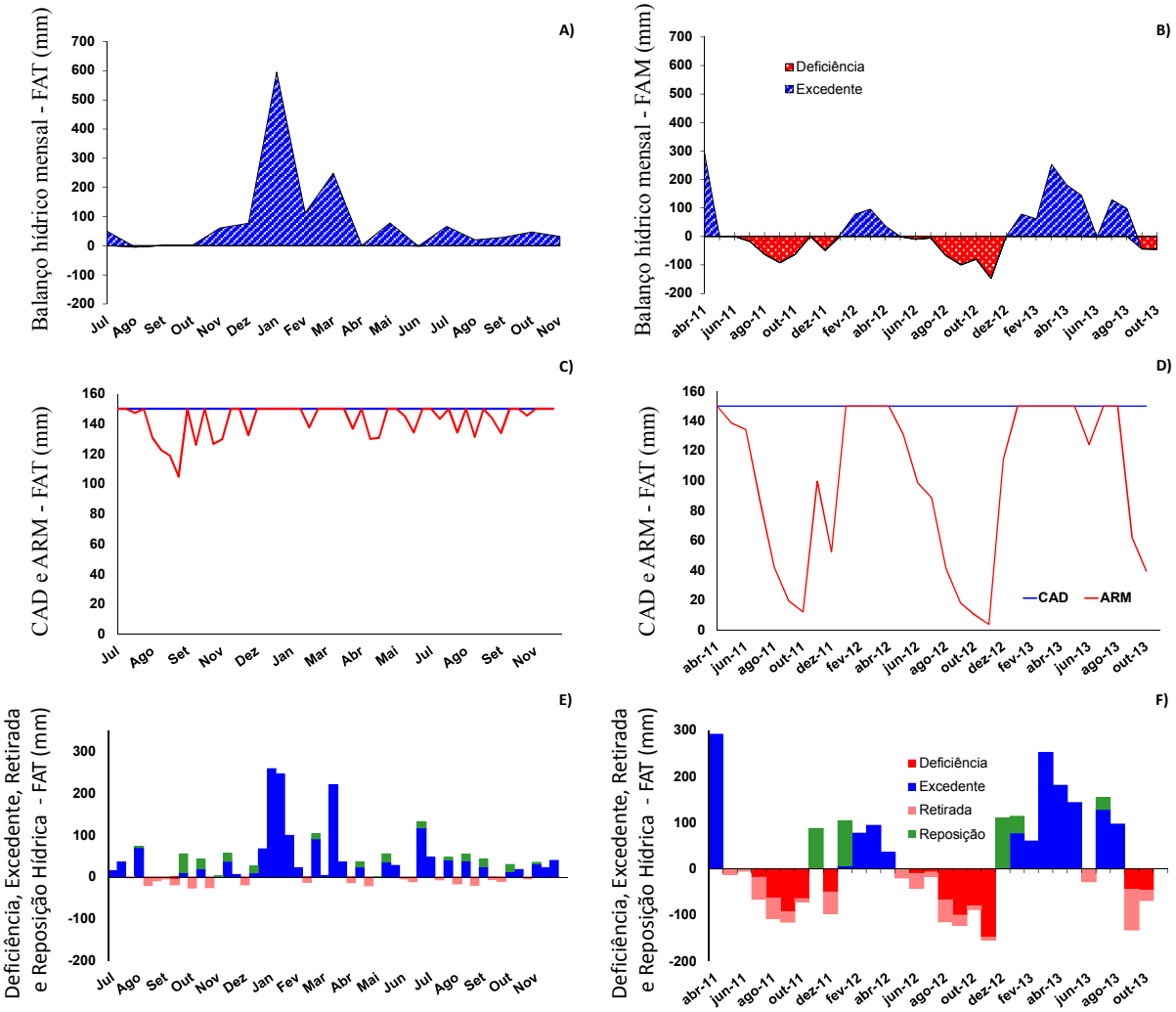


Figura 5.2. Balanço hídrico sequencial mensal na Mata Atlântica (A),Balanço hídrico sequencial mensal na Amazônia (B), Capacidade de água disponível, armazenamento na Mata Atlântica (C),Capacidade de água disponível, armazenamento na Amazônia (D), Deficiência, excedente, retirada e reposição hídrica na Mata Atlântica (E) e Deficiência, excedente, retirada e reposição hídrica na Amazônia (F). MAT (Mata Atlântica) e AMZ (Amazônia).

5.3.2 Incremento da comunidade arbórea nas florestas

Os valores de incremento diamétrico arbóreo anual e mensal variaram nas duas florestas estudadas, sendo que a média de incremento anual absoluto na floresta Amazônica foi 64,6% maior do que na floresta Atlântica e em termos relativos este valor caiu para 57,5% (Tabela 5.1). Os valores de mediana, máximo, mínimo de incremento e desvio padrão seguiram esta mesma tendência, denotando que na Amazônia os indivíduos amostrados apresentaram maior incremento diamétrico arbóreo.

Tabela 5.1. Resumo dos valores de incremento diamétrico arbóreo anual (I.A.) e mensal (I.M.) na área de estudo

		Incremento diamétrico arbóreo mensal e anual (mm ano^{-1})										
		média		**mediana**		**máximo**		**mínimo**		**d.p.**		**n**
		Abs	*rel*	*abs*	*rel*	*abs*	*rel*	*abs*	*rel*	*abs*	*rel*	
Floresta Atlântica	I.A.	2,04	0,085	1,42	0,055	11,1	0,58	0,25	0,005	1,71	0,09	466
	I.M.	0,17	0,007	0,11	0,004	0,94	0,05	0,01	0,0003	0,14	0,007	
Floresta Amazônica	I.A.	5,77	0,20	4,18	0,139	30,49	1,42	0,32	0,006	5,15	0,008	850
	I.M.	0,25	0,008	0,18	0,006	1,33	0,06	0,01	0,0003	0,22	0,008	

Estes valores deincremento se encontram dentro do esperado para ambas as áreas, uma vez que diversos autores reportaram valores de incremento diamétrico arbóreo aproximado ao destas comunidades (SILVA et al., 2002; SCARANELLO, 2010; GLINIARS et al., 2013; ROWLAND et al., 2014). Uma possível explicação para esta variação de valores entre ambas as florestas pode ser em relação à quantidade de energia que entra no sistema em florestas de baixas latitudes, além de variações na qualidade nutricional do solo (MARTINS, 2010). O fato das árvores da floresta Atlântica serem estruturalmente mais baixas exige menor demanda de construção de tecidos secundários para a sustentação do corpo do que árvores da floresta Amazônica. Deve-se considerar ainda que o dossel da comunidade arbórea da floresta Atlântica apresentou ao longo de um gradiente altitudinal na região sudeste do Brasil apenas 6% das árvores com copas expostas totalmente a radiação solar direta vertical e horizontal (JOLY et al., 2012), ao passo que na Amazônia as árvores são mais altas e apresentam grande número de copas emergentes e de dossel (STARCK et al., 2012), o que as favorecem em termos de captação de luz.

A Figura 5.3 mostra a distribuição de frequência de incremento arbóreo mensal absoluto em ambas as florestas, sendo que na floresta Amazônica há maior número de árvores que apresentam alta taxa de incremento diamétrico em relação à floresta Atlântica. Em geral,

a comunidade arbórea da floresta Amazônica apresentou 29,5% dos indivíduos com incremento entre 0 e 0,1 mm mês^{-1}, sendo que na floresta Atlântica este valor foi de aproximadamente 40%. Aproximadamente 25% dos indivíduos amostrados na FAMZ apresentaram incremento diamétrico arbóreo entre 0,1 e 0,2 mm mês^{-1}, ao passo que na FAT 40% dos indivíduos tiveram este incremento. Na floresta Amazônica quase 25% das árvores apresentaram incremento entre 0,2 e 0,4 mm mês^{-1}, sendo que na floresta Atlântica este valor foi de aproximadamente 20%. Porém, com incremento acima de 0,4 mm mês^{-1} a FAMZ apresentou 19% dos indivíduos amostrados enquanto na FAT apenas 7,5% apresentaram este perfil de incremento diamétrico.

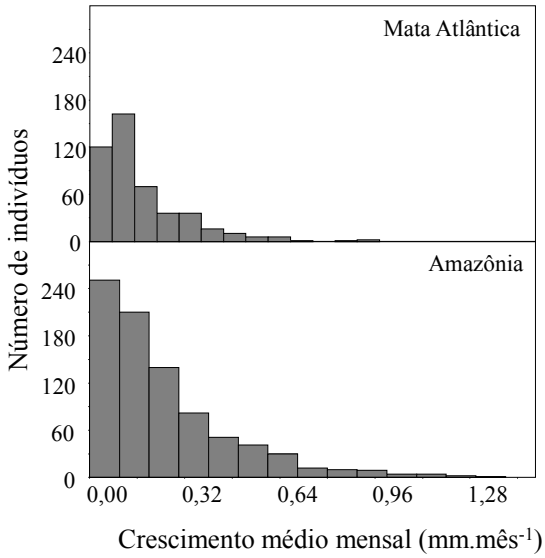


Figura 5.3. Distribuição dos indivíduos amostrados com os valores médios de incremento diamétrico mensal absoluto registrado ao longo do período ano de estudo (mm mês^{-1}).

O perfil do incremento diamétrico absoluto e relativo em ambas as florestas apresentou tendências semelhantes quanto a periodicidade de crescimentoem relação a estação seca (5.4). Nota-se que na floresta Atlântica os indivíduos amostrados apresentaram menor incremento no início da estação seca, sendo que no meio desta estação ocorreu aumento na taxa de incremento diamétrico dos indivíduos amostrados. O balanço hídrico mensal (Figura 5.2, E) mostrou que nesta época ocorreu um valor expressivo de reposição e excedente hídrico na área de estudo, o que pode ter influenciado o incremento diamétrico das árvores amostradas. Por outro lado, a comunidade arbórea da floresta Amazônica mostrou clara tendência de aumento de incremento na estação chuvosa. Alguns autores reportaram esta variação no perfil de incremento diamétrico em florestas tropicais (VIEIRA et al., 2004,

GLINIARS et al., 2013). Segundo O'Brien et al. (2008) a fenologia de espécies arbóreas de regiões tropicais é proporcional a variação dos ritmos meteorológicos e às forçantes climáticas. Isso quer dizer que a severidade de uma estação de baixo índice pluviométrico, por exemplo, pode promover uma condição de deciduidade e consequentemente baixo incremento arbóreo, enquanto que em florestas com estação seca pouco pronunciada a sazonalidade de IDA pode ser menos expressiva.

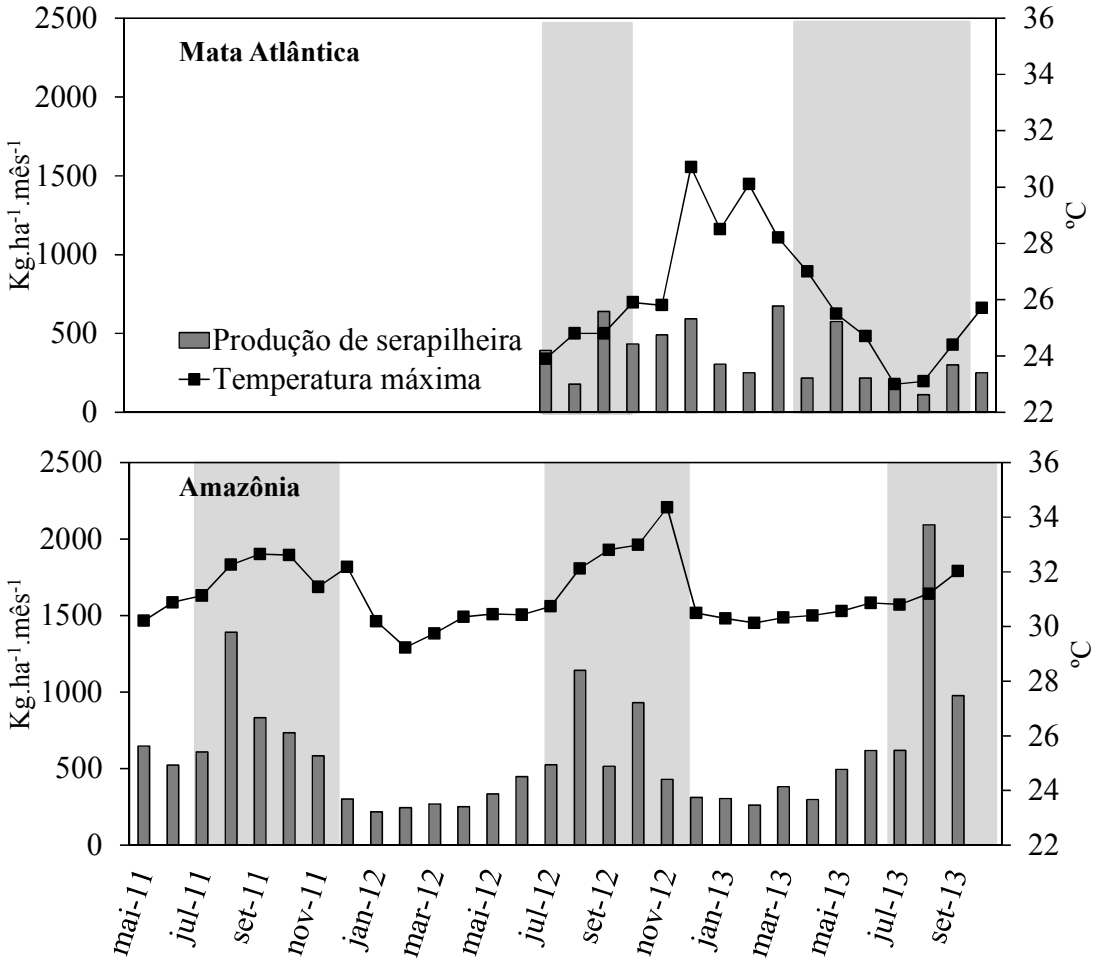


Figura 5.4. Variação do incremento diamétrico absoluto e relativoao longo de período de estudo em mm.mês^{-1}. Barras amarelas representam a estação com menor índice pluviométrico. Barras cinzas representam a estação com menor índice pluviométrico.

A diminuição de incremento arbóreo apresentada durante a estação seca neste estudo teve curva antagônica à produção de serapilheira na floresta Amazônica e parcialmente na floresta Atlântica (Figura 5.11), o que sugere um provável sinal do ambiente no controle endógeno da planta (REICH; WALTERS, 1992).

Porém, deve-se considerar que os biomas estudados neste capítulo apresentam condições climáticas distintas, na qual junto a estação seca a comunidade arbórea da Amazônia vive um período com maior temperatura média do ar e maior exposição a radiação solar incidente, ao passo que na floresta Atlântica a comunidade fica exposta a uma condição de menor temperatura média do ar e menor quantidade de radiação solar que incide na copa das árvores. Assim, a queda das folhas das árvores da Amazônia durante o período mais seco pode significar garantia hídrica para os novos brotos (BRANDO et al., 2010), ao passo que na floresta Atlântica a indicação de menor incremento pode ser decorrente de uma condição climática adversa para investimento em incremento diamétrico arbóreo. Isto é reforçado pelos achados de Chambers et al. (2013), que através de uma meta-análise sobre a fenologia de comunidades arbóreas do hemisfério sul mostraram que 73% dos casos levantados no trabalho destacavam que eventos fenológicos são antecedidos por aumento da temperatura média do ar.

A análise conjunta dos dados de incremento arbóreo organizada por subgrupos funcionais e variáveis climáticas está resumida na Tabela 5.2. Os indivíduos amostrados da comunidade arbórea localizada na floresta Atlântica foram influenciados significativamente pelo número de dias chuvosos no mês (+), radiação solar (+) e temperatura mínima (-). As árvores amostradas na comunidade arbórea da floresta Amazônica foram influenciadas de forma significativa pela umidade relativa do ar (+), déficit hídrico (-), temperatura máxima (-) e mínima (+). Alguns subgrupos funcionais apresentaram particularidades quanto à influência destas variáveis, no qual árvores com menores valores de DAP e também árvores com copas muito iluminadas da floresta Atlântica foram influenciadas de forma diferenciada pela radiação solar. As árvores com copas muito iluminadas ainda apresentaram menor influência do número de dias com chuva no perfil de incremento diamétrico arbóreo. Os indivíduos amostrados com maior densidade de madeira e com copas mais iluminadas da floresta Amazônica foram influenciados diferentemente do resto da comunidade pela umidade relativa do ar.

Estes resultados mostram que na floresta Atlântica os requisitos fundamentais da fotossíntese e fenologia se relacionaram com o incremento das árvores amostradas (MORELATTO et al., 2000; CHAMBERS et al., 2013). Estes resultados subsidiam os dados da Figura 5.5, no qual mostra o menor perfil de incremento arbóreo no período com menor quantidade de dias chuvosos e menor entrada de energia solar. Ressalta-se, no entanto, que futuros estudos em escala temporal maior devem ser realizados para identificar se a comunidade desta floresta está mais sincronizada do que governada pelas variáveis climáticas.

A temperatura mínima apresentou relação curiosa na floresta Atlântica, pois no segundo capítulo desta tese não foi encontrada nenhuma influência desta variável nos valores médios de incremento diamétrico arbóreo mensal quando os dados foram pareados dois a dois, todavia, na análise conjunta dos dados abióticos e biótico, os resultados mostraram que este fator influenciou o desenvolvimento diamétrico das árvores amostradas.

Assim, destaca-se que o efeito positivo desta variável no incremento diamétrico arbóreo das árvores amostradas em Capricórnio e Santa Virgínia (Capítulo 2) parece coerente uma vez que a temperatura descresce com o aumento da altitude, porém, a comunidade do Picinguaba se encontra numa fitofisionomia de terras baixas, onde o efeito da temperatura pode ser diferente, ou seja, ela pode atuar de forma negativa. Clark et al. (2003) e Clark, Clark e Oberbauer (2010) destacaram que o aumento da temperatura mínima pode aumentar a respiração noturna das árvores, promovendo assim maior consumo de carbono no metabolismo respiratório. Cabe ressaltar que apesar do poder do teste ter sido satisfatório as correlações encontradas neste trabalho fornecem informações limitadas sobre o padrão de incremento arbóreo e respostas de longo prazo dos efeitos abióticos na vegetação.

Tabela 5.2. Regressão múltipla com o uso de variáveis dummies para o incremento diamétrico arbóreo (IDA) e fatores climáticos na floresta Atlântica e Amazônica. UR-Umidade relativa do ar (%), Ch - número de dias com chuva no mês, Def - défifit hídrico (mm), Tmx - temperatura máxima (ºC), Tmn - temperatura mínima (ºC), Rad Radiação global (W m^{-2} s^{-1}). Teste significativo α<0,000; F=1,649; r^2=0,14.

		Costante	UR	Ch	Def	Tmx	Tmn	Rad
IDA (Comunidade)	*FAT*	-6,963	#	0,02	#	#	-0,03	0,001
	FAMZ	2,113	0,0012	#	-0,0023	-0,183	0,1573	#
IDA (C1)	*FAT*	**-13,82***	#	0,02	#	#	-0,03	**0,00067***
	FAMZ	#	#	#	#	#	#	#
IDA (C2)	*FAT*	**0,965****	#	0,02	#	#	-0,03	0,001
	FAMZ	#	#	#	#	#	#	#
IDA (D3)	*FAT*	#	#	#	#	#	#	#
	FAMZ	2,113	**0,0022***	#	-0,0023	-0,183	0,1573	#
IDA (IIC1)	*FAT*	-6,963	#	**0,015***	#	#	-0,03	**0,0033****
	FAMZ	2,113	**0,0019***	#	-0,0023	-0,183	0,1573	#

Dentre todos os fatores climáticos utilizados no modelo (precipitação, umidade relativa do ar, números de dias com chuva, déficit hídrico, excesso hídrico, temperatura máxima, mínima e radiação solar), apenas aqueles com influência significativa na variável dependente (IDA) foram apresentados na tabela. *p<0,05; **p<0,01; # valor não significativo da variável no modelo.

A relação entre incremento diamétrico arbóreo e umidade relativa do ar encontrada na floresta Amazônica indica que esta variável provavelmente atuou no controle da condutância estomática, na qual a maior porcentagem de umidade relativa do ar refletiu no maior fluxo de carbono para ser fixado pelas plantas (DOMINGUES; MARTINELLI; EHLERINGER, 2013). A relação desta variável com o incremento diamétrico arbóreo pode ser diferenciada em árvores com copas muito iluminadas, conforme mostrado na Tabela 5.2, pois o folhedo destas árvores também está exposto a maior temperatura e consequentemente ao menor déficit de pressão de vapor (DPV), o que pode ser atenuado pela alta umidade do ar (EAMUS et al., 2013). Christoffersen et al. (2014) destacaram o importante papel da dinâmica de dossel em florestas tropicais em relação a sazonalidade da evapotranspiração, o que atribui a este grupo de árvores com copas muito iluminadas função chave na dinâmica e regulação de processos ecossistêmicos.

Um dos efeitos negativos da temperatura máxima na planta é na alteração da eficiência fotossintética (LLOYD; FARQUHAR, 2008) e deve provavelmente ser evidenciadana estação seca, que por não ser muito breve (duração de quatro a cinco meses por ano) deve apresentar influência no perfil de incremento anual da comunidade arbórea. Tribuzzy (2005) mostrou num estudo ecofisiológico na Amazônia Central que o aumento da temperatura máxima afetou a capacidade fotossintética das folhas, podendo assim afetar a quantidade de alocação de biomassa.

No entanto, a análise conjunta dos dados mostrou a relação positiva da temperatura mínima no incremento diamétrico arbóreo dos indivíduos amostrados na floresta Amazônica. O fato da amplitude térmica ter apresentado relação inversa com o incremento diamétrico (Capítulo 4, Figura 4.10) pode ser uma indicação de que durante a maior parte do ano, o aumento da temperatura mínima minimize tais efeitos. Esta correlação positiva com temperatura mínima está de acordo com o trabalho de Rowland et al. (2014), porém, contraria os dados de Clark et al. (2003)e Clark, Clark e Oberbauer (2010). Esta contradição de resultados pode ser uma resposta da heterogeneidade que ocorre em florestas tropicais, no entanto, mais estudos devem ser realizados em escalas locais e regionais uma vez que variações de temperatura são previstas para este século (WALTHER et al., 2002).

Neste modelo proposto, a radiação solar não apresentou relação com o incremento diamétrico arbóreo das árvores amostradas na comunidade da floresta Amazônica. Num trabalho recente, Restrepo-Coupe et al. (2013) mostraram alguns prováveis mecanismos envolvidos na sazonalidade da fotossíntese em diferentes florestas da Amazônia e também não encontraram influência direta desta variável climática no processo de assimilação de carbono, conforme os dados deste estudo. Dong et al. (2012) mencionam que ainda há contradições sobre o papel da radiação solar na produtividade de florestas tropicais.

5.3.3 Análise de ordenação

A análise de ordenação mostrou algumas tendências interessantes sobre o perfil de incremento diamétrico arbóreo em ambas as florestas. A Figura 5.5, A mostrou que houve clara distinção de agrupamento no perfil de incremento diamétrico diamétrico dos indivíduos amostrados, sendo que o teste apresentou *stress* de 0,04981. A separação dos subgrupos funcionais foi bem explicada pelo eixo 1 (98% de explicação) e retrata que árvores mais finas apresentam diferente perfil de incremento diamétrico em relação as árvores mais grossas. Além disto, as unidades amostrais referentes àsárvores mais finas (C1) da Amazônia se separaram das unidades amostrais referentes às árvores mais finas da floresta Atlântica, no entanto, mantiveram-se próximas na representação gráfica.

Ao se analisar dos dados de incremento diamétrico arbóreo do grupo de densidade de madeira não foi possível encontrar um efeito do local ou do subgrupo na ordenação dos dados. A Figura 5.5, B mostrou que o eixo 1 apresentou a maior explicação da análise (95%) e o *stress* do teste foi de 0,05183.

Ao se organizar os dados por subgrupos de índice de iluminação de copa notou-se que independente do bioma, as unidades amostrais referentes às árvores com copas muito iluminadas se distanciaram das unidades amostrais referentes às árvores com copas pouco iluminadas. O eixo 1 teve 93% de explicaçãoe a análise apresentou *stress* de 0,06051.

Estes resultados reforçam alguns achados descritos no capítulo 3, no qual o efeito do subgrupo funcional na ordenação dos dados de incremento diamétrico arbóreo tendeu a ser mais importantes do que o efeito do local. Assim, deve-se destacar que o grupo funcional classe de tamanho foi o que melhor explicou a diferente tendência de incremento diamétrico arbóreo nestas florestas tropicais. Estes resultados subsidiam informações relevantes que podem ajudar a esclarecer ou reafirmar algumas hipóteses utilizadas em modelos de vegetação e clima (CRAMER et al., 2001; STARK et al., 2012; CHRISTOFFERSEN et al., 2014).

Em geral, os resultados da análise de ordenação indicaram que apesar da grande heterogeneidade das florestas tropicais, as características funcionais parecem atuar de forma semelhante na taxa de incremento diamétrico das árvores. Isto reforça ainda mais a utilização de grupos funcionais na análise de respostas ambientais em regiões que apresentam alta diversidade biológica, sendo que esta subdivisão tem se mostrado bastante eficiente em ecossistemas tropicais (WOODWARD; CRAMER, 1996).

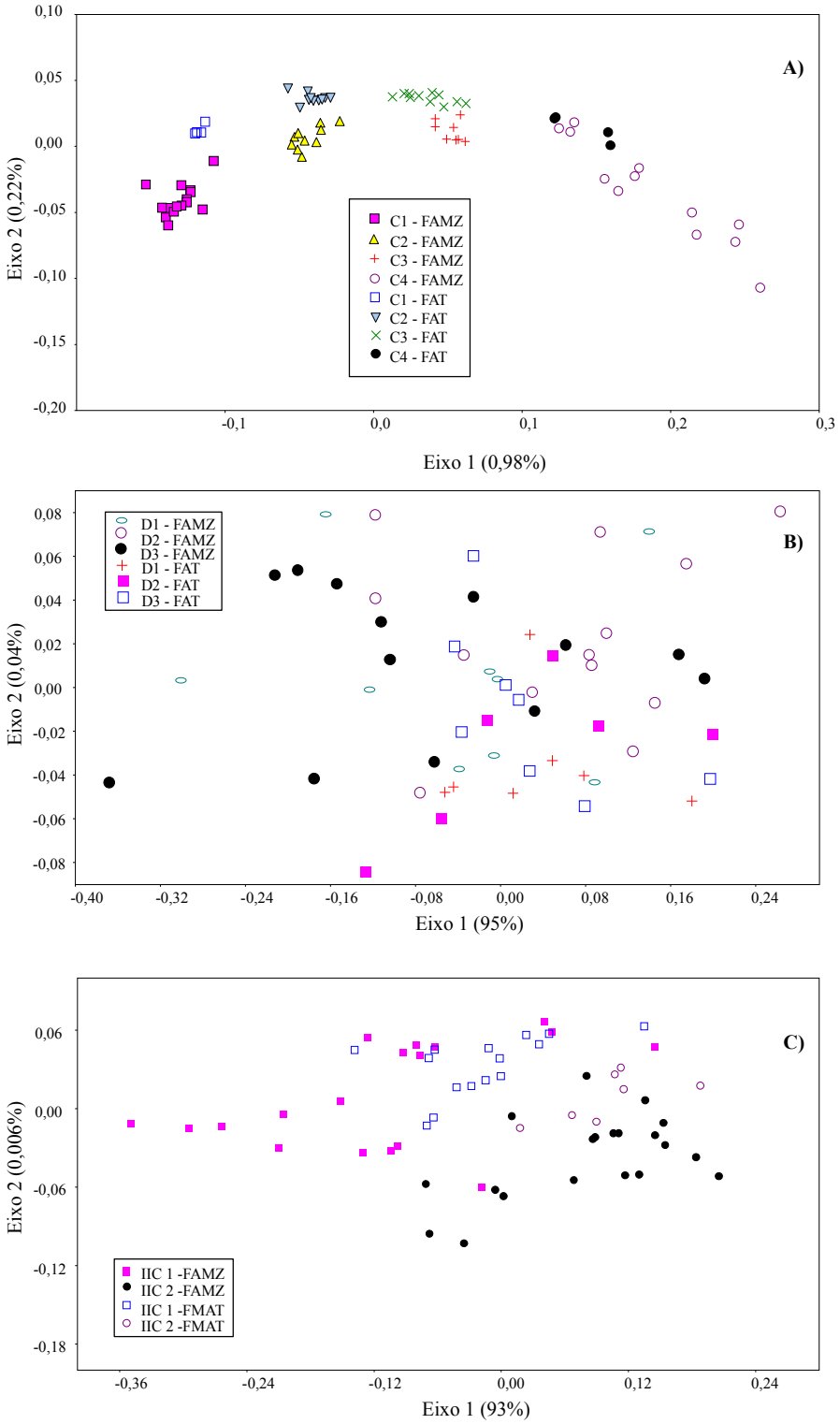


Figura 5.5. Figura representando a ordenação dos diferentes grupos funcionais ao longo do gradiente altitudinal a partir da análise *Non Metric Multidimensional Analyses* (NMDS). A configuração foi produzida a partir da matriz de distância de Bray-Curtis. Em "A" cada ponto representa uma família taxonômica. C1 – árvores com DAP entre 10-20 cm; C2 – árvores com DAP entre 20-30 cm; C3 – árvores com DAP entre 30-50 cm e C4 – árvores com DAP acima de 50 cm. Em "B" cada ponto representa um grupo de indivíduos de uma mesma família. D1 – árvores com densidade de madeira entre 0,09-0,55 g cm^{-3}, D2 – árvores com densidade de madeira entre 0,56 – 0,7 g cm^{-3}e D3 – árvores com densidade de madeira acima de 0,71 g cm^{-3}. Em "C" cada ponto representa um conjunto de indivíduos de uma mesma família. IIC1 – árvores com até 90% da copa iluminada; IIC2 – árvores com menos do que 10% da copa iluminada.

Ao analisar os dados sob a ótica da diversidade taxonômica (Figura 5.6), a análise de ordenação não mostrou nenhum agrupamento na taxa de incremento diamétrico arbóreo entre famílias recorrentes nas duas florestas, o que destaca a eficiência do uso de grupos funcionais na avaliação de respostas da comunidade ao ambiente físico. Estes dados estão de acordo com o trabalho de Hooper e Vitousek (1997), no qual destacaram em condições experimentais que a diferença na composição de grupos funcionais pode ter melhor efeito nas respostas do ambiente do que a riqueza de espécies. Assim, a escolha de grupos funcionais em modelos ou planejamento de análises ambientais, bem como no plano de manejo de parques e unidades de conservação pode ser mais útil do que a escolha por família ou qualquer outra denominação taxonômica.

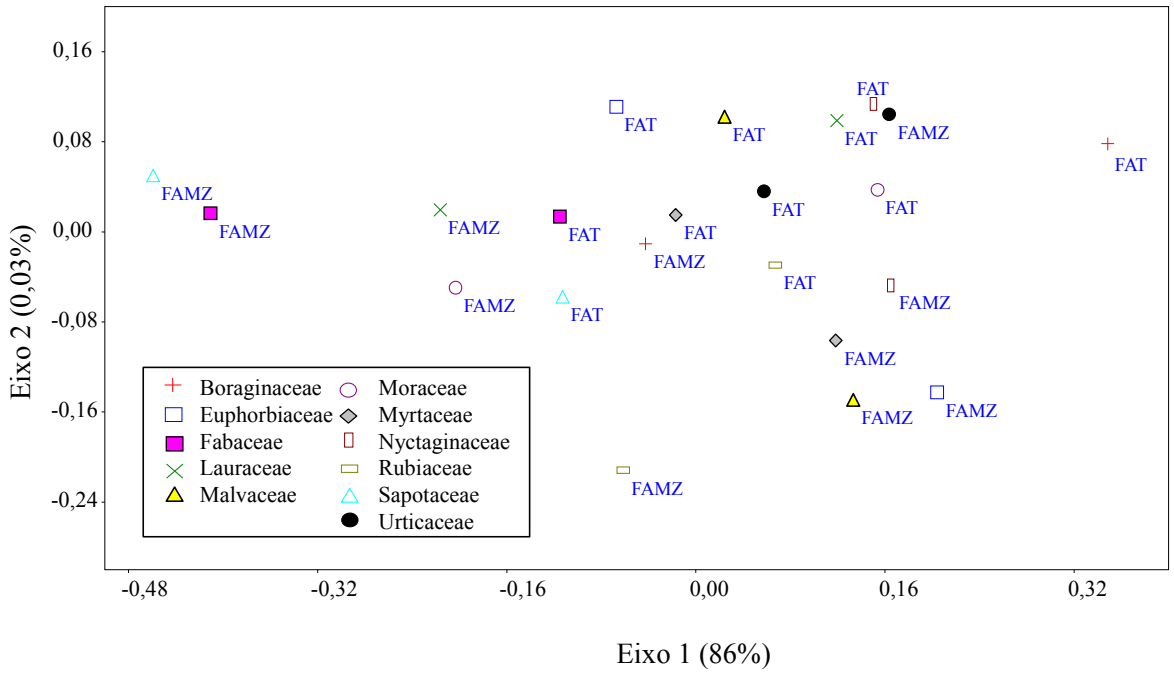


Figura 5.6. Figura representando a ordenação a partir da análise *Non Metric Multidimensional Analyses* (NMDS) de onze famílias botânicas recorrentes nos dois biomas.

5.3.4 Produção de serapilheira

A estimativa da produção média de serapilheira foi quase 20% maior na floresta Amazônica do que na floresta Atlântica, sendo que na FAT a comunidade apresentou valor de 5,7 Mg ha^{-1} ano^{-1} e na FAMZ a produção foi estimada em 7,1 Mg ha^{-1} ano^{-1}. Estes valores estão próximos dos encontrado por Vasconcelos e Luizão (2004) que na floresta Amazônica próximo a Manaus encontrou 9,3 Mg ha^{-1} ano^{-1} e Moraes et al. (1999) que trabalhou numa floresta de Terras Baixas na Mata Atlântica e encontraram valores de 6,1 Mg ha^{-1} ano^{-1}.

A variação intranual do aporte de serapilheira foi mais evidente na floresta Amazônica, local onde se observou maior aporte do material durante a estação seca. A Figura 5.7 mostra que nesta floresta, durante os meses com maior quantidade de chuvas, a produção de serapilheira caiu para valores mínimos de 200 kg $ha^{-1}mês^{-1}$, ao passo que no início da estação seca de 2013 este valor subiu para mais de 2000 kg $ha^{-1}mês^{-1}$. Assim, sugere-se que a produção de serapilheira pode ser uma resposta do vegetal a situações de menor oferta de água no solo (SANCHES et al., 2009; PAULA et al., 2009). Menezes et al. (2010) argumentaram que a deciduidadepode ser uma estratégia dos vegetais que visa aumentar a resistência face à baixa disponibilidade de água em dados períodos, sendo que no início da estação chuvosa a disponibilidade hídrica aumenta e consequentemente ocorre maior absorção de nutrientes do solo, promovendo assim maior investimento em crescimento somático. Isso pode ser aplicado à comunidade da Amazônia, que passa alguns meses do ano com precipitação média abaixo de 100 mm e altos valores de temperatura e evapotranspiração. Deve-se considerar ainda que a presença de uma variação mais abrupta em termos de queda dos índices de precipitação, aumento da temperatura média do ar e aumento da radiação solar pode ter promovido na comunidade da floresta Amazônica um mecanismo de adaptabilidade para esta condição climática, na qual a renovação do folhedo possa ser uma boa estratégia para a maior otimização dos recursos hídricos ofertados pelo ambiente (BRANDO et al., 2010).

Whright e van Schaik (1994) citaram duas razões para as plantas de regiões tropicais produzirem novos órgãos no período com maior irradiação e temperatura, sendo que a primeira justificativa está relacionada à baixa herbivoria que ocorre nesta época e a segunda razão é em relação ao direto investimento do produto assimilado em órgãos novos, uma vez que se torna mais eficiente produzir os fotossintatos e já alocá-los em crescimento, do que armazená-lo para depois realocá-lo em órgãos em desenvolvimento.

Apesar de não mostrar uma tendência clara como na Amazônia, a estação com menor índice pluviométrico na floresta Atlântica foi a que apresentou os menores valores mensais de serapilheira neste estudo. Cabe ressaltar que a estação com menor quantidade de chuvas na floresta Atlântica também foi a estação mais fria do ano, fato que pode favorecer a manutenção das folhas nas árvores para possivelmente serem renovadas no início da estação mais chuvosa e quente (CUNHA et al., 1993). Brun et al. (2001) desenvolveram um estudo

numa floresta subtropical e mostraram que o início da estação chuvosa apresentou velocidade de vento média mais elevada do que na estação seca. Os autores mencionaram uma provável relação entre ação mecânica e queda do material vegetal no solo da floresta (LONGHI et al., 2011).

A curva de produção de serapilheira na floresta Atlântica mostrada na Figura 5.7 indica baixo efeito da variação climática ao longo das estações no aporte do material decíduo nos coletores, sendo que para este ano de estudo os fatores bióticos podem ter sido mais importantes do que os abióticos na queda do material vegetal.

As diferenças de produção de serapilheira encontradas em ambas as florestas pode ser um reflexo do meio na qual as comunidades arbóreas ocorrem ou decorrente de variações fisiológicas, bioquímicas e ecológicas dos organismos que as compõem. Delitti (1995) considera que os padrões de ciclagem de nutrientes em cada ecossistema são únicos. O autor menciona que tais padrões podem refletir a somatória de respostas adaptativas das comunidades frente às condições ambientais. Assim, a queda de folhas e outros órgãos pode corresponder a um dreno de energia e nutrientes da vegetação frente a tensões e condições ambientais, o que justificaria a variação encontrada entre as duas florestas estudadas.

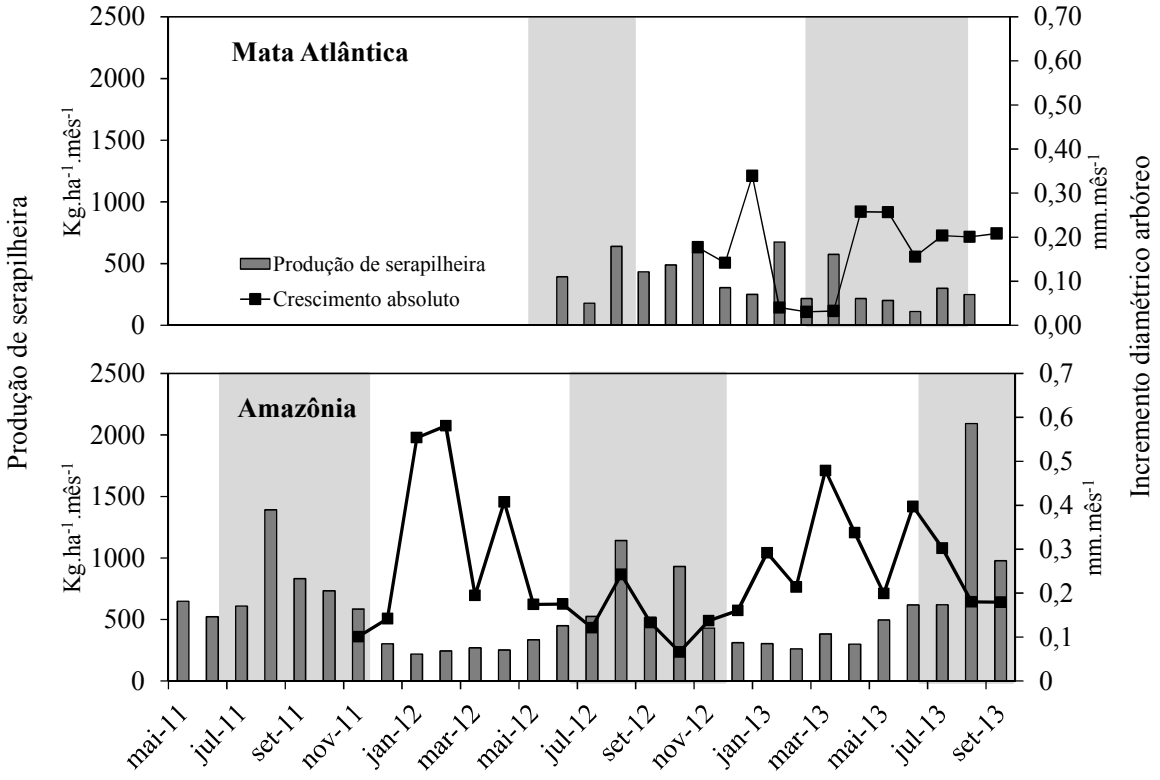


Figura 5.7. Variação na produção de serapilheira total e incremento diamétrico arbóreo absoluto nas áreas de estudo. As barras cinzas representam o valor médio de produção de serapilheira (kg.ha.mês^{-1}) e as linhasrepresentam os valores médios de incremento diamétrico absoluto (mm.mês^{-1}). Barras amarelas representam a estação com menor índice pluviométrico.

A Tabela 5.8 destaca que em ambas as florestas a produção de algumas frações de serapilheira tenderam a apresentar valores aproximados, porém, com alguma variação temporal. Isto é reforçado ao se analisar os valores de aporte de folhas e galhos ≤ 2 cm. Durante a estação seca a comunidade da Amazônia produziu maior quantidade de folhas e galhos na serapilheira, ao passo que o maior valor registrado na floresta Atlântica ocorreu na estação chuvosa (Tabela 5.3).

Nota-se, no entanto, que na floresta Amazônica, os meses de agosto (2011, 2012 e 2013) foram os que produziram os valores mais altos da fração folha, sendo que em agosto/13 o valor alcançou 1335,4 kg ha^{-1}. Na floresta Atlântica a maior produção da fração folhas ocorreu em dezembro/12 (605,9 kg ha^{-1}). Menezes, et al. (2010) estudando uma floresta tropical em estágio avançado de sucessão no Rio de Janeiro encontraram mais de uma tonelada por hectare de folhas produzidas no mês de agosto, porém a maior produção de galhos ocorreu no mês de janeiro.

Tabela 5.3. Valores médios e desvio padrão da produção das frações de serapilheira ao longo do período de estudo na FAMZ (Amazônia) e FAT (Mata Atlântica) em kg ha^{-1} ano^{-1}

	Folhas		Galhos		Partes reprodutivas		Miscelânea	
	FAT	**FAMZ**	**FAT**	**FAMZ**	**FAT**	**FAMZ**	**FAT**	**FAMZ**
mai-11	#	458,3(±284,7)	#	148,6(±180,9)	#	51,3(±77,7)	#	66,6(±57,2)
jun-11	#	348,9(±165,5)	#	77,4(±114,5)	#	23,0(±6,6)	#	121,5(±365,0)
jul-11	#	433,3(±220,5)	#	91,7(±91,2)	#	23,1(±7,1)	#	104,0(±85,2)
ago-11	#	640,9(±352,9)	#	264,1(±581,3)	#	56,0(±37,8)	#	518,9(±273,9)
set-11	#	593,5(±192,7)	#	123,7(±140,1)	#	70,3(±185,8)	#	49,9(±64,9)
out-11	#	178,1(±140,2)	#	237,2(±270,2)	#	30,6(±20,0)	#	415,8(±258,4)
nov-11	#	166,0(±195,3)	#	219,3(±337,1)	#	25,8(±9,8)	#	266,3(±156,5)
dez-11	#	149,8(±127,2)	#	130,2(±201,6)	#	55,2(±20,7)	#	91,4(±68,1)
jan-12	#	131,1(±85,3)	#	64,7(±102,7)	#	14,3(±1,8)	#	60,1(±51,9)
fev-12	#	156,3(±93,6)	#	40,0(±60,0)	#	19,7(±46,6)	#	28,4(±31,7)
mar-12	#	155,3(±85,4)	#	75,0(±83,7)	#	25,5(±7,2)	#	63,3(±64,8)
abr-12	#	181,4(±126,0)	#	15,5(±12,9)	#	73,7(±103,3)	#	37,1(±58,2)
mai-12	190,0(±110,3)	242,5(±210,3)	58,0(±67,1)	16,1(±16,3)	16,3(±28,1)	78,5(±106,4)	11,8(±23,9)	41,8(±63,5)
jun-12	348,7(±197,0)	325,8(±163,5)	220,2(±192,4)	67,8(±119,3)	87,4(±163,30	18,8(±34,2)	4,4(±26,4)	46,0(±147,6)
jul-12	181,6(±125,5)	410,5(±228,0)	56,8(±81,7)	61,0(±67,3)	12,5(±28,8)	7,8(±8,1)	1,0(±4,5)	47,4(±137,9)
ago-12	291,9(±144,0)	757,9(±410,5)	70,8(±67,2)	249,0(±309,1)	24,2(±75,3)	202,3(155,3±)	0,0(±0,0)	145,8(±117,4)
set-12	409,6(±178,3)	344,3(±159,6)	117,0(±137,8)	92,1(±93,9)	39,5(±64,3)	77,1(±193,8)	56,3(±50,6)	42,9(±50,9)
out-12	340,0(±161,8)	652,2(±298,3)	37,7(±55,9)	172,9(±270,3)	13,9(±28,5)	61,2(±26,0)	0,0(±0,0)	101,0(±98,5)
nov-12	323,2(±152,8)	308,6(±237,3)	47,2(±87,8)	82,2(±78,7)	37,4(±51,6)	71,9(±119,1)	0,9(±4,3)	54,1(±94,3)
dez-12	605,9(±269,1)	212,2(±131,2)	140,4(±130,0)	59,5(±83,4)	66,9(±93,4)	67,1(±120,4)	0,2(±1,1)	25,8(±22,6)
jan-13	296,9(±161,1)	167,4(±119,8)	40,2(±40,2)	85,1(±79,8)	22,5(±46,1)	77,7(±113,2)	0,0(±0,0)	40,8(±104,6)
fev-13	424,8(±215,7)	136,1(±83,2)	123,2(±156,1)	97,5(±137,5)	13,9(±28,6)	50,7(±87,0)	0,2(±1,1)	32,5(±42,1)
mar-13	239,0(±132,9)	166,0(±98,9)	116,2(±118,0)	141,5(±191,4)	15,8(±40,4)	133,6(±259,8)	0,0(±0,0)	40,9(±69,3)
abr-13	267,0(±178,6)	181,0(±118,8)	136,5(±167,6)	57,4(±79,2)	21,9(±58,7)	24,9(±60,6)	0,2(±1,1)	35,6(±58,3)

mai-13	162,9(±84,9)	286,0(±163,8)	24,3(±23,2)	149,5(±233,3)	12,4(±50,3)	53,7(±104,1)	0,0(±0,0)	35,9(±40,5)
jun-13	144,2(±61,1)	454,4(±299,4)	22,1(±35,3)	151,5(±283,1)	16,5(±46,2)	26,6(±26,6)	0,0(±0,0)	0,2(±0,7)
jul-13	215,1(±117,3)	498,7(±279,9)	56,3(±66,7)	84,2(±94,0)	10,7(±26,5)	8,3(±9,1)	0,0(±0,0)	30,6(±40,6)
ago-13	190,4(±113,3)	1335,4(±640,9)	26,0(±29,1)	409,9(±341,5)	20,9(±45,4)	74,9(±76,0)	1,5(±5,6)	316,0(±239,3)
set-13	366,3(±156,1)	808,4(±311,1)	91,9(±65,7)	129,1(±156,4)	10,6(±31,2)	15,4(±9,9)	0,2(±1,0)	57,0(±123,3)
out-13	256,0(±119,1)	#	41,1(±48,2)	#	8,5(±38,4)	#	0,0(±0,0)	#

 # Dados não obtidos

A Figura 5.9 mostra que a porcentagem final das frações de serapilheira variou em ambas as florestas, sendo que na floresta Atlântica a porcentagem final de folhas foi 20,5% maior do que na floresta Amazônica. As frações de galhos e partes reprodutivas foram semelhantes nas duas florestas, porém, a fração miscelânea foi 93% maior na floresta Amazônica do que na Atlântica.

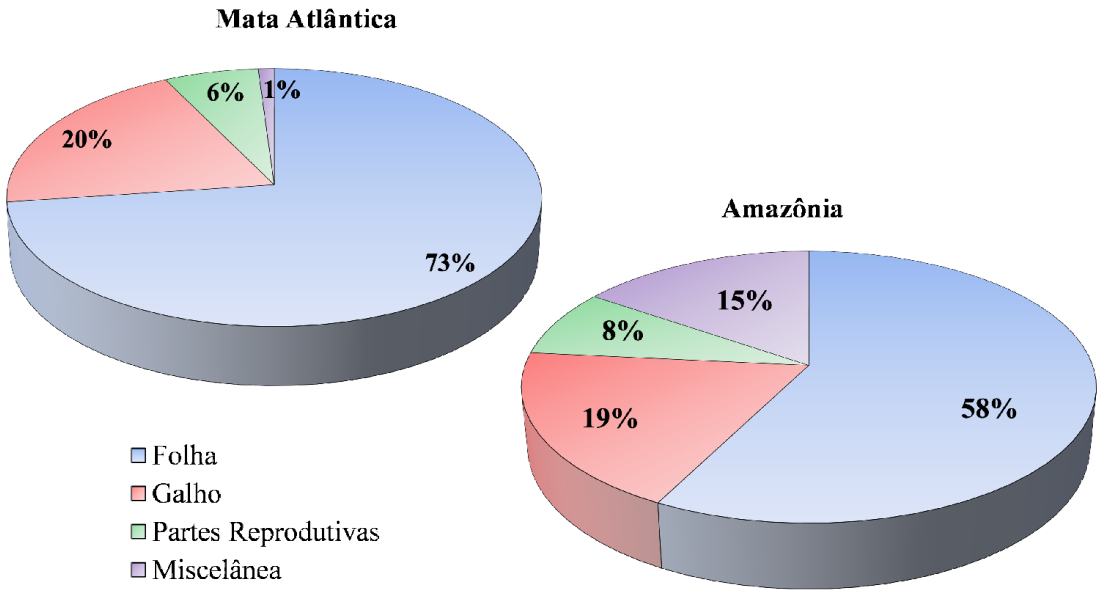


Figura 5.8. Distribuição das frações constituintes da serapilheira (em %) ao longo do período de estudo nasduas florestas.

Deve-se considerar que neste estudo a separação das frações de serapilheira foi feita por diferentes pessoas nas duas florestas, sendo que isto pode induzir a diferentes interpretações sobre o que considerar na fração miscelânea. Alguns autores encontraram proporções semelhantes à deste estudo em outras florestas tropicais, conforme mostra a Tabela 5.4.

Tabela 5.4 - Compilação de dados sobre a produção de serapilheira e sua composição em ecossistemas florestais brasileiros. AMZ (Amazônia), AMZ-CER (transição Amazônia – Cerrado) e MA (Mata Atlântica), SE – sítio de estudo, CL – classificação climática de Köppen, Ref – refrência bibliográfica, CG – coordenadas geográfica dos sítios de estudo, PST – produção de serapilheira total (Mg ha^{-1} ano^{-1}).

BIOMA	**SE**	**CL**	**CG**	**Ref**	**PST**	**Composição da serapilheira (%)**				
						Folhas	*Galhos*	*Flor*	*Fruto*	*Misc*
FAMZ	Caxiuanã (PA)	Ami	1º 42’ S, 51º 31’W	Silva et al. (2009)	8 - 9	60-71	8,5-19	10-20		
FAMZ	Manaus (AM)	Amw	2º 30’ S, 60º W	Vasconcellos e Luizão (2004)	9,3	73	16	8,3	1,9	
FAMZ	Manaus (AM)	Amw	3º 8’ S, 59º 52’ W	Martius et al. (2004)	9,5	67-82	14	9		
FAMZ-CER	Sinop (MT)	Aw/Am	11º 24’ S, 55º 19’ W	Sanches et al. (2009)	4 - 6	60-93	5-32	0-6	3-17	
FAMZ-CER	Sinop (MT)	Aw/Am	11º 24’ S, 55º 19’ W	Silva et al. (2009)	8,9	70	12	6	12	
FAMZ-CER	N. Xavantina (MT)	Aw/Am	14º41’ S, 52º20’ W	Silva et al. (2007)	0,6 - 6	43-85	11-37	4-11	0-32	
FAT	Rio de Janeiro (RJ)	Af	22º 58’ S, 43º 25’ W	Abreu et al. (2010)	9 - 12	61-69	20-30	5-7	2-2	
FAT	Pinheiral (RJ)	Cwa/Am	22º 29’ S, 43º54’ W	Menezes et al. (2010)	6 - 11	55-87	8-37	6-13	5-13	
FAT	Mangaratiba (RJ)	Aw	23º 04’ S, 43º 53’ W	Pereira et al. (2008)	7,9	66	21,0	1	4	8
FAT	Paranapiacaba (SP)	Cfb	23º 46’ S, 48º 18’ W	Domingos et al. (1997)	7	72	22	2	4	
FAT	Ilha do Cardoso (SP)	-	25°03’ S, 47°53’ W	Moraes et al. (1999)	6,31	70	15	13	2	
FAT	Silva Jardim (RJ)	As	22º 30’ S, 42º 15’ W	Araújo et al. (2005)	9-12	63-6	17- 31	3-5		
FAT	Silva Jardim (RJ)	As	22º 30’ S, 42º 15’W	Barbosa e Faria (2006)	3-6	66-72	16- 18	2-11	3-8	

As regressões lineares evidenciaram que durante o período de estudo algumas variáveis meteorológicas estiveram relacionadas à produção de serapilheira (Figura 5.9). A queda da umidade relativa do ar em ambas as florestas interferiu de forma positiva na produção do material aportado nos coletores. A radiação solar apresentou relação positiva com a queda da serapilheira total na Amazônia e a temperatura máxima influenciou a queda de 39% do material aportado nos coletores na floresta Atlântica e 15% na floresta Amazônica. Porém, em relação à temperatura mínima, apenas a comunidade arbórea da floresta Atlântica mostrou ser influenciada positivamente por esta variável.

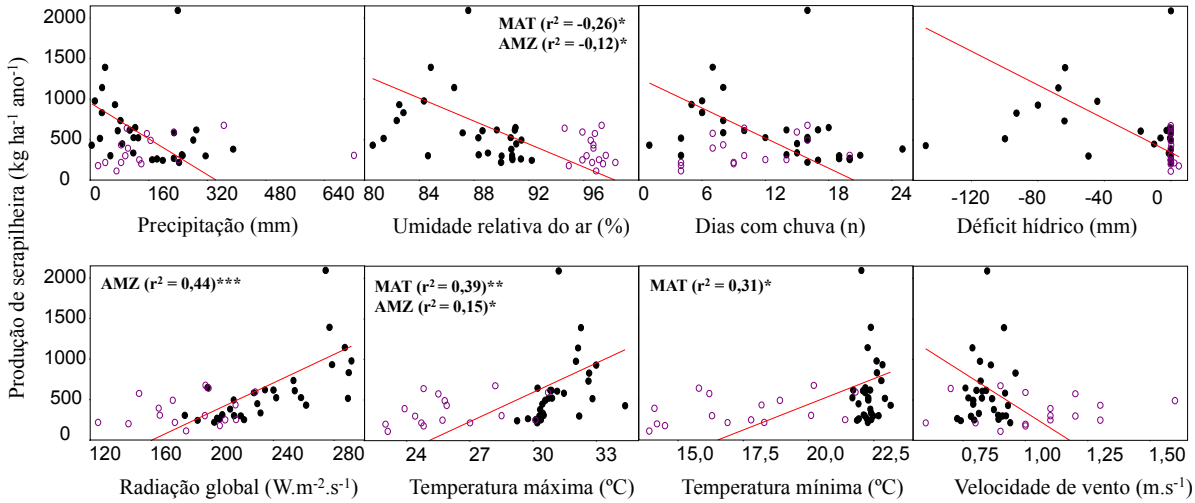


Figura 5.9. Regressões lineares entre produção de serapilheira (kgha^{-1}mês^{-1}) e variáveis meteorológicas nas duas florestas estudadas. Círculos vazios representam valores referentes à Mata Atlântica e pontos preenchidos representam valores referentes a floresta Amazônica. * $p \leq 0,05$; ** $p \leq 0,01$ e *** $p \leq 0,001$.

Estes resultados mostram que a temperatura provavelmente foi um fator climático muito importante para a dinâmica da serapilheira nestas florestas. Porém, pode ser que o mecanismo envolvido na queda do material seja divergente em ambos os locais. Por exemplo, a temperatura máxima pode ser um fator limitante para o incremento arbóreo na Amazônia devido a prováveis danos no aparato fotossintético, sendo que esta variável pode ainda promover respostas hormonais específicas nas plantas, induzindo-as a maior queda de folhas, tendo assim um caráter de defesa. Isso é fomentado pelos dados de radiação solar, que mostrou forte influência na produção de serapilheira na Amazônia. Estações quentes são muito ensolaradas nesta região norte do país, o que pode promover um sinergismo de fatores que culminam na resposta de maior queda de material vegetal.

Por outro lado, a floresta Atlântica apresentou temperatura média anual mais baixa do que na floresta Amazônica. Isto pode desfavorecer alguns processos metabólicos essenciais para o desenvolvimento e reprodução (BROWN et al., 2004). Uma boa indicação disto é em relação à temperatura mínima, que mostrou relação positiva com a produção de serapilheira.

Na floresta Amazônica a curva de incremento diamétrico arbóreo foi antagônica à produção de serapilheira, destacando a importância das folhas, o maior constituinte da serapilheira total, no perfil de incremento arbóreo. Vitousek e Sanford (1986) destacam a importância da serapilheira no crescimento arbóreo, principalmente no que diz respeito à ciclagem de nutrientes que ocorre em florestas tropicais, ou seja, locais que normalmente apresentam solos pobres (MARTINS, 2010).

5.4 Conclusão

Os resultados deste capítulo mostraram que tanto o incremento diamétrico absoluto quanto o relativo foram maiores na floresta Amazônica do que na floresta Atlântica, sendo que os indivíduos amostrados de ambas as florestas mostraram diminuição na taxa de incremento diamétrico arbóreo no início da estação com menor índice pluviométrico, mesmo considerando que as condições climáticas desta estação sejam diferentes em ambos os sítios, destacando assim o efeito do habitat na determinação do incremento em diâmetro dos caules estudados.

Os grupos funcionais apresentaram comportamento de incremento diamétrico arbóreo semelhantes em ambos os biomas, sendo que a característica funcional das espécies foi mais eficiente na determinação da respostas de incremento do que o habitat propriamente dito. Apesar da limitação de escala temporal, estes resultados sugerem o uso da diversidade de grupos funcionais ao invés de diversidade taxonômica em estudos que busquem respostas do ambiente através do perfil de incremento diamétrico arbóreo.

Apesar da produção de serapilheira ter sido maior na floresta Amazônica, em ambos os sítios houve tendência de aumento no aporte do material decíduo durante a estação menos chuvosa. A folha foi a fração predominante em ambos os biomas e as variáveis climáticas que mais influenciaram a queda do material vegetal das árvores foram temperatura, radiação e umidade relativa do ar.

Por fim, estes resultados mostraram que as duas florestas apresentaram variações na taxa de incremento diamétrico e na produção de serapilheira e que os subgrupos funcionais apresentaram perfis análogos em ambas as florestas estudadas.

6. CONCLUSÃO GERAL

*Os valores de incremento diamétrico arbóreo mensais nos indivíduos amostrados de ambas as florestas variaram, sendo que na floresta Amazônica as árvores apresentaram taxa de incremento maior do que na floresta Atlântica. Porém, em relação as três fitofisionomias estudadas na floresta Atlântica, os indivíduos amostrados na comunidade da fazenda Capricórnio foram os que apresentaram maiores valores de incremento diamétrico arbóreo mensal e anual.

*O perfil de incremento diamétrico arbóreo dos indivíduos amostrados em ambas as florestas apresentou diminuição durante o período com menor índice pluviométrico, sendo que esta tendência se repetiu ao longo do gradiente altitudinal da floresta Atlântica.

*Na floresta Atlântica, os indivíduos amostrados no núcleo Santa Virgínia e na fazenda Capricórnio foram os que apresentaram maior número de relações significativas com as variáveis meteorológicas, sendo que em geral, temperatura e precipitação foram os principais fatores que apresentaram relação positiva com o incremento. Na floresta Amazônica as regressões lineares entre incremento diamétrico arbóreo, temperatura máxima e radiação solar evidenciaram que estas variáveis interferiram negativamente no incremento diamétrico arbóreo, embora a precipitação tenha apresentado relação positiva. Assim, conclui-se que para o conjunto de dados deste trabalho, a temperatura e a precipitação foram fatores chaves na dinâmica de incremento diamétrico arbóreo em ambas as florestas.

*Na floresta Atlântica os grupos funcionais mostraram ser bem eficientes nas respostas de incremento diamétrico arbóreo, sendo que “Classes de Tamanho” e “Índice de Iluminação de Copa” foram os grupos funcionais que responderam melhor as variações de incremento diamétrico arbóreo. Nesta floresta os subgrupos funcionais apresentam maior efeito no perfil de incremento diamétrico arbóreo do que o nível de altitude propriamente dito. Na floresta Amazônica estes dois grupos funcionais também foram os que melhor evidenciaram as respostas de incremento arbóreo em relação às condições climáticas. Em ambos os sítios de estudo, os resultados obtidos mostraram que a diversidade de grupos funcionais responderam melhor ao perfil de incremento diamétrico arbóreo do que a diversidade taxonômica.

*A produção de serapilheira na floresta Atlântica seguiu tendência inversa ao nível de altitude, sendo que a produção foi significativamente diferente apenas na floresta de Terras Baixas. A fração de serapilheira predominante em ambas as florestas foi a folha, seguida por galhos menores do que 2 cm de diâmetro. A fração miscelânea na floresta Amazônica foi maior do que nas três fitofisionomias estudadas na floresta Atlântica. Dentre as variáveis ambientais que influenciaram a queda do material vegetal, a temperatura apresentou relação positiva na floresta de Terras Baixas e Montana da floresta Atlântica. A umidade relativa do ar influenciou negativamente o aporte de serapilheira na FODTB e na Amazônia. Por fim, a amplitude térmica e a radiação solar apresentaram relações positiva com a produção de serapilheira na Amazônia.

*Os resultados desta tese subsidiam informações relevantes sobre a dinâmica de incremento diamétrico arbóreo e produção de serapilheira em duas importantes florestas tropicais brasileiras, além de propor a seleção de grupos funcionais em estudos que busquem respostas do ambiente (perturbado ou não) no perfil de crescimento da comunidade.

REFERÊNCIAS

AB'SABER, A. N. **Os domínios de natureza no Brasil**: potencialidades paisagísticas. 7. ed. São Paulo: Ateliê Editorial, 2012. 64 p.

AB'SABER, A. N. Problemas da Amazônia brasileira. Dossiê Amazônia brasileira I. **Estudos Avançados**, São Paulo, v. 19, n. 53, p. 6-35, 2005.

ABREU, J. R. S. P.; OLIVEIRA, R. R.; MONTEZUMA, R. C. M. Dinâmica da serapilheira em um trecho de floresta atlântica secundária em área urbana do Rio de Janeiro. **Pesquisas. Botânica**, São Leopoldo, n. 61, p. 279-291, 2010.

ALVES, L. F.; METZGER, J. P. A regeneração florestal em áreas de floresta secundária na Reserva Florestal do Morro Grande, Cotia, SP. **Biota Neotropica** (Ed. Portuguesa), Campinas, v. 6, n. 2, p. 1-18, 2006.

ALVES, L. F.; SANTOS, F. A. M. Tree allometry and crown shape of four tree species in Atlantic rain forest, south-east Brazil. **Journal of Tropical Ecology**, Cambridge, v. 18, p. 245-260, 2002.

ALVES, L. F. et al. Forest sctructure and live aboveground biomass variation along na elevational gradiente of tropical Atlantic moist forest (Brazil). **Forest Ecology and Management**, Amsterdam, v. 260, p. 679-691, 2010.

ALVES, L. F. et al. Variation in liana abundance and biomass along an elevational gradiente in the tropical Atlantic forest (Brazil). **Ecological Research**, Tokyo, v. 27, p. 323-332, 2012.

ALVES, L. M. et al. Classificação de anos de seca. In: BORMA, L. S.; NOBRE, C. A. **Secas na Amazônia**: causas e consequências. São Paulo: Oficina de Textos, 2012.

AMBIENTE BRASIL. **Mata Atlântica**: Origem do bioma, caracterização e áreas de ocorrência. Curitiba, 2006. Disponível em: http://ambientes.ambientebrasil.com.br/natural/biomas/mata_atlantica.html. Acesso em: 19 out. 2013.

ANDERSON-TEIXEIRA, K. J. et al. Altered dynamics of forest recovery under a changing climate. **Global Change Biology**, Oxford, v. 19, p. 2001-2021, 2013.

ANDRADE, E. A.; HIGUCHI, N. Produtividade de quatro espécies arbóreas de Terra Firme da Amazônia Central. **Acta Amazônica,** Manaus, v. 39, p. 105-112, 2009.

ARAGÃO, L. E. O. C. et al. Above-and belowground net primary productivity across ten Amazonian forests on contrasting soils. **Biogeosciences**, Göttingen, v. 6, p. 2759–2778, 2009.

ARAGÃO, L. E. O. C. et al. Frequência de queimadas durante as secas recentes. In: BORMA, L. S.; NOBRE, C. A. **Secas na Amazônia**: causas e consequências. São Paulo: Oficina de Textos, 2012.

ARAÚJO, R. S. et al. Aporte de serapilheira e nutrientes ao solo em três modelos de revegetação na Reserva Biológica de Poço das Antas, Silva Jardim, RJ. **Floresta e Ambiente**, Seropédica, v. 12, n. 2, p. 16-24, 2005.

ASSIS, M. A. et al. Florestas de restinga e de terras baixas na planície costeira do sudeste do Brasil: vegetação e heterogeneidade ambiental. **Biota Neotropica**, Campinas, v. 11, p. 103–121, 2011.

BAKER, T. R. et al. Variation in wood density determines spatial patterns in Amazonian forest biomass. **Global Change Biology**, Oxford, v. 10, p. 545–562, 2004.

BAKER, T. R. et al.. Fast demographic traits promote high diversification rates of Amazonian trees. **Ecology Letters**, Oxford, v. 17, n. 5, p. 527-536, 2014. doi: 10.1111/ele.12252.

BAKER, T. R.; SWAINE, M. D.; BURSLEM, D. F. R. P. Variation in tropical forest growth rates: combined effects of functional group composition and resource availability. **Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics**, Amsterdam, v. 6, p. 21–36, 2003.

BAKER, T. R. et al. Increasing biomass in Amazonian forest plots. **Philosophical Transactions of the Royal Society. Serie B**, London, v. 359, p. 353–365, 2004.

BAKKER, J. P. et al. Why do we need permanent plots in the study of long-term vegetation dynamics? **Journal of Vegetation Science**, Uppsala, v. 7, n. 2, p. 147-155, 1996.

BALCK, J. K. Drought and fire change sink to source. **Nature**, London, v. 56, p. 41-42, 2014.

BARBOSA, J. H. C.; FARIA, S. M. Aporte de serrapilheira ao solo em estágios sucessionais florestais na reserva biológica de Poço das Antas, Rio de Janeiro, Brasil. **Rodriguésia**, Rio de Janeiro, v. 57, n. 3, p. 461-476, 2006.

BARLOW, J. et al. Litter fall and decomposition in primary, secondary and plantation forests in the Brazilian Amazon. **Forest Ecology and Management**, Amsterdam, v. 247, p. 91–97, 2007.

BARONE, A. N. **Caracterização do sistema fotossintético em folhas de plantas jovens de *Caesalpinia echinata* Lam. (pau-brasil)**. 2005. Dissertação (Mestrado em Biodiversidade Vegetal e Meio Ambiente) – Instituto de Botânica, Secretaria do Meio Ambiente, São Paulo, 2005.

BATISTA, N. A. et al. Architecture of tree species of different strata developing in environments with the same light intensity in a semideciduous forest in southern Brazil. **Acta Botanica Brasilica**, Porto Alegre, v. 28, n. 1, p. 34-45, 2014.

BEGON, M.; TOWNSEND, C. R.; HARPER, J. L. **Ecologia**: de indivíduos a ecossistemas. 4. ed. Porto Alegre: Editora Artmed, 2007.

BETTS, R. A. et al. Biogeophysical effects of land use on climate: model simulations of radiative forcings and large-scale temperature change. **Agricultural and Forest Meteorology**, Amsterdam, v. 142, p. 216-233, 2007.

BORCHERT, R. Climatic periodicity, phenology, and cambium activity in tropical dry forest trees. **IAWA Journal**, Leiden, v. 20, n. 3, p. 239-247, 1999.

BRANDO, P. M. et al. Seasonal and interannual variability of climate and vegetation indices across the Amazon. **Philosophical Transactions of the Royal Society. Serie B**, London, v. 107, n. 33, p. 14685-14690, 2010. doi:10.1073/pnas.0908741107.

BRANDO, P. M. et al. Drought effects on litterfall, wood production and belowground carbon cycling in an Amazon forest: results of a throughfall reduction experiment. **Philosophical Transactions of the Royal Society. Serie B**, London, v. 363, p. 1839-1848, 2008.

BRASIL. Ministério de Ciência e Tecnologia. Disponível em: www.inpa.gov.br/lba. Acesso em: 04 jan. 2014.

BRASIL. Ministério do Meio Ambiente. **Mapas de áreas prioritárias**. Disponível em: http://www.mma.gov.br/biodiversidade/projetos-sobre-a-biodiveridade/projeto-de-conserva%C3%A7%C3%A3o-e-utiliza%C3%A7%C3%A3o-sustent%C3%A1vel-da-diversidade-biol%C3%B3gica-brasileira-probio-i/%C3%A1reas-priorit%C3%A1rias. Acesso em: 02 jun. 2014.

BRAY, J. R.; GORHAM, E. Litter production in forests of the world. **Advances in Ecological Research**, London, v. 2, p. 101–157, 1964.

BREITSPRECHER, A.; BETHEL, J. Stem-growth periodicity of trees in a tropical wet forest of Costa Rica. **Ecology**, Brooklym, v. 71, n. 3, p. 1156–1164, 1990.

BRITO, M. C. W.; OLIVEIRA, L. R. C. N. **Plano de manejo do Parque Estadual da Serra do Mar (PESM)** - Introdução. São Paulo: Secretaria do Meio Ambiente, 2008. Disonível em: http://fflorestal.sp.gov.br/files/2012/01/1.-Introducao.pdf. Acesso em: 04 jan. 2014.

BROWN, I. F. et al. Uncertainty in the biomass of Amazonian forests: An example from Rondônia, Brazil. **Forest Ecology and Management,** Amsterdam, v. 75, n. 1, p. 175-189, 1999.

BROWN, J. H. et al. Toward a metabolic theory of ecology. **Ecology**, Brooklyn, v. 85, n. 7, p. 1771–1789, 2004.

BROWN, J. H.; LIMOLINO, M. V. **Biogeografia**. 2. ed. Ribeirão Preto: Funpec, 2006.

BROWN, S.; IVERSON, L. R. Biomass estimates for tropical forests. **World Resources Review**, Kent, v. 4, p. 366-384, 1992.

BRUN, E. J. et al. Relação entre a produção de serapilheira e variáveis meteorológicas em três fases sucessionais de uma floresta estacional decidual no Rio Grande do Sul. **Revista Brasileira de Agrometeorologia**, Santa Maria, v. 9, n. 2, p. 277-285, 2001.

BURGER, D. **Modelos alométricos para a estimativa da fitomassa de Mata Atlântica na Serra do Mar, SP**. 2005. 112 p. Tese (Doutorado) – Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo, São Paulo, 2005.

BUTT, N. et al. Shifting dynamics of climate-functional groups in old growth Amazonian forests. **Plant Ecology and Diversity**, London, v. 7, n. 1-2, p. 267-279, 2014. doi: 10.1080/ 17550874.2012.715210.

CAI, W. et al. Increasing frequency of extreme El Niño events due to greenhouse warming. **Nature Climate Change**, London, v. 4, p. 111-116, 2014.

CAO, M. et al. Remotely sensed interanual variations and trends in terrestrial Net Primary Productivity 1981 – 2000. **Ecosystems**, New York, v. 7, p. 233-242, 2004.

CARMO, J. B. et al. Conversion of the coastal Atlantic forest to pasture, consequences for the nitrogen cycle and soil greenhouse gas emissions. **Agriculture Ecosystems and Environment**, Amsterdam, v. 148, p. 37-48, 2012.

CASTILHO, C. V. et al. Variation in aboveground tree live biomass in a central Amazonian forest: effects of soil and topography. **Forest Ecology and Management**, Amsterdam, v. 234, p. 85-96, 2006.

CASTRO, E. R. et al. Temporal variation in the abundance of two species of thrushes in relation to fruiting phenology in the Atlantic rainforest. **The Emu**, Hawthorn East, Victoria, v. 112, p. 137–148, 2012.

CAVALCANTI, I. F. A.; SILVEIRA, V. P.; ALVES, L. M. Características atmosféricas e oceânicas em anos de seca. In: BORMA, L. S.; NOBRE, C. A. **Secas na Amazônia**: causas e consequências. São Paulo: Oficina de Textos, 2012.

CEBALLOS, J. C.; BOTTINO, M. J.; SOUZA, J. M. A simplified physical model for assessing solar radiation over Brazil using GOES-E imagery. **Journal of Geophysical Research**, Washington, DC, v. 109, D02211, 2004. doi: 10.1029/2003JD003531.

CELENTANO, D. et al. litterfall dynamics under different tropical forest restoration strategies in Costa Rica. **Biotropica**, Washington, DC, v. 43, n. 3, p. 279–287, 2011.

CHAGAS, G. F. B. et al. Impactos da redução da pluviometria na biomassa aérea da Floresta Amazônica. **Revista Brasileira de Engenharia Agrícola e Ambiental,** Campina Grande, v. 16, n. 1, p. 72–79, 2012.

CHAMBERS, J. Q. et al. Tree demage, allometric relationships, and above-ground net primary production in central Amazon Forest. **Forest Ecology and Management,** Amsterdam, v. 152, p. 73-84, 2001.

CHAMBERS, L. E. et al. Phenological changes in the Southern Hemisphere. **PLoS ONE**, San Francisco, v. 8, n. 10, e.75514, 2013. doi:10.1371/journal.pone.0075514.

CHAPIN, F. S.; MATSON, P. A.; MOONEY, H. A. **Principles of terrestrial ecosystem ecology**. New York: Springer-Verlag, 2002.

CHAVE, J. et al. Tree allometry and improved estimation of carbon stocks and balance in tropical forests. **Oecologia**, Berlin, v. 145, p. 87–99, 2005.

CHAVE, J. et al. Regional and phylogenetic variation of wood density across 2456 Neotropical tree species. **Ecological Applications**, Washington, DC, v. 16, p. 2356–2367, 2006.

CHAVE, J. et al. Spatial and temporal variation of biomass in a tropical forest: results from a large census plot in Panama. **Journal of Ecology**, Oxford, v. 91, p. 240–252, 2003.

CHAVE, J. et al. Towards a worldwide wood economics spectrum. **Ecology Letters**, Oxford, v. 12, p. 351-366, 2009.

CHAVE, J. et al. Regional and seasonal patterns of litterfall in tropical South America. **Biogeosciences**, Göttingen, v. 7, p. 43–55, 2010.

CHRISTOFFERSEN, B. O. et al. Mechanisms of water supply and vegetation demand govern the seasonality and magnitude of evapotranspiration in Amazonia and Cerrado. **Agricultural and Forest Meteorology**, Amsterdam, v. 191, p. 33-50, 2014.

CINCOTTA, R. P.; WISNEWSKI, J.; ENGELMAN, R. Human population in the biodiversity hotspots. **Nature**, London, v. 404, p. 990-992, 2000.

CLARK, D. A. Sources or sinks? The responses of tropical forests to current and future climate and atmospheric composition. **Philosophical Transactions of the Royal Society. Serie B**, London, v. 359, p. 477–491, 2004.

CLARK, D. A.; CLARK, D. B. Life history diversity of canopy and emergent trees in a Neotropical rainforest. **Ecological Monographs**, Durham, v. 62, p. 315-344, 1992.

CLARK, D. A.; CLARK, D. B. Climate-induced annual variation in canopy tree growth in a Costa Rican tropical rain forest. **Journal of Ecology**, Oxford, v. 82, p. 865–872, 1994.

CLARK, D. A.; CLARK, D. B. Assessing the growth of tropical rain forest trees: issues for forest modeling and management. **Ecological Applications**, Washington, DC, v. 9, p. 981–997, 1999.

CLARK, D. A. et al. Net primary production in tropical forests, an evaluation and synthesis of existing field data. **Ecological Applications**, Washington, DC, v. 11, p. 371–384, 2001.

CLARK, D. A. et al. Measuring net primary production in forest, concepts and field methods. **Ecological Applications**, Washington, DC, v. 11, n. 2, p. 356-370, 2002.

CLARK, D. A. et al. Tropical rain forest tree growth and atmospheric carbon dynamics linked to interannual temperature variation during 1984–2000. **Procedings of the National Academy of Science of the USA**, Washington, DC, v. 100, n. 10, p. 5852-5857, 2003. doi: 100.5852–5857.

CLARK, D. B.; CLARK, D. A. Abundance, growth and mortality of very large trees in Neotropical lowland rain forest. **Forest Ecology and Management**, Amsterdam, v. 80, p. 235-244, 1996.

CLARK, D. B.; CLARK, D. A. Landscape-scale variation in forest structure and biomass in a tropical rain forest. **Forest Ecology and Management**, Amsterdam, v. 137, p. 185-198, 2000.

CLARK, D. B.; CLARK, D. A.; OBERBAUER, S. F. Annual wood production in a tropical rain forest in NE Costa Rica linked to climatic variation but not to increasing CO_2. **Global Change Biology**, Oxford, v. 16, p. 747-759, 2010.

CLARK, D. B.; CLARK, D. A.; OBERBAUER, S. F. Field-quantified responses of tropical rainforest aboveground productivity to increasing CO_2 and climatic stress, 1997–2009. **Journal of Geophysical Research**, Washington, DC, v. 118, p. 1–12, 2013.

COLOMBO, A. F.; JOLY, C. A. Brazilian Atlantic forest lato sensu, the most ancient Brazilian forest, and a biodiversity hotspot, is highly threatened by climate change. **Brazilian Journal of Biology**, São Carlos, v. 70, n. 3, p. 697-708, 2010.

CONDIT, R.; HUBBLELL, S. P.; FOSTER, R. B. Assessing the response of plant functional types to climatic change in tropical forests. **Journal of Vegetation Science**, Uppsala, v. 7, p. 405-416, 1996.

COOMES, D. A.; ALLEN, R. B. Effects of size, competition and altitude on tree growth. **Journal of Ecology**, Oxford, v. 95, p. 1084-1097, 2007.

COUTO-SANTOS, F. R.; LUIZÃO, F. J. Fine litter accumulation in Central Amazonian Tropical Rainforest canopy. **Acta Amazônica**, Manaus, v. 40, n. 4, p. 781-786, 2010.

CRAMER, W. et al. Global response of terrestrial ecosystem structure and function to CO2 and climate change: results from six dynamic global vegetation models. **Global Change Biology**, Oxford, v. 7, p. 357-373, 2001.

CUNHA, G. C. et al. Dinâmica nutricional em floresta estacional decidual com ênfase aos minerais provenientes da deposição de serapilheira. **Ciência Florestal**, Santa Maria, v. 3, n. 1, p. 35-64, 1993.

CUNHA, T. A.; CAVALLI, J. P.; FINGER, C. A. G. Relação entre alongamento anual da copa e o incremento diamétrico de árvores singulares de Cedrela fissilis (Vell). **Ciência Florestal**, Santa Maria, v. 23, n. 4, p. 703-712, 2013.

DAVIDSON, E. A. et al. Recuperation of nitrogen cycling in Amazonian forests following agricultural abandonment. **Nature**, London, v. 447, p. 995-996, 2007.

DELITTI, W. B. C. Estudos da ciclagem de nutrientes: instrumentos para análise funcional de ecossistemas terrestres. **Oecologia Brasiliensis**, Rio de Janeiro, v. 1, p. 469-486, 1995.

DIAS, A. et al. Aboveground biomass stock of native woodland on a Brazilian sandy coastal plain: Estimates based on the dominant tree species. **Forest Ecology and Management**, Amsterdam, v. 226, p. 364-367, 2006.

DICKOW, K. M. C. et al. Produção de serapilheira em diferentes fases sucessionais de uma floresta subtropical secundária, em Antonina, PR. **Cerne**, Lavras, v. 18, n. 1, p. 75-86, 2012.

DOMINGOS, M. et al. Produção de serapilheira retorno de nutrientes em um trecho de Mata Atlântica secundária na Reserva Biológica de Paranapiacaba, SP. **Revista Brasileira de Botânica,** São Paulo, v. 20. n. 1, p. 91-96, 1997.

DOMINGUES, T. F. et al. Parameterization of canopy structure and leaf-level gas exchange for an eastern amazonian tropical rain forest (Tapajós National Forest, Pará, Brazil). **Earth Interactions**, Boston, v. 9, p. 1- 23, 2005. doi: 10.1175/EI149.1.

DOMINGUES, T. F.; MARTINELLI, L. A.; EHLERINGER, J. R. Ecophysiological traits of plant functional groups in forest and pasture ecosystems from eastern Amazônia, Brasil. **Plant Ecology**, Dordrecht, v. 193, p. 101-112, 2007.

DOMINGUES, T. F.; MARTINELLI, L. A.; EHLERINGER, J. R. Seasonal patterns of leaf-level photosynthetic gas exchange in an eastern Amazonian rain forest. **Plant Ecology and Diversity**, London, v. 7, p. 189-203, 2013.

DONG, S. X. et al. Variability in solar radiation and temperature explains observed patterns and trends in tree growth rates across four tropical forests. **Proceedings of the Royal Society. Series B,** London, v. 279, p. 3923–3931, 2012.

DOUGHTY, C. E.; GOLDEN, M. L. Are tropical forest near a high temperature threshold? **Journal of Geophysical Research**, Washington, DC, v. 113, p. 1-12, 2008. doi: 10.1029/2007JG000632.

EISENLOHR, P. V. et al. Disturbances, elevation, topography and spatial proximity drive vegetation patterns along an altitudinal gradient of a top biodiversity hotspot. **Biodiversity and Conservation**, London, v. 22, p. 2767-2783, 2013.

EMBRAPA. Divisão de Monitoramento por Satélite (CNPM). **Banco de Dados Climáticos do Brasil**. Campinas: Embrapa Monitoramento por Satélite, 2003. Disponível em: http://www.bdclima.cnpm.embrapa.br/resultados/balanco.php?UF=&COD=121. Acesso em: 03 nov. 2013.

ESPELETA, J. F.; CALRK, D. A. Multi-scale variation in fine-root biomass in a tropical rain forest: a seven-year study. **Ecological Monographs**, Durham, v. 77, n. 3, p. 377-404, 2007.

FACELLI, J. M.; PICKETT, S. T. A. Plant litter: its dynamics and effects on plant community structure. **Botanical Review**, Lancaster, v. 57, p. 1-32, 1991.

FALSTER, D. S. Sapling strength and safety, the importance of wood density in tropical forest. **New Phytologist**, London, v. 171, p. 237-239, 2006.

FAUSET, S. et al. Drought-induced shifts in the floristic and functional composition of tropical forests in Ghana. **Ecology Letters**, Oxford, v. 15, p. 1120-1129, 2012.

FEARNSIDE, P. M. Deforestation in Brazilian Amazonia: History, Rates, and Consequences. **Conservation Biology**, Cambridge, v. 19, n. 3, p. 680–688, 2005.

FEARNSIDE, P. M.; FERRAZ, J. A conservation gap analysis of Brasil´s Amazonian vegetation. **Conservation Biology**, Cambridge, v. 9, p. 1134-1147, 1995.

FEARNSIDE, P. M.; LAURANCE, W. F. Tropical deforestation and greenhouse-gas emissions. **Ecological Applications**, Washington, DC, v. 1, n. 4, p. 982–986, 2004.

FELIPPE, G. M. Desenvolvimento dos vegetais. In: FERRI, M. G. (Coord.). **Fisiologia vegetal**. São Paulo: EPU, 1979. p. 1-37.

FIGUEIRA, A. M. S. et al. Effects of selective logging on tropical forest tree growth. **Journal of Geophysical Research**, Washington, DC, v. 113, p. G00B05, 2008.

FRIEDEL, M. H.; BASTIN, G. N.; GRIFFIN, G. F. Range assessment and monitoring of arid lands: the derivation of functional groups to simplify vegetation data. **Journal of Environmental Management**, New York, v. 27, p. 85-97, 1988.

GAMA, J. R. V. et al. Comparação entre florestas de várzea e de terra firme do estado do Pará. **Revista Árvore**, Viçosa, v. 29, n. 4, p. 607-616, 2005.

GATES, D. M. Leaf temperature and transpiration. **Agronomy Journal**, Madison, v. 56, p. 273-277, 1964.

GATTI, L. V. et al. Drought sensitivity of Amazonian carbon balance revealed by atmospheric measurements. **Nature**, London, v. 506, p. 76-80, 2014.

GIRARDIN, C. A. J. et al. Seasonality of above-ground net primary productivity along an Andean altitudinal transect in Peru. **Journal of Tropical Ecology**, Cambridge, v. 30, n. 6, p. 503-519, 2014a.

GIRARDIN, C. A. J. et al. Spatial patterns of above-ground structure, biomass and composition in a network of six Andean elevation transects. **Plant Ecology and Diversity**, London, v. 7, n. 1-2, p. 161-171, 2014b.

GLINIARS, R. et al. Monthly stem increment in relation to climatic variables during 7 years in an East African rainforest. **Trees**, Heidelberg, v. 27, p. 1129-1138, 2013.

GOMES, A. C. S.; LUIZÃO, F. J. Leaf and soil nutrients in a chronosequence of second-growth forest in central Amazonia: implications for restoration of abandoned lands. **Restoration Ecology**, New York, v. 20, n. 3, p. 339–345, 2012.

GOMES, E. P. C.; FISCH, S. T. V.; MANTOVANI, V. Estrutura e composição do componente arbóreo na Reserva Ecológica do Trabiju, Pindamonhangaba, SP, Brasil. **Acta Botanica Brasilica,** Porto Alegre, v. 19, n. 3, p. 451-464, 2005.

GOMES, J. A. M. A.; BERNACCI, L. C.; JOLY, C. A. Diferenças florísticas e estruturais entre duas cotas altiduninais da Floresta Ombrófila Densa Submontana Atlântica, do Parque Estadual da Serra do Mar, município de Ubatuba/SP, Brasil. **Biota Neotropica**, Campinas, v. 11, p. 123-137, 2011.

GRAHAM, E. A. et al. Cloud cover limits net CO2 uptake and growth of a rainforest tree during tropical rainy seasons. **Proceedings of the National Academy of Science of the USA**, Washington, DC, v. 100, p. 572–576, 2003.

GROGAN, G.; SCHULZE, M. The Impact of Annual and Seasonal Rainfall Patterns on Growth and Phenology of Emergent Tree Species in Southeastern Amazonia, Brazil. **Biotropica**, Washington, DC, v. 44, n. 3, p. 331–340, 2012.

HABERL, H.; GEISSELER, S. Cascade utilization of biomass: estrategies for a more efficient use of a scarse resource. **Ecological Engineering,** Amsterdam, v. 16, p. 111-121, 2000.

HABERL, H. et al. Human appropriation of net primary production and species diversity in agricultural landscapes. **Agriculture, Ecosystems and Environment**, Amsterdam, v. 102, p. 213-218, 2004.

HACKE, U. G. et al. Trends in wood density and structure are linked to prevention of xylem implosion by negative pressure. **Oecologia**, Berlin, v. 126, p. 457-461, 2001.

HAMMER, O. et al. Paleontological statistics software package for education and data analysis. **Palaeontologia Electronica**, Bethesda, v. 4, n. 1, p. 9, 2001. Disponível em: http://palaeo-electronica.org/2001_1/past/issue1_01.htm.

HÄTTENSCHWILER, S.; COQ, S.; BARANTAL, S.; HANDA, I. T. Leaf traits and decomposition in tropical rainforests: revisiting some commonly held views and towards a new hypothesis. **New Phytologist**, London, v. 189, n. 4, p. 950-965, 2011.

HIGUCHI, N. et al. Aboveground biomass estimate for Amazonian dense tropical moist forests. **Memoirs of the Faculty of Agriculture Kagoshima University**, Kagoshima, v. 30, p. 43-54, 1994.

HIGUCHI, N. et al. A Floresta Amazônica e a água da chuva. **Floresta**, Curitiba, v. 41, n. 3, p. 427-434, 2011.

HOOPER, D. U.; VITOUSEK, P. M. The effects of plant composition and diversity on ecosystem processes. **Science**, Washington, DC, v. 227, p. 1302-1305, 1997.

HOORN, C. et al. The Amazonian Craton and its influence on past fluvial systems (Mesozoic-Cenozoic, Amazonia). In: HOORN, C.; WESSELINGH, F. (Ed.). **Amazonia, landscape and species evolution**. Oxford: Wiley-Blackwell, 2010. p. 103–122.

HOUGHTON, R. A. Revised estimates of the annual net flux of carbon to the atmosphere from changes in land use and land management 1850-2000. **Tellus**, Stockholm, v. 55B, p. 378-390, 2003.

HUBBEL, S. P. et al. Light-gap disturbance, recruitment limitation, and tree diversity in a Neotropical forest. **Science**, Wshington, DC, v. 283, p. 554-557, 1999.

HUETE, A. R. et al. Amazon rainforests green-up with sunlight in dry season. **Geophysical Research Letters**, Washington, DC, v. 33, L06405, 2006. doi: 10.1029/2005GL025583. 2006.

HUNT, B. G.; ELLIOT, T. I. Mexican megadrought. **Climate Dynamics**, Berlin, v. 20, p. 1-12, 2002.

HUSCH, B.; MILLER, C. I.; BEERS, T. W. **Forest mensuration**. 3. ed. New York: John Wiley & Sons, 1982.

HUTYRA, L. R. et al. Seasonal controls on the exchange of carbon and water in an Amazonian rain forest. **Journal of Geophysical Research**, Washington, DC, v. 112, G03008, 2007.

HÜVE, K. et al. When it is too hot for photosynthesis: heat-induced instability of photosynthesis in relation to respiratory burst, cell permeability changes and H2O2 formation. **Plant, Cell and Environment**, Nottingham, v. 34, n. 1, p. 113-126, 2011.

IIDA, Y. et al. Wood density explains architectural differentiation across 145 co-occurring tropical tree species. **Functional Ecology**, Oxford, v. 26, p. 274-282, 2012.

ISBELL, F. et al. High plant diversity is needed to maintain ecosystem services. **Nature**, London, v. 477, p. 199-203, 2011. doi:10.1038/**Nature**10282.

ISHIBASHI, M.; TERASHIMA, I. Effects of continuous leaf wetness on photosynthesis, adverse aspects of rainfall. **Plant, Cell and Environment**, Nottingham, v. 18, p. 431-438, 1995.

IVANAUSKAS, N. M.; MONTEIRO, R.; RODRIGUES, R. R. Similaridade florística entre áreas de Floresta Atlântica no Estado de São Paulo. **Brazilian Journal of Ecology**, Oxford, v. 1, n. 2, p. 71-81, 2000.

IVANOV, V. Y. et al. Root niche separation can explain avoidance of seasonal drought stress and vulnerability of overstory trees to extended drought in a mature Amazonian forest. **Water Resources Research**, Washington, DC, v. 48, W12507, 2012. doi: 10.1029/2012WR011972.

JASEN, S.; NARDINI, A. From systematic to ecological wood anatomy and finally plant hydraulics: are we making progress in understanding xylem evolution? **New Phytologist**, London, v. 23, n. 1, p. 12–15, 2014.

JOLY, C. A. Biodiversity and climate change in the Neotropical region. Editorial. **Biota Neotropica**, Campinas, v. 8, n. 1, p.1, 2008. Disponível em: http//dx.doi.org/10.1590/S1676-06032008000100001.

JOLY, C. A. et al. Biodiversity conservation research, training, and policy in São Paulo. **Science**, Eashington, DC, v. 328, p. 1358-1359, 2011.

JOLY, C. A. et al. Floristic and phytosociology in permanent plots of the Atlantic Rainforest along an altitudinal gradient in southeastern Brazil. **Biota Neotropica**, Campinas, v. 12, n. 1, p. 123-145, 2012.

KARIUKI, M. et al. Diameter growth performance varies with species functional-group and habitat characteristics in subtropical rainforests. **Forest Ecology and Management**, Amsterdam, v. 225, p. 1-14, 2006.

KEELAND, B. D.; SHARITZ, R. R. Accuracy of tree growth measurements using dendrometer bands. **Canadian Journal of Forest Research,** Ottawa, v. 23, p. 2454-2457, 1993.

KEELING, H. C. et al. Contrasting patterns of diameter and biomass increment across tree functional groups in Amazonian forests. **Oecologia**, Berlin, v. 158, p. 521–534, 2008.

KEELING, H. C.; PHILLIPS, O L. A calibration method for the crown illumination index for assessing forest light environments. **Forest Ecology and Managament**, Amsterdam, v. 242, n. 2-3, p. 431-437, 2007.

KELLER, M.; PALACE, M.; HURTT, G. Biomass estimation in the Tapajós National Forest, Brazil. Examination of sampling and allometric uncertainties. **Forest Ecology and Management**, Amsterdam, v. 154, p. 371-382, 2001.

KERR, R. A. Global warming is changing the world. **Science**, Washington, DC, v. 316, p. 188–190, 2009.

KIM, Y. et al. Seasonal carbon dynamics and water fluxes in an Amazon rainforest. **Global Change Biology**, Oxford, v. 18, p. 1322–1334, 2012.

KING, D. A.; DAVIES, S. J.; NOOR, N. S. M. Growth and mortality are related to adult tree size in a Malaysian mixed dipterocarp forest. **Forest Ecology and Management**, Amsterdam, v. 223, p. 152–158, 2006.

KING, D. A. et al. Tree growth is related to light interception and wood density in two mixed dipterocarp forest of Malaysia. **Functional Ecology**, Oxford, v. 19, p. 445-453, 2005.

KING, D. A. et al. The role of wood density and stem support costs in the growth and mortality of tropical trees. **Journal of Ecology**, Oxford, v. 94, p. 670-680, 2006.

KOCH, G. W.; AMTHOR, J. S.; GOULDEN, M. L. Diurnal patterns of leaf photosynthesis, conductance and water potential at the top of a lowland rain forest canopy in Cameroon, measurements from the Radeau des Cimes. **Tree Physiology**, Victoria, v. 14, p. 347–360, 1994.

KOHYAMA, T.; HARA, T. Frequency distribution of tree growth rate in natural forest stands. **Annals of Botany**, Oxford, v. 64, p. 47-57, 1989.

LAPOLA, D. M. et al. Pervasive transition of the brazilian land-use system, **Nature** C**limate Change**, London, v. 4, p. 27-35, 2014.

LAPOLA, D. M. et al. The impact of light quality and leaf wetness on photosynthesis in north-west Andean tropical montane cloud forest. **Journal of Tropical Ecology**, Cambridge, v. 21, n. 5, p. 549-557, 2005.

LARCHER, W. **Ecofisiologia vegetal**. São Carlos: RiMa, 2000.

LAURANCE, W. F. et al. Rain forest fragmentation and the dynamics of Amazonian tree communities**. Ecology**, Brooklyn, v. 79, p. 2032-2040, 1998.

LAURANCE, W. F. et al. Ecosystem decay of Amazonian forest fragments: a 22-year investigation. **Conservation Biology**, Cambridge, v. 16, p. 605-618, 2002.

LAURANCE, W. F. et al. Pervasive alteration of tree communities in undisturbed Amazonian forests. **Nature**, London, v. 428, p. 171–174, 2004.

LEITÃO-FILHO, H. F. Considerações sobre a florística de florestas tropicais e sub tropicais do Brasil. **IPEF**, Piracicaba, v. 35, p. 41-46, 1987.

LEWIS, S. L.; MALHI, Y.; PHILLIPS, O. L. Fingerprinting the impacts of global change on tropical forests. **Philosophical Transactions of the Royal Society. Series B**, London, v. 359, p. 437–462, 2004.

LEWIS, S. L. et al. The 2010 Amazon drought. **Science**, Washington, DC, v. 331, p. 554, 2011.

LI, W. H.; FU, R.; DICKNSON, R. E. Rainfall and its seasonality over the Amazon in the 21st century as assessed by the coupled models for the IPCC AR4. **Journal of Geophysical Research**, Washington, DC, v. 111, D021111, 2006. doi: 10.1029/2005jD006355.

LIMA, A. J. N. et al. Allometric models for estimating above- and below-ground biomass in Amazonian forests at São Gabriel da Cachoeira in the upper Rio Negro, Brazil. **Forest Ecology and Management**, Amsterdam, v. 277, p. 163-172, 2012.

LIMA, A. et al. Land use and land cover changes determine the spatial relationship between fire and deforestation in the Brazilian Amazon. **Applied Geography**, Amsterdam, v. 34, p. 239–246, 2012.

LLOYD, J.; FARQUHAR, G. D. Effects of rising temperatures and [CO2] on the physiology of tropical forest trees. **Philosophical Transactions of the Royal Society. Serie B**, London, v. 363, p. 1811–1817, 2008.

LLOYD, J. et al. Optimisation of photosynthetic carbon gain and within-canopy gradients of associated foliar traits for Amazon forest trees. **Biogeosciences,** Göttingen, v. 7, p. 1833-1859, 2010.

LÔBO, D. et al. Forest fragmentation drives Atlantic forest of northeastern Brazil to biotic homogenization. **Diversity and Distributions**, London, v. 17, p. 287-296, 2011.

LONGHI, R. V. et al. Produção de serapilheira e retorno de macronutrientes em três grupos florísticos de uma floresta ombrófila mista, RS. **Ciência Florestal**, Santa Maria, v. 21, n. 4, p. 699-710, 2011.

LOPES, M. I. S. et al. **Manual metodológico para estudos botânicos na Mata Atlântica**. Seropédica: EDUR, UFRRJ, 2002.

LOREAU, M. Separating sampling and other effects in biodiversity experiments. **Oikos**, Kopenhagen, v. 82, p. 600–602, 1998.

LUGO, A. E.; SCATENA, F. N. Background and catastrophic tree mortality in tropical moist, wet and rain forests. **Biotropica**, Washington, DC, v. 28, p. 585–599, 1996.

LUIZÃO, R. C. C. et al. Variation of carbon and nitrogen cycling processes along a topographic gradient in a central Amazonian Forest. **Global Change Biology**, Oxford, v. 10, p. 592-600, 2004.

MALHI, Y.; GRACE, J. Tropical forests and atmospheric carbon dioxide. **Trends in Ecology and Evolution**, Cambridge, v. 15, p. 563-591, 2000.

MALHI, Y.; WRIGHT, J. Spatial pattern and recent trends in the climate of tropical forest regions. **Philosophical Transactions of the Royal Society. Serie B**, London, v. 359, p. 311-329, 2005.

MALHI, Y.; MEIR, P.; BROWN, S. Forest, carbon and global climate. **Philosophical Transactions of the Royal Society**, London, v. 360, p. 1567-1591, 2002.

MALHI, Y. et al. An international network to monitor the structure, composition and dynamics of Amazonian forests (RAINFOR). **Journal of Vegetation Science**, Uppsala, v. 13, p. 439–450, 2002.

MALHI, Y. et al. The above-ground coarse wood productivity of 104 neotropical forest plots. **Global Change Biology**, Oxford, v. 10, p. 563–591, 2004.

MARENGO, J. A. et al. The drought of Amazonia in 2005. **Journal of Climate**, Boston, v. 21, p. 495−516, 2008.

MARENGO, J. A. et al. The drought of 2010 in the context of historical droughts in the Amazon region. **Geophysical Research Letters**, Washington, DC, v. 38, n. 12, 2011. doi: 10.1029/2011GL047436.

MARENGO, J. A. et al. Recent extremes of drought and flooding in amazonia: vulnerabilities and human adaptation. **American Journal of Climate Change**, Irvine, v. 2, p. 87-96, 2013.

MARTINELLI, L. A.; FILOSO, S. Balance between food production, biodiversity and ecosystem services in Brazil, a challenge and an opportunity. **Biota Neotropica**, Campinas, v. 9, p. 21-25, 2009.

MARTINELLI, L. A. et al. Nitrogen mass balance in the Brazilian Amazon: an update. **Brazilian Journal of Biology**, São Carlos, v. 72, p. 683-690, 2012.

MARTINS, S. C. **Caracterização dos solos e serrapilheira ao longo do gradiente altitudinal da Mata Atlântica, estado de São Paulo**. 2010. Tese (Doutorado em Ciências) – Centro de Energia Nuclear na Agricultura, Universidade de São Paulo, Piracicaba, 2010.

MARTIUS, M. et al. Litter fall, litter stocks and decomposition rates in rainforest and agroforestry sites in central Amazonia. **Nutrient Cycling in Agroecosystems**, The Hague, v. 68, p. 137–154, 2004.

MATOS, F. D. A. **Estimativa de biomassa e carbono em floresta ombrófila densa de terra firme na Amazônia Central, Manaus – AM, Brasil, por meio de dados de satélites de média e alta resolução espacial**. 2006. Tese (Doutorado) - Universidade Federal do Paraná, Curitiba, 2006.

MAYAUX, P. et al. Tropical forest cover change in the 1990s and options for future monitoring. **Philosophical Transactions of the Royal Society. Serie B**, London, v. 360, p. 373-384, 2005.

McCORMACK, M. L. et al. Regional scale patterns of fine root lifespan and turnover under current and future climate. **Global Change Biology**, Oxford, v. 19, p. 1697-1708, 2013.

MENEZES, C. E. G. et al. Aporte e decomposição da serapilheira e produção de biomassa radicular em florestas com diferentes estágios sucessionais em Pinheiral, RJ. **Ciência Florestal**, Santa Maria, v. 20, n. 3, p. 439-452, 2010.

METCALF, C. J. E. et al. A time to grow and a time to die: a new way to analyze the dynamics of size, light, age, and death of tropical trees. **Ecology**, Brooklyn, v. 90, p. 2766–2778, 2009.

METCALFE, D. B. et al. The effects of water availability on root growth and morphology in an Amazon rainforest. **Plant and Soil**, Dordrecht, v. 311, p. 189–199, 2008.

MITTERMEIER, R. et al. Biodiversity hotspots and major tropical wilderness areas, approaches to setting conservation priorities. **Conservation Biology**, Cambridge, v. 12, p. 516–520, 1998.

MORAES, R. M.; DELITTI, W. B. C.; VUONO, Y. S. Litterfall and litter nutrient content in two Brazilian Tropical Forests. **Revista Brasileira de Botânica**, São Paulo, v. 22, n. 1, p. 9-16, 1999.

MOREIRA-BURGER, D.; DELITTI, W. B. C. Modelos preditores da fitomassa aérea da Floresta Baixa de Restinga. **Revista Brasileira de Botânica**, São Paulo, v. 33, n. 1, p. 143-153, 2010.

MORELLATO, L. P. C. et al. Phenology of Atlantic Rain Forest Trees, A Comparative Study 1. **Biotropica**, Washington, DC, v. 32, n. 4b, p. 811-823, 2000.

MULLER-LANDAU, H. C. Interespecific and inter-site variation in wood specific gravity of tropical trees. **Biotropica**, Washington, DC, v. 36, n. 1, p. 20-32, 2004.

MURRAY-SMITH, C. et al. Plant diversity hotspots in the Atlantic Coastal Forests of Brazil. **Conservation Biology**, Cambridge, v. 23, p. 151–163, 2009.

MYERS, N. et al. Biodiversity hotspots for Conservation priorities. **Nature**, London, v. 403, p. 853-858, 2000.

NAEEM, S. et al. Declining biodiversity can alter the performance of ecosystem. **Nature**, London, v. 368, p. 734-737, 1994.

NASCIMENTO, H. E. M. et al. Demographic and life-history correlates for Amazonian trees. **Journal of Vegetation Science**, Uppsala, v. 16, p. 625-634, 2005.

NAYAK, R. K.; PATEL, N. R.; DADHWAL, V. K. Inter-annual variability and climate control of terrestrial net primary productivity over India. **International Journal of Climatology**, Chichester, 2012. doi: 10.1002/joc.3414.

NEPSTAD, D. C. et al. The role of deep roots in the hydrological and carbon cycles of Amazonian forest and pasture. **Nature,** London, v. 372, p. 666–669, 1994.

NEPSTAD D. C. et al. The effects of rainfall exclusion on canopy processes and biogeochemistry of an Amazon forest. **Journal of Geophysical Research**, Washington, DC, v. 107, p. 1–18, 2002.

NEPSTAD, D. C. et al. Amazon drought and its implications for forest flammability and tree growth: a basin-wide analysis. **Global Change Biology**, Oxford, v. 10, p. 704–717, 2004.

NEPSTAD, D. C. et al. Mortality of large trees and lianas following experimental drought in an Amazon Forest. **Ecology**, Brooklyn, v. 88, n. 9, p. 2259–2269, 2007.

NETO, E. N. et al. Soil-atmosphere exchange of nitrous oxide, methane and carbon dioxide in a gradient of elevation in the coastal Brazilian Atlantic Forest. **Biogeosciences**, Göttingen, v. 8, p. 733–742, 2011.

NOBRE, P.; MALAGUTTI, M. O papel do Pacífico e do Atlântico norte nas secas de 2005 e 2010. In: BORMA, L. S.; NOBRE, C. A. **Secas na Amazônia**: causas e consequências. São Paulo: Oficina de Textos, 2012.

NOGUEIRA, E. M.; FEARNSIDE, P. M.; NELSON, B. W. Wood density in dense forest in central Amazonia, Brazil. **Forest Ecology and Management**, Amsterdam, v. 208, p. 261–286, 2005.

NOGUEIRA, E. M. et al. Estimates of forest biomass in the Brazilian Amazon: New allometric equations and adjustments to biomass from wood-volume inventories. **Forest Ecology and Mangament**, Amsterdam, v. 256, p. 1853-1867, 2008.

O'BRIEN, J. J. et al. Phenology and stem diameter increment seasonality in a Costa Rican wet tropical forest. **Biotropica**, Washington, DC, v. 40, n. 2, p. 151–159, 2008.

OLIVEIRA, A. A.; NELSON, B. W. Floristic relationship of terra firme forests in the brazilian Amazon. **Forest Ecology and Management**, Amstedam, v. 146, p. 169-179, 2001.

OLIVEIRA, R. S. et al. Hydraulic redistribution in three Amazonian trees. **Oecologia**, Berlin, v. 145, p. 354-363, 2005.

OLIVEIRA-FILHO, A. T.; FONTES, M. A. L. Patterns of floristic differentiation among Atlantic Forests in southeastern Brazil and the influence of climate. **Biotropica,** Washington, DC, v. 32, p. 793–810, 2000.

OMETTO, J. P. H. B. et al. Amazonia and the modern carbon cycle: lessons learned. **Oecologia**, Berlin, v. 143, p. 483-500, 2005. doi: 101007/s00442-005-0034-3.

OMETTO. J. C. **Bioclimatologia vegetal**. São Paulo: Editora Agronômica Ceres, 1091.

PADGURSCHI, M. C. G. et al. Floristic composition and similaritie between areas of Montane Atlantic Rainforest, São Paulo, Brazil. **Biota Neotropica**, Campinas, v. 11, n. 2, p. 139-152, 2011.

PAULA, R. R.; PEREIRA, M. G.; MENEZES, L. F. T. Aporte de nutrientes e decomposição da serapilheira em três fragmentos florestais periodicamente inundados na ilha da Marambaia, R. J. **Ciência Florestal**, Santa Maria, v. 19, n. 2, p. 139-148, 2009.

PEREIRA, M. G.; MENEZES, L. F. T.; SCHULTZ, N. Aporte e decomposição de serapilheira na floresta Atlântica, Ilha da Marambaia, Mangaratiba, RJ. **Ciência Florestal**, Santa Maria, v. 18, n. 4, p. 443-454, 2008.

PHILLIPS, O. L. et al. Changes in the carbon balance of tropical forests: evidence from long-term plots. **Science**, Washington, DC, v. 282, p. 439-442, 1998.

PHILLIPS, O. L. et al. Changes in growth of tropical forests, evaluating potential biases. **Ecological Applications**, Washington, DC, v. 12, n. 2, p. 576-587, 2002a. verificar a citação no texto.

PHILLIPS, O. L. et al. Increasing dominance of large lianas in Amazonian Forest. **Nature**, London, v. 418, p. 770–774, 2002b.

PHILLIPS, O. L. et al. Pattern and process in Amazon tree turnover, 1976-2001. **Philosophical Transactions the Royal Society. Series B**, London, 2004. doi: 10.1098/rstb.2003.1438.

PHILLIPS, O. L.; LEWIS, S. L.; BAKER, T. R. The changing Amazonian Forest. **Philosophical Transactions of the Royal Society. Series B**, London, v. 363, p. 1819-1827, 2008.

PHILLIPS, O. L. et al. Changes in Amazonian Forest biomass, dynamics, and composition, 1980–2002. In: KELLER, M.; GASH, J.; DIAS, P. S. (Org.). **Geophysical monograph series**. 1. ed.Washington, DC: American Geophysical Union, 2009a. v. 1, p. 373-387.

PHILLIPS, O. L. et al. Drought sensitivity of the Amazon rainforest. **Science**, Washington, DC, v. 323, p. 1344-1347, 2009b.

PHILLIPS, O. L. et al. Drought–mortality relationships for tropical forests. **New Phytologist**, London, v. 187, p. 631–646, 2010.

PINTO, C. B.; MARQUES, R. Aporte de nutrientes por frações da serapilheira em sucessão ecológica de um ecossistema da floresta Atlântica. **Floresta**, Curitiba, v. 33, n. 3, p. 257-264, 2003.

PIRES, L. A. et al. Produção acúmulo e decomposição da liteira em uma resting da ilha do mel, Paranaguá, PR, Brasil. **Acta Botânica Brasílica**, Porto Alegre, v. 20, p. 173-184, 2006.

POORTER, L. et al. Architecture of 53 rain forest tree species differing in adult stature and shade tolerance. **Ecology**, Brooklyn, v. 84, p. 602-608, 2003.

POORTER, L. et al. Beyond the regeneration phase, differentiation of height-light trajectories among tropical tree species. **Journal of Ecology**, Oxford, v. 93, p. 256-267, 2005.

POORTER, L. et al. The importance of wood traits and hydraulic conductance for the performance and life history strategies of 42 rainforest tree species. **New Phytologist**, London, v. 185, p. 481-492, 2010.

POOTER, L.; BONGERS, L.; BONGERS, F. Architecture of 54 moist-forest tree species, traits trade-offs, and functional groups. **Ecology**, Brooklyn, v. 87, p. 1289-1301, 2006.

POTTER, C.; KLOOSTER, S., GENOVESE, V. Net primary production of terrestrial ecosystems from 2000 to 2009. **Climatic Change**, Dordrecht, 2012. doi: 10.1007/s10584-012-0460-2.

PRIMACK, R. B.; RODRIGUES, E. **Biologia da conservação**. 1. ed. Londrina: Editora Planta, 2001.

PYLE, E. H. et al. Dynamics of carbon, biomass, and structure in two Amazonian forests. **Journal of Geophysical Research**, Washington, DC, v. 113, G00B08, 2008.

RAICH, J. W. et al. Temperature influences carbon accumulation in moist tropical forests. **Ecology**, Brooklyn, v. 87, p. 76–87, 2006.

RAICH, J. W.; RUSSELL, A. E.; VITOUSEK, P. M. Primary productivity and ecosystem development along an elevational gradient on Mauna Loa, Hawaii. **Ecology**, Brooklyn, v. 78, p. 707–721, 1997.

RAMOS, E. et al. Study of the arboreal component in two areas of the Submontane Rainforest in Ubatuba, São Paulo State. **Biota Neotropica**, Campinas, v. 11, n. 2, p. 313-335, 2011.

REICH, P. B.; WALTERS, M. B. Leaf life-span in relation to leaf, plant, and stand characteristics among diverse ecosystems. **Ecological Monographs**, Durham, v. 62, n. 3, p. 365-392, 1992.

REICH, P. et al. Species and functional group diversity independently influence biomass accumulation and its response to CO2 and N. **Proceedings of the National Academy of Science of the USA**, Washington, DC, v. 101, p. 10101–10106, 2004.

RESTREPO-COUPE, N. et al. What drives the seasonality of photosynthesis across the Amazon basin? A cross-site analysis of eddy flux tower measurements from the Brasil flux network. **Agricultural and Forest Meteorology**, Amsterdam, v. 182, p. 128-144, 2013.

RIBEIRO, M. C. et al. The brazilian Atlantic forest, how much is left, and how much is the remanaing forest distributed? Implications for conservation. **Biological Conservation**, Barking, v. 142, p. 1141-1153, 2009.

RIBEIRO, S. C. et al. Quantificação de biomassa e estimativa de estoque de carbono em uma floresta madura no município de Viçosa, Minas Gerais. **Revista Árvore**, Viçosa, v. 33, n. 5, p. 917-926, 2009.

RICE, A. H. et al. Carbon balance and vegetation dynamics in an old-growth amazonian forest. **Ecological Applications**, Washington, DC, v. 14, n. 4, p. 55–71, 2004.

RICKLEFS, R. E. **A economia da natureza**. 5. ed. Rio de Janeiro: Guanabara Koogan, 2007.

RIUTTA, T. et al. Experimental evidence for the interacting effects of forest edge, moisture and soil macrofauna on leaf litterdecomposition. **Soil Biology and Biochemistry**, Oxford, v. 49, p. 124-131, 2012.

ROCHA, H. R. et al. Seasonality of water and heat fluxes over a tropical forest in eastern Amazonia. **Ecological Applications**, Washington, DC, v. 14, n. 4, p. 22–32, 2004.

ROLIM, S. G. et al. Biomass change in an Atlantic tropical moist forest, the ENSO effect in permanent sample plots over a 22-year period. **Oecologia**, Berlin, v. 142, p. 238–246, 2005.

ROOT, R. B. The niche exploration pattern of a blue grey gnatcatcher. **Ecological Monographs**, Durham, v. 37, p. 317-350, 1967.

ROSADO, B. H. P. et al. Fine root and root lenght density in a lowland and montane tropical rain forest, SP, Brazil. **Biota Neotropica**, v. 11, n. 3, p. 203-209, 2011.

ROSADO, B. H. P. et al. Diversity in nighttime transpitarion behavior of woody species of the Atlantic rain forest, Brazil. **Agricultural and Forest Meteorology**, Amsterdam, v. 158-159, p. 13-20, 2012.

ROWLAND L. et al. The sensitivity of wood production to seasonal and interannual variations in climate in a lowland Amazonian rainforest. **Oecologia**, Berlin, v. 174, p. 295-306, 2014.

RÜGER, N. et al. Growth Strategies of Tropical Tree Species: Disentangling Light and Size Effects. **PLoS ONE**, San Francisco, v. 6, n. 9, e.25330, 2011. doi:10.1371/journal.pone.0025330.

SAATCHI, S. S. et al. Distribution of aboveground live biomass in the Amazon Basin. **Global Change Biology**, Oxford, v. 13, p. 816–837, 2007.

SAATCHI, S. et al. Persistent effects of a severe drought on Amazonian forest canopy. **Proceedings of the National Academy of Scienceof the USA**, Washington, DC, v. 110, n. 2, p. 565-570, 2013.

SALESKA, S. R. et al. Amazon forests Green-up during 2005 drought. **Science**, Washington, DC, v. 318, p. 612, 2007.

SALESKA, S. R. et al. Carbon in Amazon Forest: Unexpected seasonal fluxes and disturbance-induced losses. **Science**, Washington, DC, v. 302, p. 1554-1557, 2006.

SALIMON, C. I. et al. Estimating state-wide biomass carbon stocks for a REDD plan in Acre, Brazil. **Forest Ecology and Management**, Amsterdam, v. 262, n. 3, p. 555–560, 2011.

SALINAS, N. et al. The sensitivity of tropical leaf litter decomposition to temperature: results from a large-scale leaf translocation experiment along an elevation gradient in Peruvian forests. **New Phytologist**, London, v. 189, n. 4, p. 967-977, 2011.

SAMPAIO, F. A. R. et al. Balanço de nutrientes e da fitomassa em um argissolo amarelo sob floresta tropical amazônica após a queima e cultivo com arroz. **Revista Brasileira de Ciências do Solo**, Viçosa, v. 27, n. 6, p. 161-1170, 2003.

SAMPAIO, G.; STRASSBURG, B. B. N.; VIERIA, I. C. G. Pervasive transition of the Brazilian land-use system. **Nature Climate Change**, London, v. 4, p. 27-35, 2014.

SANCHES, L. et al. Dinâmica sazonal da produção e decomposição de serrapilheira em floresta tropical de transição. **Revista Brasileira de Engenharia Agrícola e Ambiental**, Campina Grande, v. 13, n. 2, p. 183–189, 2009.

SATO, S. et al. Moderate increase of mean daily temperature adversely affects fruit set of *Lycopersicon esculentum* by disrupting specific physiological processes in male reproductive development. **Annals of Botany**, Oxford, v. 97, p. 731–738, 2006.

SCARANELLO, M. A. S. **Dinâmica da comunidade arbórea de Floresta Ombrófila de Terras Baixas e de Restinga no Parque Estadual da Serra do Mar, SP**. 2010. 113 p. Dissertação (Mestrado em Ciências) - Centro de Energia Nuclear e na Agricultura, Universidade de São Paulo, Piracicaba, 2010.

SCARANELLO, M. A. S. et al. Height-diameter relationships of tropical Atlantic moist forest trees in southeastern Brasil. **Scientia Agricola**, Piracicaba, v. 69, n. 1, p. 26-37, 2012.

SENTELHAS, P. C. et al. **Balanços Hídricos Climatológicos do Brasil** - 500 balanços hídricos de localidades brasileiras. Piracicaba: ESALQ, 1999. Disponível em: www.lce.esalq.usp.br/bhbrasil/BHBRASIL/BHBRASIL.DOC

SILVA, C. J. et al. Produção de serrapilheira no Cerrado e Floresta de Transição Amazônia-Cerrado do Centro-Oeste Brasileiro. **Acta Amazônica**, Manaus, v. 37, p. 543-548, 2007.

SILVA, C. J. et al. Contribuição de folhas na formação da serrapilheira e no retorno de nutrientes em floresta de transição no norte de Mato Grosso. **Acta Amazônica**, Manaus, v. 39, n. 3, p. 591-600, 2009.

SILVA, J. N. M. et al. Growth and yeald studies in Tapajós region, Central Brazilian Amazon. **The Commonwealth Forestry Review**, Melbourne, v. 75, p. 3325-3329, 1996.

SILVA, R. M. et al. Influência de variáveis meteorológicas na produção de liteira na Estação Científica Ferreira Penna, Caxiuanã, Pará. **Acta Amazônica**, Manaus, v. 39, n. 3, p. 573-582, 2009.

SILVA, R. P. et al. Uso de banda dendrométrica na definição de padrões de crescimento individual em diâmetro de árvores da bacia do rio Cuieiras. **Acta Amazônica**, Manaus, v. 33, n. 1, p. 67-84, 2003.

SILVA, R. P. et al. Diameter increment and growth patterns for individual tree growing in Central Amazon, Brazil. **Forest Ecology and Management**, Amsterdam, v. 166, p. 295-301, 2002.

SILVER, W. L. et al. Effects of soil texture on belowground carbon and nutrient storage in a lowland Amazonian forest ecosystem. **Ecosystems**, New York, v. 3, p. 193-209, 2000. doi:10.1007/s100210000019.

SILVERTOWN, J. Plant coexistence and the niche. **Trends in Ecology and Evolution**, Cambridge, v. 19, n. 11, p. 605-6011, 2004.

SIOLI, H. **Amazônia**: Fundamentos de ecologia da maior região de florestas tropicais. Petrópolis: Editora Vozes, 1985. 85 p.

SLIK, J. W. F. et al. Large trees drive forest aboveground biomass variation in moist lowland forests across the tropics. **Global Ecology and Biogeography**, Oxford, v. 22, p. 1261–1271, 2013.

SMITH, K.; GHOLZ, H. L.; OLIVEIRA, F. A. Litterfall and nitrogen-use efficiency of plantations and primary forest in the eastern Brazilian Amazon. **Forest Ecology and Management**, Amsterdam, v. 109, p. 209–220, 1998.

SOS MATA ATLÂNTICA. **SOS Mata Atlântica e Inpe divulgam novos dados sobre a situação da Mata Atlântica**. Minas Gerais e Bahia são campeões de desmatamento. Disponível em: http://www.sosma.org.br/blog/sos-mata-atlantica-e-inpe-divulgam-novos-dados-sobre-a-situacao-da-mata-atlantica-minas-gerais-e-bahia-sao-campeoes-de-desmatamento. Acesso em: 23 fev. 2013.

SOUSA-NETO, E. et al. Soil-atmosphere exchange of nitrous oxide, methane and carbono dioxide in a gradiente of elevation in the coastal Brasilian Atlantic forest. **Biogeoscience**s, Göttingen, v. 8, p. 733-742, 2011.

SOUZA, G. M.; BUCKERIDGE, M. S. Sistemas complexos: novas formas de ver a botânica. **Revista Brasileira de Botânica**, São Paulo, v. 27, n. 3, p. 407-419, 2004.

STARK, S. C. et al. Amazon Forest carbon dynamics predicted by profiles of canopy leaf area and light environment. **Ecology Letters**, Oxford, v. 15, n. 12, p. 1406-1414, 2012.

STEFAN A. S. S.; BONGERS, F. Increasing liana abundance and biomass in tropical forests: emerging patterns and putative mechanisms. **Ecology Letters**, Oxford, v. 14, p. 397–406, 2011.

SUNDARAPANDIAN, S. M.; SWAMY, P. S. Litter production and leaf-litter decomposition of selected tree species in tropical forests at Kodayar in the Western Ghats, India. **Forest Ecology and Management**, Amsterdam, v. 123, p. 231–244, 1999.

SWENSON, N. G.; ENQUIST, B. J. Ecological and evolutionary determinants of a key plant functional trait, wood density and its communitywide variation across latitude and elevation. **American Journal of Botany**, New York, v. 94, n. 3, p. 451–459, 2007.

TABARELLI, M. et al. Prospects for biodiversity conservation in the Atlantic Forest, Lessons from aging human-modified landscapes. **Biological Conservation**, Barking, v. 143, p. 2328-2340, 2010.

TABUCHI, R.; TAKAHASHI, K. The development of a new dendrometer and its application to deciduous broadleaf tree species in Hokkaido, northern Japan. **Journal of Sustainable Forest**, London, v. 6, p. 23–34, 1998.

TANG, J. W. et al. Litterfall production, decomposition and nutrient use efficiency varies with tropical forest types in Xishuangbanna, SW China: a 10-year study. **Plant and Soil**, Dordrecht, v. 335, p. 271–288, 2010.

teer STEEGE, H.; HAMMOND, D. S. Character convergence, diversity, and disturbance in tropical rain forest in Guyana. **Ecology**, Brooklyn, v. 82, p. 3197-3212, 2001.

teer STEEGE, H. et al. Hyperdominance in the Amazonian tree Flora. **Science**, Washington, DC, v. 342, p. 18, 2013. doi: 10.1126/science.1243092.

THOMAS S. C. Relative size at onset of maturity in rain forest trees, a comparative analysis of 37 Malaysian species. **Oikos**, Kopenhagen, v. 73, p. 145-154, 1996.

THOMAS, C. D. et al. Extinction risk from climate change. **Nature**, London, v. 427, p. 145-148, 2004.

THORNLEY, J. H. M. A balanced quantitative model for root, shoot ratios in vegetative plants. **Annals of Botany**, Oxford, v. 36, p. 431–441, 1972.

TILMAN, D. et al. The influence of functional diversity and composition on ecosystem processes. **Science**, Washington, DC, v. 277, p. 1300-1302, 1997.

TOLEDO, M. et al. Climate is a stronger driver of tree and forest growth rates than soil and disturbance. **Journal of Ecology**, Oxford, v. 99, p. 254-265, 2011.

TRIBUZY, E. S. **Variação na temperatura foliar do dossel e o seu efeito na taxa assimilatória de CO2 na Amazônia Central**. 2005. Tese (Doutorado em Ciências) - Centro de Energia Nuclear na Agricultura, Universidade de São Paulo, Piracicaba, 2005.

van DE WEG, M. J. et al. Gross primary productivity of a high elevation tropical montane cloud forest. **Ecosystems**, New York, 2014. doi: 10.1007/s10021-014-9758-4.

VAN DER SANDE, M. T. et al. Are lianas more drought-tolerant than trees? A test for the role of hydraulic architecture and other stem and leaf traits. **Oecologia**, Berlin, v. 172, p. 961–972, 2013.

VANLAUWE, B. et al. Impacto f rainfall regime on the decomposition of leave litter with contrasting quality under subhumid tropical conditions. **Biology and Fertility of Soils**, Berlin, v. 20, p. 8-16, 1995.

VASCONCELOS, H. L.; LUIZÃO, F. J. Litter production and litter nutrient concentrations in a fragmented Amazonian landscape. **Ecological Applications**, Washington, DC, v. 14, p. 884-892, 2004.

VASCONCELOS, S. S. et al. Aboveground net primary productivity in tropical forest regrowth increases following wetter dry-seasons. **Forest Ecology and Management**, Amsterdam, v. 276, p. 82–87, 2012.

VELOSO, H. P.; RANGEL FILHO, A. L. R.; LIMA, J. C. A. **Classificação da vegetação brasileira, adaptada a um sistema universal**. Rio de Janeiro: IBGE, Departamento de Recursos Naturais e Estudos Ambientais, 1991.

VICCA, S. et al. Fertile forests produce biomass more efficiently. **Ecology Letters**, Oxford, v. 15, p. 520–526, 2012.

VIDAL, M. M. et al. Produção de serapilheira em floresta Atlântica secundária numa paisagem fragmentada (Ibiúna, SP): importância da borda e tamanho dos fragmentos. **Revista Brasileira de Botânica**, São Paulo, v. 30, n. 3, p. 521-532, 2007.

VIEIRA, S. A. **Mudanças globais e taxa de crescimento arbóreo na Amazônia**. 2003. Tese (Doutorado em Ciências) – Centro de Energia Nuclear na Agricultura, Universidade de São Paulo, Piracicaba, 2003.

VIEIRA, S. A. et al. Stocks of carbono and nitrogen and partitioning between above-and bellowground pools in the Brazilian coastal Atlantic forest elevation range. **Ecology and Evolution**, Cambridge, v. 1, n. 3, p. 421-434, 2011.

VIEIRA, S. A. et al. Estimation of biomass and carbon stocks, the case of the Atlantic Forest. **Biota Neotropica**, Campinas, v. 8, n. 2, p. 21-29, 2008.

VIEIRA, S. A. et al. Forest structure and carbon dynamics in Amazonian tropical rain forests. **Oecologia**, Berlin, v. 140, p. 468–479, 2005.

VILLARD, M. A.; METZGER, J. P. Beyond the fragmentation debate, a conceptual model to predict when habitat configuration really matters. **Journal of Applied Ecology**, Oxfrod, 2014. doi: 10.1111/1365-2664.12190.

VITOUSEK, P. M. et al. Human domination of Earth's ecosystems. **Science**, Washingotn, DC, v. 277, p. 494–499, 1997.

VITOUSEK, P. M.; SANFORD JUNIOR, R. L. Nutrient cycling in moist tropical forest. **Annual Review of Ecology and Systematics**, Palo Alto, v. 17, p. 137-67, 1986.

VOGT, K. A. et al. Review of root dynamics in forest ecosystems grouped by climate, climatic forest type and species. **Plant and Soil**, Dordrecht, v. 187, p. 159-219, 1996.

WAGNER, R. S. et al. Demographic and life-history correlates for Amazonian trees. **Journal of Vegetation Science**, Uppsala, v. 16, p. 625-634, 2005.

WAGNER, F. et al. Pan-Tropical analysis of climate effects on seasonal tree growth. **PLoS ONE**, San Francisco, v. 9, n. 3, e.92337, 2014.

WAIDE, R. B.; ZIMMERMAN, J. K.; SCATENA, F. N. Controls of primary productivity, lessons from the Luquillo Mountains in Puerto Rico. **Ecology**, Brooklyn, v. 79, p. 31-37, 1998.

WALTHER, G. R. et al. Ecological responses to recent climate change. **Nature**, London, v. 416, p. 389-395, 2002. doi: 10.1038/416389a.

WAY, D. A.; OREN, R. Differential responses to changes in growth temperature between trees from different functional groups and biomes: a review and synthesis of data. **Tree Physiology**, Victoria, v. 30, p. 669–688, 2010.

WIEMANN, M. C.; WILLIAMSON, G. B. Extreme radial changes in wood specific gravity in some tropical pioneers. **Wood and Fiber Science**, Madison, v. 20, p. 344-349, 1988.

WIEMANN, M. C.; WILLIAMSON, G. B. Geographic variation in wood specific gravity: effects of latitude, temperature, and precipitation. **Wood and Fiber Science**, Madison, v. 34, n. 1, p. 96-107, 2002.

WILLIANSON, G. B. Gradients in wood specific gravity of trees. **Bulletin of the Torrey Botanical Club**, New York, v. 111, p. 51-55, 1984.

WOODWARD, F. I.; CRAMER, W. Plant functional types and climatic change: Introduction. **Journal of Vegetation Science**, Uppsala, v. 7, n. 3, p. 306-308, 1996.

WRIGHT, S. J. The carbon sink in intact tropical forests. **Global change Biology**, Oxford, v. 19, p. 337-339, 2013.

WRIGHT, S. J. et al. Are lianas increasing in importance in tropical forests? A 17-year record from Panama. **Ecology**, Brooklyn, v. 85, n. 2, p. 484–489, 2004.

WRIGHT, S. J.; van SCHAIK, C. P. Light and the phenology of tropical trees. **American Naturalist**, Chicago, v. 143, p. 192–199, 1994.

ZAR, J. H. **Biostatistical analysis**. 3. ed. Upper Saddle River: Prentice-Hall International Editions, 1996.

ZHOU, G. et al. Litterfall production along successional and altitudinal gradients of subtropical monsoon evergreen broadleaved forests in Guangdong, China. **Plant Ecology**, Dordrecht, v. 18, n. 1, p. 77-89, 2006.

ANEXO

ANEXO A

PROTOCOLO PARA CONFECÇÃO, INSTALAÇÃO E MEDIÇÃO DE BANDAS DENDROMÉTRICAS

INTRODUÇÃO

Os dendrômetros são instrumentos utilizados para medir o crescimento em diâmetro das árvores. Clark, Wynne e Schmoldt (2000) categorizam os dendrômetros como aqueles que se encostam aos troncos das árvores e aqueles que não possuem nenhum contato direto com o caule. Este primeiro tipo de dendrômetro tem sido usado em regiões temperadas (KEELAND, 1993) a mais tempo do que em regiões tropicais (VIEIRA, 2003). Este instrumento apresenta algumas vantagens em seu uso, podendo se destacar o baixo custo para obtê-las, a fácil utilização, a precisão de um único ponto de medição, a acurácia na medida de crescimento e o fato de não causar danos ao caule e câmbio da árvore(KEELAND e SHARITZ, 1993). Porém, este método apresenta algumas deficiências, na qual se pode destacar o afrouxamento das molas nos primeiros meses após a instalação, tornando-o vulnerável a subestimar os valores reais de crescimento (RICE et al., 2004). Em regiões tropicais há uma alta biodiversidade vegetal, o que caracteriza uma variabilidade morfológica muito grande. Assim, torna-se comum encontrar numa área de floresta tropical árvores com diferentes tipos de caule e casca. Um atributo importante a se considerar nas discussões sobre o crescimento arbóreo a partir de bandas dendrométricas é a capacidade de acumular água que algumas cascas possuem, o que reflete um estado pontual do indivíduo no ambiente e não necessariamente a alocação de carbono no caule, pois é comum se observar um crescimento negativo em medições mensais.

Este protocolo tem o objetivo de auxiliar pesquisadores, estudantes e auxiliares de campo em produzir e instalar bandas dendrométricas, além de instruir as melhores técnicas para se fazer medições em campo.

MATERIAL E MÉTODOS

Confecção de bandas dendrométricas (autoria: Dra. Simone Vieira)

<u>Árvores com DAP > 15 cm:</u>

1) Para cada indivíduo, corte a fita de aço no comprimento da circunferência da árvore (PAP – perímetro a altura do peito) mais 30 cm.

2) Marcar o centro da fita com o número de identificação da árvore.

3) Usando um instrumento afiado, marque o local da janela, baseado no diagrama abaixo.

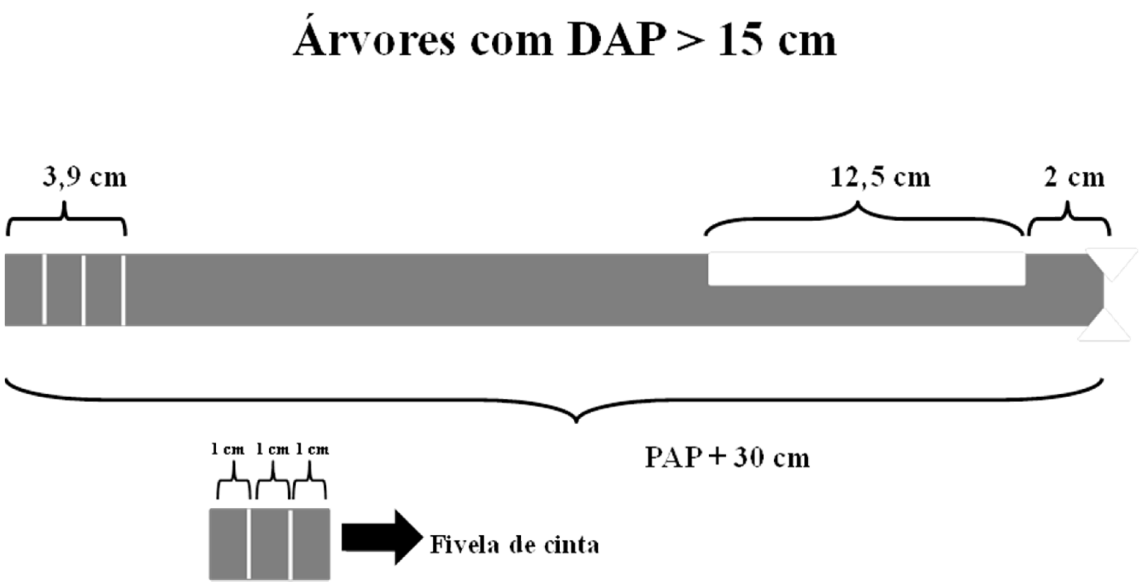
- Localização da janela – inicia-se a 2 cm da extremidade direita, terminando a 14,5 cm da extremidade direita. A janela deve ter 12,5 cm.
- Dobras da "fivela de cinto" – primeira marca à 1,3 cm da extremidade esquerda, segunda marca à 2,6 cm e a última à 3,9 cm.

4) Construir a "fivela de cinto", usando o método descrito em Liming (1957), Journal of Forestry 55: 575-577. O mesmo deve ter três vezes a largura da fita (cerca de 3 cm).

5) A área cortada para a janela deve ser aproximadamente a metade da largura da fita. Iniciar o corte na extremidade direita da fita até o ponto previamente marcado.

6) Efetuar as dobras e encaixar a "fivela de cinto".

7) Cortar a quina fita ao lado da janela para evitar pequenos acidentes (cortes) durante a instalação.



<u>Árvores com DAP ≥ 10 cm e < 15 cm:</u>

1) Para cada indivíduo corte a fita de aço no comprimento da circunferência da árvore (PAP – perímetro a altura do peito) mais 22 cm.

2) Marcar o centro da fita com o número de identificação da árvore.

3) Usando um instrumento afiado marque o local de corte, baseado no diagrama abaixo.

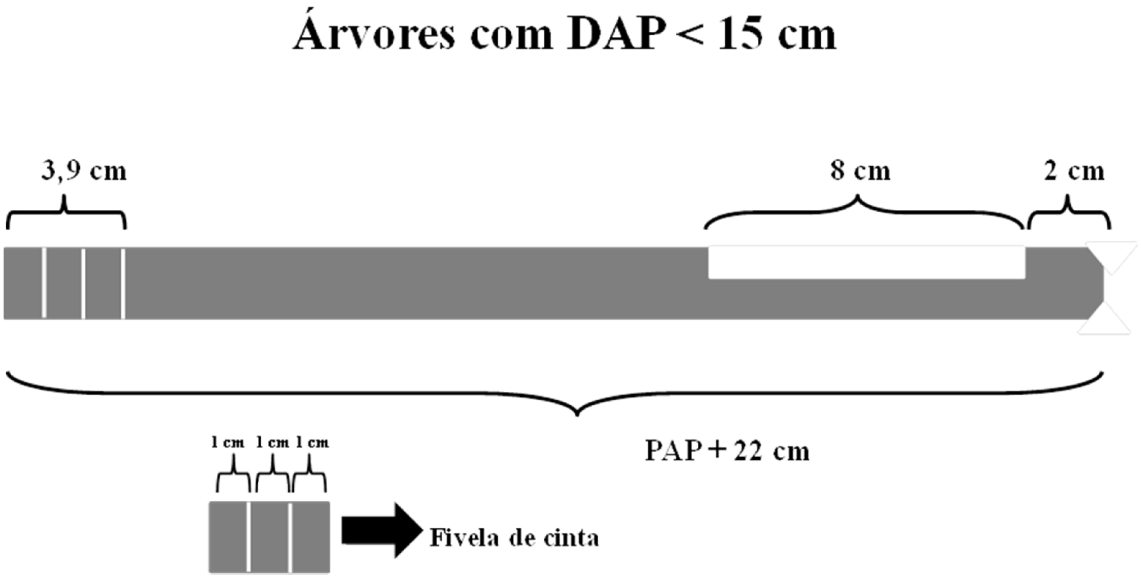
- Localização da janela – inicia-se a 2 cm da extremidade direita, terminando a 10 cm da extremidade direita. A janela deve ter 8 cm.
- Dobras da "fivela de cinto" – primeira marca a 1,3 cm da extremidade esquerda, segunda marca a 2,6 cm e a última a 3,9 cm.

4) Construir a “fivela de cinto”, usando o método descrito em Liming (1957), Journal of Forestry 55: 575-577. O mesmo deve ter três vezes a largura da fita (cerca de 3 cm).

5) A área cortada para a janela deve ser aproximadamente a metade da largura da fita. Iniciar o corte na extremidade direita da fita até o ponto previamente marcado.

6) Efetuar as dobras e encaixar a “fivela de cinto”.

7) Cortar a quina fita ao lado da janela para evitar pequenos acidentes (cortes) durante a instalação.



Após confeccionar a banda dendrométricas enrole-a e a mantenha fechada com o auxílio de uma fita adesiva, tipo crepe. O uso de outras fitas adesivas (p.ex., durex) pode dificultar o trabalho em campo. Com uma caneta a prova d’água (caneta para retroprojetor) escreva os dados da árvore para qual a banda foi feita (“X” e “Y”), o número da árvore e sub parcela (quando houver).

Instalação de bandas dendrométricas

A instalação de bandas dendrométricas requer muito cuidado, pois trata-se de um objeto relativamente cortante. Sugere-se que as bandas estejam organizadas por ordem de instalação (ao longo do transecto a partir de “X” ou por sub parcelas) para que não se perca muito tempo em campo. Com o auxílio de uma vara de medição ou fita métrica escolha o ponto de instalação da banda (normalmente a 1,35 m, pois a 1,30 m ocorrem às medições de recenso). Em caso de irregularidades no tronco os protocolos de parcelas permanentes recomendam que o ponto de medição seja realocado para uma posição acima da deformação (CLARK; CLARK, 2000), conforme a Figura 1.

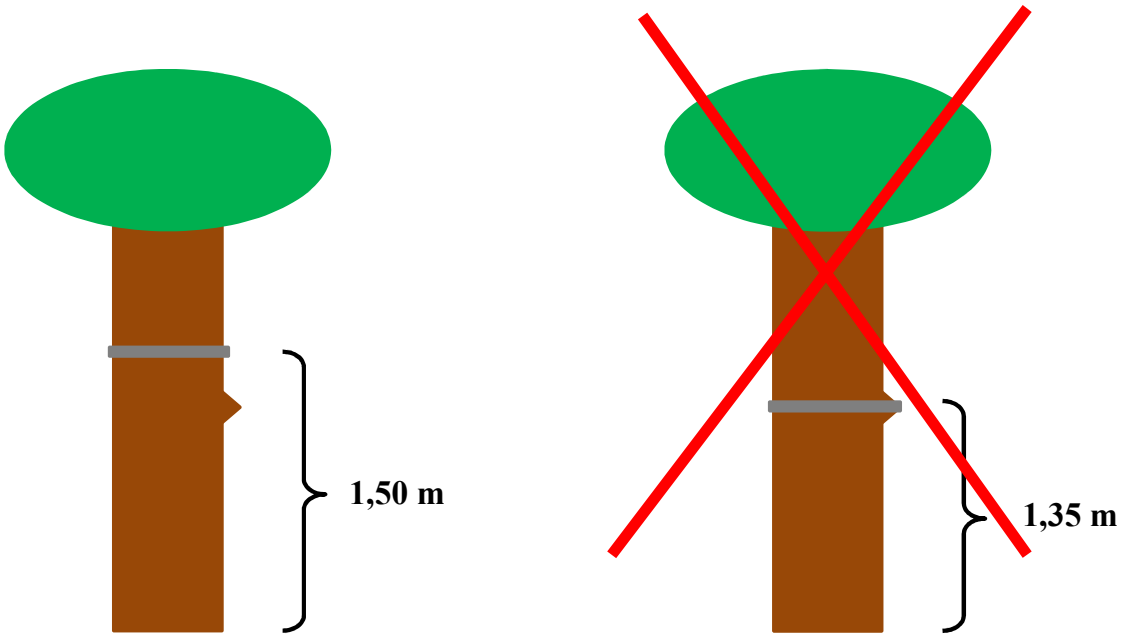


Figura 1. Esquema representando a posição da banda na árvore com irregularidade no caule. À esquerda: banda colocada acima da irregularidade do tronco. Neste caso pode ser que haja o prego de identificação da árvore a 1,60 m do solo, fato que deve levar o instalador a uma análise mais cautelosa do melhor ponto para fixar a banda. À direita: banda colocada em cima da irregularidade. O crescimento do "calombo" pode superestimar as medições.

No caso de árvores com raízes tabulares, a metodologia mais indicada é usar escadas de alumínio para alcançar o final da raiz tabular, aproximadamente 50 cm após o seu fim, e realizar a instalação neste ponto, conforme a Figura 2 (CLARK, 2002).

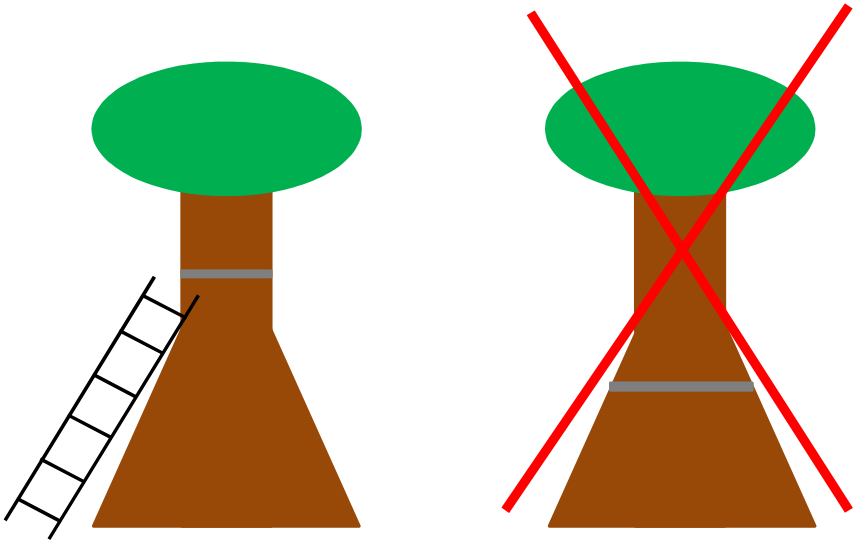


Figura 2. Esquema representando a posição da banda na árvore com raiz tabular. À esquerda: com o auxílio de uma escada (se necessário) posicione a fita aproximadamente 50 cm acima do fim da sapopema. À direita: Banda instalada de forma errada por cima da raiz tabular.

Antes de circundar a árvore com a nova banda limpe ou arrume a área de instalação e certifique-se de que não há cipós enrolados por dentro da fita, pois eles poderão alterar as medições futuras, superestimando-as, conforme a Figura 3.

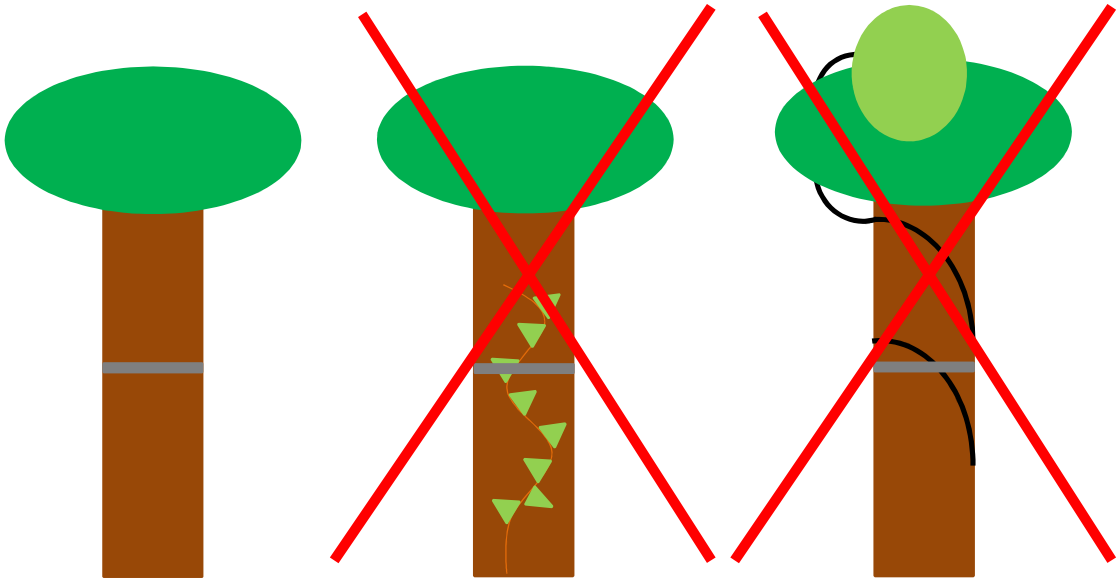


Figura 3. Esquema representando a condição do tronco no momento da instalação da banda na árvore. À esquerda: tronco limpo, sem epífitas ou lianas por debaixo da banda. Ao meio: Banda instalada de forma errada sobre outra planta. À direita: Banda instalada de forma errada por cima de uma liana.

Para a instalação das molas será necessário um alicate de furar (Φ = 1,5 mm), conforme a Figura 4.

Figura 4. Imagens do alicate de furar. Ele será importante para fazer os furos onde se encaixam as molas e onde serão feitas as medições mensais de crescimento arbóreo.

Antes de colocar a banda sobre a árvore simule a posição definitiva e meça o ponto que deverá ser feito o furo para colocar a mola. Em seguida, faça os furos na janela, onde serão feitas as medições mensais a partir com o auxílio de um paquímetro digital (Figura 5A e 5B). Lembre-se de que a mola deverá ser colocada **sutilmente esticada** com uma de suas extremidades presa à ponta da janela da banda (Figura 5C e 5D).

Figura 5. Imagens de bandas instaladas em árvores no Núcleo Santa Virgínia (Parque Estadual da Serra do Mar, SP). A – Os dois furos de medições mensais mostrando a importância da janela ser cortada na metade da fita. B – Janela com os dois furos e mola esticada. C – Imagem mostrando como a mola deve ser presa. D – As duas extremidades da mola fixando uma banda dendrométricas numa árvore fina.

Após a instalação se certifique de que a sobra da fita furada (“orelha”) foi retirada, pois com o decorrer do tempo briófitas e liquens podem colonizar a banda confundindo o ponto de medição (Figura 6).

Figura 6. Imagem destacando a sobra da fita após o furo feito na janela para as medições mensais.

Sugere-se que após a instalação da banda a pessoa se certifique de que a fita está bem esticada e sem ondulações. Dependendo das condições do tronco é interessante colocar a mola na parte convexa do caule e não na parte côncava, a fim de evitar tais ondulações na banda, conforme a Figura 7.

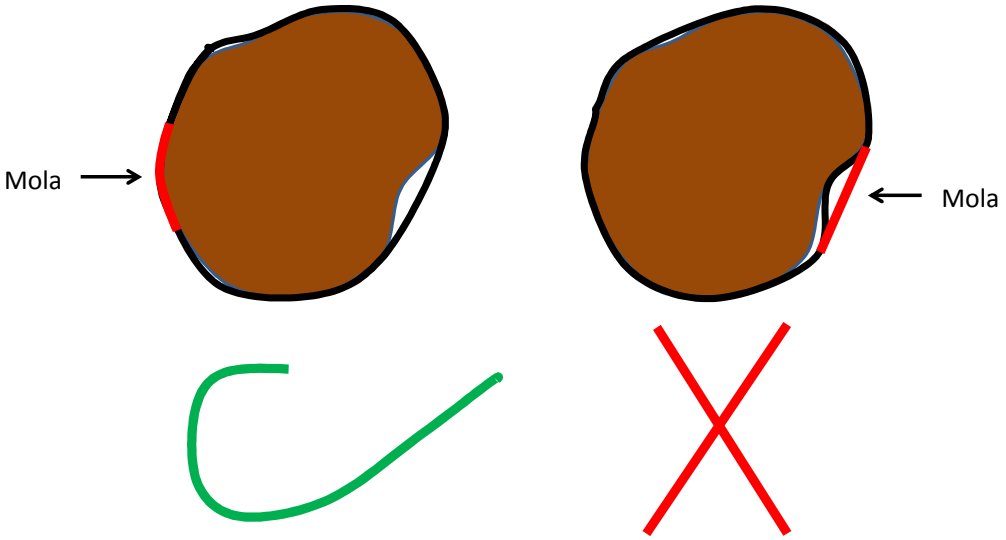


Figura 7. Esquema do posicionamento da mola no caule. Na parte côncava de alguns troncos a fita pode formar uma ondulação.

Escolha dias ensolarados para o trabalho de instalação de bandas dendrométricas, pois devido à qualidade do material a fita torna-se extremamente cortante, aumentando o risco de acidentes caso elas estejam molhadas. Isto pode prejudicar na instalação de bandas futuras. Sugere-se ainda levar alicate de bico fino, pois em alguns casos são necessários fazer ajustes nas molas.

Medição de crescimento arbóreo a partir de bandas dendrométricas

A medição do crescimento arbóreo pode ser feita em diferentes intervalos de tempo, dependendo da pergunta do trabalho. Para que as medidas sejam tomadas é necessário posicionar um paquímetro digital entre os dois furos da janela (Figura 8).

Figura 8. Imagem de um paquímetro digital posicionado entre os dois furos da janela da banda.

Procure padronizar o lado do paquímetro a ser utilizado e não altere até o final do projeto. Dependendo do alicate de furo a circunferência feita pode ter 1,5 mm de diâmetro ou mais. Caso a pessoa opteem utilizar a parte de baixo do paquímetro ela medirá a parte interna do furo (9A). Por outro lado, se a pessoa optar pelo lado de cima do paquímetro a medida será feita na parte externa de cada furo (9B). Isso pode causar uma alteração de quase 3 mm na medição (Figura 9). Devido ao formato cilíndrico do caule sugere-se utilizar a parte de baixo do paquímetro.

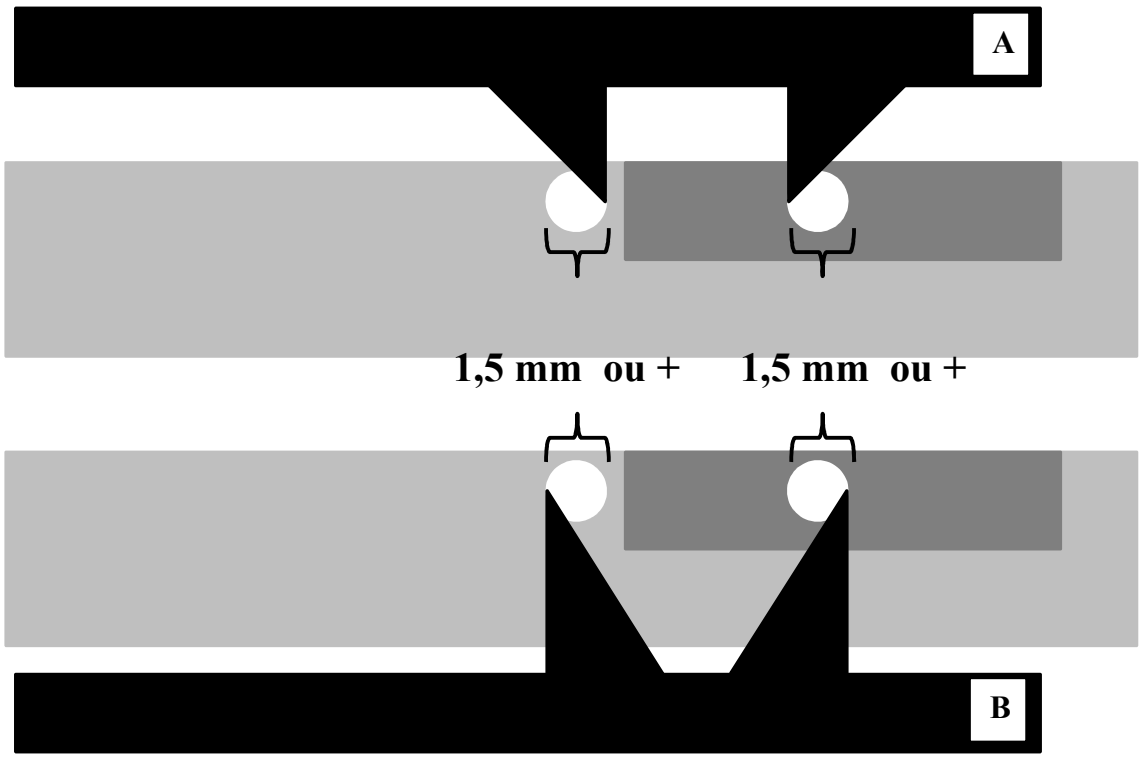


Figura 9. Esquema mostrando o encaixe do paquímetro no furo da banda. O erro embutido na medição pode ser descartado no início do projeto com esta padronização.

Antes de começar o trabalho junte os auxiliares de campo, estudantes e pesquisadores que forem efetuar as medidas e faça uma calibração. Escolha uma árvore aleatoriamente e peça a todos que meçam a distância entre os furos da janela com o lado do paquímetro em

comum. Os valores obtidos devem ser aproximados, sendo que dificilmente será a mesmo! Caso as medidas estejam discrepantes sugere-se que as pessoas repitam a medição mostrando as demais como ela está ajustando o paquímetro nos furos.

Ao acabar a medição numa árvore a pessoa deve zerar o paquímetro para obter uma nova medida em outra árvore, pois o paquímetro pode descalibrar e mostrar um valor que não corresponde à distância real entre os dois furos da janela. Caso os medidores sejam sempre os mesmos, aconselha-se que as pessoas trabalhem sempre nas mesmas linhas na parcela (ou lado positivo e negativo), assim o "erro" se repete.

As bandas não devem ser ajustadas após a instalação, isso poderá causar um distanciamento entre os furos e alterar as medidas obtidas sobre o padrão de crescimento da árvore.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

CLARK, N.A., WYNNE, R.H., SCHMOLDT, D.L. A review of past research on dendrometers.**Forest Science,**v.46, p. 570–576, 2000.

KEELAND, B.D. Accuracy of tree growth measurements using dendrometer bands. **Canadian Journal Forestry Research,** v. 23, n. 11, p. 2454–2457, 1993.

KEELAND, B. D.; SHARITZ, R. R. Accuracy of tree growth measurements using dendrometer bands. **Canadian Journal of Forest Research**, v. 23, p. 2454 – 2457, 1993.

RICE, A. H.; PYLE, E. H.; SALESKA, S. R.; HUTYRA, L.; PALACE, M.; KELLER, M.; CAMARGO, P. B.; PORTILHO, K.; MARQUES, D. F.; WOFSY, S. C. Carbon balance and vegetation dynamics in an old-growth amazonian forest. **EcologicalApplications***,* v. 14, n.4, p. 55–71, 2004.

VIEIRA, S. A. **Mudanças globais e taxa de crescimento arbóreo na Amazônia**. Tese de doutorado apresentada a Universidade de São Paulo / CENA – Piracicaba, 2003.