

UNIVERSIDADE ESTADUAL DE CAMPINAS
INSTITUTO DE BIOLOGIA



Juliano van Melis

Lianas: Biomassa em floresta Neotropicais e relação riqueza e biomassa em um trecho de Floresta Ombrófila Densa Atlântica.

Este exemplar corresponde à redação final
da tese defendida pelo(a) candidato (a)
Juliano Van Melis
e aprovada pela Comissão Julgadora.

Fernando R. Martins
17/07/2008

Tese apresentada ao Instituto de
Biologia para obtenção do Título
de Mestre em Biologia Vegetal

Orientador: Prof. Dr. Fernando Roberto Martins

Campinas, 2008

**FICHA CATALOGRÁFICA ELABORADA PELA
BIBLIOTECA DO INSTITUTO DE BIOLOGIA – UNICAMP**

V332L

Van Melis, Juliano

Lianas: biomassa em florestas neotropicais e relação riqueza e biomassa em um trecho de Floresta Ombrófila Densa Atlântica / Juliano Van Melis. – Campinas, SP: [s.n.], 2008.

Orientadores: Fernando Roberto Martins.

Dissertação (mestrado) – Universidade Estadual de Campinas, Instituto de Biologia.

1. Mata Atlântica. 2. Ecologia Vegetal. 3. Liana. I. Martins, Fernando Roberto. II. Universidade Estadual de Campinas. Instituto de Biologia. III. Título.

Título em inglês: Lianas: above-ground biomass in neotropical forests and species richness and above-ground biomass in a stand of Atlantic Rain Forest.

Palavras-chave em inglês: Mata Atlântica (Brazil); Plant Ecology; Liana.

Área de concentração: Biologia Vegetal.

Titulação: Mestre em Biologia Vegetal.

Banca examinadora: Fernando Roberto Martins, Rafael Silva Oliveira, Veridiana de Lara Weiser Bramante.

Data da defesa: 17/07/2008.

Programa de Pós-Graduação: Biologia Vegetal.

Campinas, 17 de julho de 2008

BANCA EXAMINADORA

Prof. Dr. Fernando Roberto Martins (Orientador)

Fernando R. Martins
Assinatura

Dra. Veridiana de Lara Weiser Braamante

Veridiana de Lara Weiser Braamante
Assinatura

Prof. Dr. Rafael Silva Oliveira

Rafael S. Oliveira
Assinatura

Prof. Dr. Flavio Antonio Maes dos Santos

Assinatura

Profa. Dra. Andréia Alves Rezende

Assinatura

Sentou-se num banco e olhou para os ramos carregados de frutos que pendiam acima dela. Em frente, havia um olmo, por cujo tronco subia uma parreira, carregada de uva. Elogiou a árvore e a vinha a ela associada.

- Mas – acrescentou – se a árvore ficasse só, sem a vinha lhe cingindo o tronco, nada teria para nos atrair ou nos oferecer, a não ser as folhas inúteis. E, igualmente, a vinha, se não se enroscasse em torno do Olmo, estaria prostrada no chão. Por que não aproveitais a lição da árvore e da vinha e concordas em unir-te a alguém?

Vertuno e Pomona

Mitologia Grega

Dedico esse trabalho aos meus pais, Adriano e Annelies, pelo apoio sempre dado a cada passo que tenho feito.

Ik houd van jullie!

Agradecimentos

À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) pela bolsa de estudo oferecida.

Ao projeto temático Gradiente Funcional (Processo 03/12595-7), que integra o Programa BIOTA/FAPESP, pela infra-estrutura concedida.

Ao professor Fernando Roberto Martins, por ter aceitado me orientar na pós-graduação, corrigindo pacientemente e rapidamente os erros que cometi e cometo. Principalmente a sua filosofia da ciência e da vida, me enchendo de orgulho em tê-lo como orientador e amigo.

Aos membros da pré-banca e banca: Luciana F. Alves, Rafael S. Oliveira e Veridiana L. Weiser pelas correções, críticas construtivas e importantes sugestões.

À Maria Roseli e à prof. Dra. Sandra C. Guerreiro que sempre trabalharam perfeitamente e de forma amigável para a pós-graduação de Biologia Vegetal.

Aos coordenadores do projeto temático Gradiente Funcional, Carlos A. Joly e Luis A. Martinelli (Zebu) por todo apoio dado a um trabalho que não compunha um dos principais temas do projeto, mas sempre me ajudaram em congressos e nos campos.

Aos professores e taxonomistas que ajudaram, identificaram e confirmaram os raros ramos de trepadeiras (e outras coisas estranhas) que vinham do quase inacessível dossel florestal: André O. Simões, Ingrid Koch e Maria Ana Farinaccio (Apocynaceae); Lucia G. Lohmann, Marco A. Assis e Renata G. Udulutsch (Bignoniaceae); Julio Lombardi (Celastraceae e Vitaceae), Fabiane Costa (Menispermaceae); Juan D. Urdampilleta, Sandra H. Obando Polo e M. Silvia Ferrucci (Sapindaceae); Edson Dias da Silva (Fabaceae); Luis C. Bernacci (Passifloraceae); Maria Cândida Mamede (Malpighiaceae); e Marcelo Monge (Asteraceae). Ao Marco Sobral pela eficiente ajuda em ver amostras indeterminadas (que depois, algumas deixaram de ser).

Ainda nas identificações, aos impagáveis João Semir e Jorge Tamashiro. Ficar ao lado deles é só risada.

Aos professores George J. Shepherd e Flavio A. M. dos Santos pela constante ajuda oferecida, mesmo pelas escadas do departamento.

Aos grandes amigos e companheiros na labuta: André L.C. Rochelle e Bruno A. Aranha (Equipe J!). Aos imprescindíveis ajudantes de campo: Osvaldo Alves dos Santos (Seu Nenê) e Salvador dos Santos (verdadeiro herói hollywoodiano!). Aos amigos do Biota: Mariana Cruz Campos, José Ataliba Aboin Gomes, Carolina Virillo, Christiane E. Correa, Fabio Benedette (que

tornou o dossel acessível), Luciana Alves e Simone A. Vieira (sempre incríveis), Yvone Bakker, Luciana Uehara, Rubem Ávilla Jr., Vinicius Brito, Aline, Mardiore, Viviane Camilla, Bete Canela, Eliana Ramos, Hugo, entre outros. Cada um merecia uma dedicatória em especial, mas os agradecimentos ficariam maiores que o texto. Durante os campos todas essas pessoas (em especial aos companheiros de campo da Capricórnio) me ensinaram a olhar positivamente, com segurança e, principalmente, com alegria para a vida. Devo muito a vocês.

Aos amigos de laboratório e pós-graduação: Guilherme e Marina Reiter-Braun-Aguirre (família fenomenal), Rubinho Gayoso, Marcelo Pinus, Dani Sampaio, Bruno Rosado, Larissa Pereira, Larissa Veiga, Pedro Cavalin, Pedro Eisenlohr, Maíra Padgurschi, Leandro Tavares, Ligia Sims, Arildo S. Dias, Fabíola Merendoni, Julia Sfair, Sandro Nascimento, Marcelinho, Gustavo Shimizu, Lidiane, Leo Meirelles, Catia Urbanetz, Rafael Carvalho, André Gil, Adriano (Mandrake), João Aranha (futebol, planta e rock n'roll), Érico, Alessandra Caiafa, Valério, Roberta Macedo, Carol Scultori, Heloisa Tubaína, Tiago Egídio, Tiago Aranha, Tiago (Padre), Ricardo Bertoncello, e mais gente ainda que não me lembro agora, mas me ajudaram em vários momentos em Barão Geraldo, nos congressos, nos cursos de campo, com amizade, papo furado e cervejinhas.

Aos meus irmãos e família: Mauricio e Adriane (casal show de bola); Diana, Valdeci e Artur (afilhado querido), além dos meus padrinhos Nancy e Henrique, e todos os meus primos, que fizeram parte da minha saudosa infância e atual vida.

À Juliana, pelo amor e carinho.

E em especial, aos meus pais, Adriano e Annelies, pelo apoio, amor e amizade por todos esses anos, onde a única preocupação é ver os seus filhos (e agora neto) felizes. Por sempre destacarem a importância da leitura, do conhecimento e da inteligência. Para todo o sempre, qualquer momento de felicidade conquistado, será dedicado a vocês.

RESUMO

As lianas (plantas trepadeiras lenhosas) são importantes componentes nos ciclos biogeoquímicos e da biodiversidade nas florestas tropicais. A partir dos dados estruturais das árvores e lianas em um hectare ($23^{\circ}21'54''$ - $23^{\circ}21'59''$ S; $45^{\circ}05'02''$ - $45^{\circ}05'04''$ W) de Floresta Ombrófila Densa Atlântica (348-395 m) construímos dois capítulos. O primeiro teve como objetivos estudar variáveis estruturais que determinam a abundância e biomassa acima do solo das lianas (LAGB). Nossas hipóteses eram que havia correlação positiva entre abundância e LAGB com a abundância e biomassa aérea de árvores (AAGB), e negativamente com a abundância de palmeiras e samambaias (grupo sem fuste). Em uma escala continental investigamos quais variáveis geográficas e climáticas determinariam maiores valores absolutos e relativos (contribuição das lianas na biomassa florestal total) de LAGB. Encontramos correlação entre abundância de árvores pequenas e a AAGB com a abundância das lianas pequenas, não sendo encontradas outras correlações relevantes. A biomassa aérea individual dos forófitos e lianas associadas tiveram correlação positiva fraca. Nenhuma variável sozinha explicou os valores absolutos e proporcionais de LAGB na escala continental, apesar da sazonalidade da precipitação ser a mais importante dentre aquelas colocadas. Acreditamos que a sazonalidade da precipitação caracterize florestas com árvores caducifólias, permitindo maior entrada de luz, beneficiando em importância sociológica (abundância e área basal) as lianas nessas florestas. A LAGB na escala fina depende de suportes potencialmente adequados, pois as lianas grandes estão associadas a árvores de grande biomassa. Mas a existência de grandes árvores não necessariamente decorre em maior LAGB. Portanto, destacamos que a susceptibilidade das árvores à escalada das lianas acarretaria maior abundância e LAGB nas florestas tropicais. No segundo capítulo buscamos investigar qual é a relação observada entre a riqueza das espécies lenhosas amostradas com a sua produtividade (SRPR), assumindo a biomassa aérea (AGB) como valor de produtividade. Nossas expectativas foram: a) as lianas têm uma SRPR de forma unimodal, devido à reprodução clonal e ao predomínio da exclusão competitiva; b) as árvores têm uma SRPR linear positiva, devido à complementaridade das espécies; c) a inclusão das lianas altera a SRPR, devido aos seus baixos valores de AGB e alta contribuição para a riqueza; d) a variação de abundância influi na correlação entre a riqueza e a AGB, pois ambas dependem da abundância. Todas as SRPR foram significativas, mesmo com a inclusão da abundância, indicando que a SRPR não é um artefato decorrente de características da comunidade. As lianas apresentaram SRPR unimodal, e as árvores

e o conjunto lianas+árvores apresentaram SRPR linear positiva. A inclusão das lianas não alterou a forma monotônica da SRPR nem a inclinação da reta de regressão, mas produziu um intercepto maior, indicando que a inclusão das lianas aumenta a riqueza em qualquer valor de AGB, mesmo com SRPR linear e positiva.

Palavra-chave: trepadeiras lenhosas, floresta ombrófila densa, bioma Mata Atlântica

ABSTRACT

Lianas (woody climbing plants) are important components in biogeochemical cycles and biodiversity in tropical forests. Two chapters were written from the data of a stand (23°21'54"-23°21'59"S; 45°05'02"-45°05'04"W) of lianas and trees in Atlantic Rain Forest (348-395 m). The first chapter aimed at studying structural variables that determine the abundance and lianas above-ground biomass (LAGB) and the correlation of these variables to the above-ground biomass phorophytes on local scale. Our assumptions were that the LAGB and lianas abundance was positively correlated with the above-ground biomass (AAGB) and arboreal abundance, and negatively correlated with the abundance and types of trees without bole (palm and ferns). We also investigated, in continental scale, the geographical and the climatic variables which determine the largest absolute and relative (lianas contribution to total above-ground biomass) LAGB. We found a positive correlation between abundance of small trees and AAGB with the abundance of small lianas, and no correlation between the group without bole and AAGB with LAGB. There was weak positive correlation between the individual phorophytes biomass and associated lianas. At a continental scale any variable alone explained the absolute and proportional LAGB, despite the seasonality of precipitation to be the most important among those released. We believe that the seasonality of precipitation features forests with caducifolius trees, occurring largest entry of light during the dry season, benefiting lianas in sociological importance (higher values of basal area and abundance) on the forests. On local scale, the LAGB depends of tree potentially suitable, because the large liana, which are the largest contributors of LAGB, are associated with large trees. But the large trees do not necessarily result in greater value of LAGB. Therefore the susceptibility of trees to lianas is a factor that would result in greater abundance and LAGB in tropical forests. The second chapter sought investigate the relationship between richness of trees, lianas both the woody floras with its productivity (SRPR), assuming the above-ground biomass (AGB) as a surrogate of productivity. Our expectations were: a) lianas has a

unimodal SRPR, due to clonal reproduction and the dominance of competitive exclusion, b) Trees has a positive linear SRPR, due to the complementarity of species c) the inclusion of lianas changes the SRPR of woody flora, due to its low contribution to the AGB and high contribution to the richness d) the change of abundance influences the correlation between richness and AGB, because both depends on the abundance. All SRPR were statistically significant, even with the inclusion of abundance, indicating that the SRPR is not an artifact due to characteristics of the community. We found a unimodal SRPR for lianas and a positive linear SRPR for trees and of trees and lianas as a whole. The inclusion of lianas not changed the monotonic SRPR nor the inclination of the straight regression, but produced a higher value of intercept, indicating that the inclusion of lianas increases the value of wealth in any AGB, even with positive linear SRPR.

Keywords: lianas, Atlantic rain forest, Neotropical forests, above-ground biomass, species richness and productivity relationship.

SUMÁRIO

CONSIDERAÇÕES INICIAIS	2
Referências Bibliográficas	5
CAPÍTULO 1	8
Resumo	9
Abstract	10
Introdução	12
Material e Métodos	15
Resultados	19
Discussão	21
Conclusões	26
Agradecimentos	28
Referências Bibliográficas	29
CAPÍTULO 2	54
Resumo	55
Introdução	57
Material e Métodos	61
Resultados	64
Agradecimentos	69
Referências Bibliográficas	70
ANEXO A	80
CONSIDERAÇÕES FINAIS	82
Referências Bibliográficas	84

CONSIDERAÇÕES INICIAIS

As florestas tropicais perfazem um importante papel nos ciclos biogeoquímicos globais, tal como o ciclo do carbono. Elas representam a maior parte do estoque da biomassa terrestre, servindo para a reciclagem de uma grande fração do seqüestro de carbono produzido naturalmente pela respiração dos organismos e pelas emissões antropogênicas (Malhi & Grace 2000, Chave 2005). A biomassa – quando expressa em peso seco por unidade de área – é um parâmetro essencial para estimar os estoques de carbono em florestas tropicais (Alves et al. 2007). Porém, estimativas sobre a biomassa acima do solo levam em consideração basicamente os tipos arbóreos, sendo poucos os levantamentos que consideram outras formas de vida, como as lianas (trepadeiras lenhosas).

As trepadeiras são caracterizadas pela sua maior abundância e riqueza em florestas tropicais, contribuindo com cerca de 20% na riqueza local de espécies fanerógamas, e com 90% de suas espécies ocorrendo nos trópicos (Gentry 1991, Richards 1998). Dentre suas importâncias para a floresta, destacamos sua fenodinâmica, pois sendo divergente ao das árvores e arbustos, mantém estável a oferta de flores e frutos ao longo do ano, sendo importantes para a manutenção da comunidade de polinizadores e dispersores de diásporos (Morellato & Leitão Filho 1996). Outra importância é o auxílio na locomoção e na proteção através de suas folhagens para a fauna do dossel florestal (Jacobs 1976, Schnitzer & Bongers 2002) e favorecer a ocorrência de clareiras, devido à ligação das copas, aumentando a heterogeneidade de ambientes, aumentando a riqueza florestal (Putz 1984, Schnitzer & Carson 2001, Schnitzer & Bongers 2002).

Apesar da biomassa acima do solo de lianas (lianas above-ground biomass - LAGB) representar cerca de 5% da biomassa acima do solo florestal em áreas não perturbadas (Ballée & Campbell 1990, Hegarty & Caballé 1991, Gerwing & Farias 2000), esse componente pode representar parte da variabilidade estrutural entre as florestas tropicais, além de ser importante em cenários de mudanças climáticas globais (Granados & Körner 2002, Laurance et al. 2001, Phillips et al. 2002, Schnitzer et al. 2005). A relação antagonista observada entre as lianas e seus forófitos (Putz 1991, Campanello et al. 2007) pode emergir como um fator importante nos ciclos biogeoquímicos em uma floresta tropical, pois o crescimento e a produtividade das árvores é influenciado pela presença de trepadeiras em seus galhos (Schnitzer & Bongers 2002). O controle da abundância de lianas, através do corte, ocasiona proporcionalmente a maior redução nas taxas de evapotranspiração da floresta do que a redução da área basal total sugere (Restom & Nepstad

2001), sendo característica a alta contribuição na ciclagem de nutrientes, devido o seu rápido crescimento, alta biomassa de folhas e transpiração (Restom & Nepstad 2001, Schnitzer & Bongers 2002).

Com o cenário de maior acúmulo de CO₂ (IPCC 2007) estudos prevêem que as florestas tropicais serão mais dinâmicas, com menor acúmulo de biomassa e perda de árvores maiores diminuindo o estoque de carbono nas florestas (Körner 2004, Phillips et al. 2005). Outro fato acerca das mudanças climáticas globais, as lianas podem ter vantagem competitiva sobre as árvores em ambientes sazonais e de elevada concentração de CO₂ (Granados & Korner 2002, Schnitzer et al. 2005), e intensificar a perda de biomassa arbórea em paisagens fragmentadas (Engel et al. 1998, Laurance et al. 2001) As trepadeiras respondem com maior crescimento à maior concentração de gás carbônico atmosférico (CO₂) e possuem maior abundância em florestas com períodos de secas, sendo observado que em longos períodos observados elas têm aumentado a sua contribuição para a TAGB (biomassa aérea total – total above-ground biomass) (Phillips et al. 2002, Körner 2004, Schnitzer 2005). Mas não são unânimes os estudos ao afirmarem o efeito causal das mudanças climáticas no aumento da abundância, da área basal e da produção de folhas e flores nas florestas tropicais, subtropicais e temperadas, podendo ser decorrentes do ENSO (El Nino Southern Oscillation) (Wright et al. 2004) e dos efeitos da fragmentação (Londré & Schnitzer 2006).

É constatado que a biodiversidade pode exercer papel fundamental nos processos biogeoquímicos, que são determinantes na regulação da ecosfera (Loreau et al. 2001). A produtividade primária de uma comunidade local é a taxa de conversão dos recursos em biomassa expressa por unidade de área e tempo (Waide et al. 1999) e é influenciada por processos determinísticos, como diferenciação de nicho e facilitação entre espécies (Loreau et al. 2001).

Como as trepadeiras emergem como um importante componente dos processos biogeoquímicos (Restom & Nepstad 2001, Schnitzer & Bongers 2002), a não inclusão da sinúsia de trepadeiras em estudos ecológicos florestais pode levar a resultados enviesados. Sabendo dessas premissas construímos os nossos objetivos.

Objetivos

O primeiro capítulo teve como objetivos estudar variáveis florestais que determinam a abundância e biomassa acima do solo das lianas (LAGB) numa escala fina (Floresta Ombrófila Densa Atlântica) e quais variáveis geográficas e climáticas determinam a maior proporção e quantidade absoluta da LAGB em uma escala continental (Neotropical). Nossas hipóteses eram que a abundância e a LAGB na escala local é relacionada com a abundância e biomassa acima do solo de árvores, e relacionada negativamente com a abundância de tipos arbóreos sem fuste (palmeiras e samambaias). E que os valores absolutos e proporcionais (contribuição das lianas na biomassa florestal total) de LAGB nas florestas neotropicais responderão a alguma variável climática ou geográfica.

No segundo capítulo buscamos investigar qual é a relação observada entre a riqueza das árvores, das lianas e do conjunto dessas duas sinúsias da floresta ombrófila densa, com a sua produtividade, assumindo a biomassa acima do solo como valor de produtividade. Nossas hipóteses eram que o pico de riqueza de lianas ocorra em uma produtividade intermediária, caracterizando uma relação unimodal, pois essa sinúsia é caracterizada pela competição interespecífica. E a relação entre riqueza e biomassa das árvores e do componente árvores mais lianas terão relação linear e positiva entre riqueza e produtividade, devido a complementaridade de espécies.

Referências Bibliográficas

- Alves LF, Vieira SA, Keller MM, Camargo PB, Martinelli LA, Santos FAM, Joly CA (2007) Estrutura da Floresta Ombrófila Densa Atlântica e suas implicações para o estoque de carbono. Anais do VIII Congresso de Ecologia do Brasil, 23 a 28 de setembro de 2007. Caxambu, Brasil.
- Ballée W, Campbell DG (1990) Evidence for the successional status of liana forest (Xingu river basin, Amazonian Brazil). *Biotropica* 22:36–47.
- Campanello PI, Garibaldi JF, Gatti MG, Goldstein G (2007) Lianas in a subtropical Atlantic Forest: Host preference and tree growth. *Forest Ecology and Management* 242: 250–259.
- Chave J (2005) Ecologie des communautés en forêt tropicale. Mémoire pour le Diplôme d'Habilitation à Diriger des Recherches. Laboratoire Evolution et Diversité Biologique CNRS - Université Paul Sabatier, France.
- Engel VL, Fonseca RCB, Oliveira RE (1998) Ecologia de lianas e o manejo de fragmentos florestais. *Série Técnica IPEF* 12(32): 43-64.
- Gentry AH (1991) The distribution and evolution of climbing plants. Pp. 3-49 In Putz FE, Mooney HA (eds). *The biology of vines*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Gerwing JJ, Farias DL (2000) Integrating liana abundance and forest stature into an estimate of aboveground biomass for an eastern Amazonian forest. *Journal of Tropical Ecology* 16: 327–336.
- Granados J, Körner C (2002) In deep shade, elevated CO₂ increases the vigor of tropical climbing plants. *Global Change Biology* 8:1109–1117.
- Hegarty EE, Caballé G (1991) Distribution and abundance of vines in forest communities. Pp 313-335 In Putz FE, Mooney HA (eds). *The biology of vines*. Cambridge University Press, Cambridge.
- IPCC - International Panel on Climate Change (2007) Climate change 2007: Synthesis report. IPCC Plenary XXVII. Valencia, Espanha.
- Jacobs M (1976) The study of lianas. *Flora Malesiana Bulletin* 29: 2610-2618
- Körner C (2004) Through enhanced tree dynamics carbon dioxide enrichment may cause tropical forests to lose carbon. *Philosophical Transactions of the Royal Society B* 359: 493–498.

- Laurance WF, Pérez-Salicrup D, Delamônica P, Fearnside PM, D'Angelo S, Jerozolinski A, Pohl L, Lovejoy TE (2001) Rain Forest Fragmentation and the structure of amazonian liana communities. *Ecology* 82 (1): 105-116.
- Londré RA, Schnitzer SA (2006). The distribution of lianas and their change in abundance in temperate forests over the past 45 years. *Ecology* 87(12): 2973-2978.
- Loreau M, Naeem S, Inchausti P, Bengtsson J, Grime JP, Hector A, Hooper DU, Huston MA, Raffaelli D, Schmid B, Tilman D, Wardle DA (2001) Biodiversity and Ecosystem Functioning: Current Knowledge and Future Challenges. *Science* 294: 804-808.
- Malhi Y, Grace J (2000) Tropical forests and atmospheric carbon dioxide. *Trends in Ecology and Evolution* 15:332-337.
- Morellato LP, Leitão Filho HF (1996) Reproductive phenology of climbers in a Southeastern Brazilian Forest. *Biotropica* 28(2):180-191.
- Phillips OL, Martinez RV, Arroyo L, Baker TR, Killeen T, Lewis SL, Malhi Y, Mendoza AM, Neill D, Vargas PN, Alexiades M, Ceron C, Difiore A, Erwin T, Jardim A, Palacios W, Saldias M, Vinceti B (2002) Increasing dominance of large lianas in Amazonian forests. *Nature* 418: 770-774.
- Phillips OL, Martinez RV, Mendoza, AM, Baker, TR, Vargas, PN (2005) Large lianas as hyperdynamic elements of the tropical forest canopy. *Ecology* 86: 1250-1258.
- Putz FE (1984) The natural history of lianas on Barro Colorado Island, Panama. *Journal of Ecology* 65 (6): 1713-1734.
- Putz FE (1991) Silvicultural effects of lianas. In FE. Putz and HA. Mooney (Eds.). *The biology of vines*, pp. 493–501. Cambridge University Press, Cambridge, U.K.
- Restom TG, Nepstad DC (2001) Contribution of vines to the evapotranspiration of a secondary forest in eastern Amazonia. *Plant Soil* 236, 155–163
- Richards PW (1998) *The Tropical Rain Forest*. Cambridge University Press, Cambridge, 2nd Edition. p 126-135.
- Schnitzer SA (2005) A mechanistic explanation for global patterns of liana abundance and distribution. *American Naturalist* 166:262–276.
- Schnitzer SA, Bongers F (2002) The ecology of lianas and their role in forests. *Trends in Ecology and Evolution*. 17 (5): 223-230.

- Schnitzer SA, Carson WP (2001) Treefall gaps and the maintenance of species diversity in a tropical forest. *Ecology* 82: 913–919.
- Schnitzer SA, Kuzee ME, Bongers F (2005) Disentangling above-and below-ground competition between lianas and trees in a tropical forest. *Journal of Ecology* 93:1115–1125.
- Waide RB, Willig MR, Steiner CF, Mittelbach G, Gough L, Dodson SI, Juday GP, Parmenter R (1999) The Relationship between Productivity and Species Richness. *Annual Reviews in Ecology and Systematics*. 30: 257-300
- Wright SJ, Calderón O, Hernández A, Paton S (2004) Are lianas increasing in importance in tropical forests? A 17-year record from Panama. *Ecology* 85(2): 484-489.

CAPÍTULO 1

Biomassa aérea de lianas em florestas neotropicais e suas relações com variáveis climáticas, geográficas e estruturais ^{1†}

Juliano van Melis ^{a,b}, Fernando Roberto Martins ^{a*}

^aDepartamento de Botânica, Instituto de Biologia, Caixa postal 6109, Universidade Estadual de Campinas -- UNICAMP, 13083-970 Campinas, SP, Brasil.

^bPrograma de Pós-Graduação em Biologia Vegetal, Instituto de Biologia, Caixa postal 6109, Universidade Estadual de Campinas -- UNICAMP, 13083-970 Campinas, SP, Brasil.

*Corresponding author.

E-mail address: fmartins@unicamp.br

¹formato para publicação na **Forest Ecology and Management**

[†] Este trabalho foi parcialmente financiado pela Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo (FAPESP) no âmbito do Projeto Temático Gradiente Funcional (Processo 03/12595-7), que integra o Programa BIOTA/FAPESP.

Resumo

Estimativas de biomassa aérea de lianas (LAGB) têm sido feitas apenas recentemente e têm mostrado sua relevante contribuição para a biomassa aérea total (TAGB) e sua correlação com a altura do dossel, estrutura e composição do solo e efeito de borda. Os atributos da comunidade de lianas podem estar relacionados tanto a características estruturais quanto a variáveis ambientais e geográficas. Neste estudo investigamos quais são os principais fatores associados à variação espacial da LAGB. Em uma escala continental (Reino Neotropical), buscamos quais elementos climáticos (pluviosidade anual total, sazonalidade de precipitação, amplitude térmica anual, índice isotérmico) e geográficos (altitude, latitude e longitude) explicariam a variação dos valores absolutos e relativos (com TAGB) de LAGB. Em uma escala local, investigamos se a LAGB estaria correlacionada com a biomassa aérea de árvores (AAGB) e às características da floresta (abundância de árvores, de palmeiras e de fetos arborescentes). Utilizamos 11 localidades dos Neotrópicos e realizamos regressões lineares múltiplas passo a passo com o procedimento “backward” para encontrarmos qual variável climática reflete nas variáveis respostas (valor absoluto e relativo de LAGB). Para a escala local, amostramos um gradil de 100 m x 100 m (23°21'54"-23°21'59"S; 45°05'02"-45°05'04"W) todos os tipos arborescentes com diâmetro a altura do peito (DAP) ≥ 4.8 cm, e todas as lianas com DAP ≥ 1.0 cm que as escalavam. Para correlações, realizamos testes simples e parciais de Mantel entre as variáveis (TAGB, LAGB, AAGB, as abundâncias total, de diâmetros menor, intermediário e maior de lianas e de árvores, e abundância do grupo sem fuste (palmeiras e samambaias). Para a correlação entre as biomassas aéreas dos forófitos com suas lianas utilizamos Pearson. Na escala fina uma importante correlação observada foi entre a abundância das lianas de menor diâmetro com árvores de diâmetro menor e com a AAGB, não sendo encontrada correlação entre o grupo arbóreo sem fuste e de AAGB com LAGB. Encontramos fraca correlação, mas positiva, entre a biomassa aérea individual dos forófitos com a LAGB em seus galhos. Na escala continental nenhuma variável sozinha explicou a variação dos valores absolutos e proporcionais de LAGB, apesar da sazonalidade da precipitação ser a mais importante dentre aquelas colocadas. Acreditamos que a sazonalidade da precipitação caracterize florestas com árvores caducifólias, que permitem a maior entrada de luz durante a estação seca, beneficiando em importância sociológica (maiores valores de área basal e abundância) as lianas e sendo encontrados valores maiores absolutos e relativos de LAGB nessas florestas. A LAGB na escala local depende da existência de suportes

potencialmente adequados, pois as lianas grandes, que são as maiores contribuintes de LAGB, estão associadas a árvores de grande biomassa. Mas a existência de grandes árvores não necessariamente decorre em maior valor de LAGB. Portanto, destacamos que a susceptibilidade das árvores à escalada das lianas é um fator que acarretaria em maior abundância e LAGB nas florestas tropicais.

Palavras-chave: trepadeiras lenhosas, forófito, Região Neotropical, Floresta Ombrófila Densa Atlântica, .

Abstract

Estimates of lianas above-ground biomass (LAGB) is a new research line and have shown their outstanding contribution to the total above-ground biomass (TAGB) and its correlation with the height of the canopy, structure and soil composition and edge effect. The liana's communities attributes may be related to both structural characteristics as the geographical and environmental variables. This study investigated what are the main factors associated with spatial variation of LAGB. On a continental scale (Neotropical), which sought elements climate (total annual rainfall, seasonality of precipitation, annual temperature range, isothermality index) and spatial (altitude, latitude and longitude) explained the changes in absolute and relative (with TAGB) of LAGB. On a local scale, we investigated whether the LAGB be correlated with the arboreal above-ground biomass (AAGB) and the forest structure characteristics (abundance of trees, palm trees and ferns). For 11 Neotropical locations we carried out a backward stepwise multiple regression procedure to find which variable reflects the absolute and relative LAGB. For the local scale, we sampled (23°21'54"-23°21'59"S; 45°05'02"-45°05'04"W) all trees with a diameter at breast height (DBH) ≥ 4.8 cm, and all of climbing lianas with DBH ≥ 1.0 cm in a area of 100 m x 100 m. For correlations, we conducted simple and partial Mantel tests among variables (TAGB, LAGB, AAGB, the total abundance of smaller diameter, intermediate and largest of lianas and trees, and abundance of the group without bole - palm trees and ferns). We used Pearson correlation between the phorophytes above-ground biomass and its lianas. At local scale, we observed a correlation between small lianas abundance with small trees and AAGB. We believe that the absence of correlation between the group without bole and AAGB with LAGB. We found a weak positive correlation between phorophytes above-ground biomass and its lianas on its crop. At a continental scale any alone variable not explained the change in absolute and proportional LAGB, despite the seasonality of precipitation to be the most important among those

released. We believe that the seasonality of precipitation features forests with caducifolius trees, allowing the largest entry of light during the dry season, benefiting lianas in sociological importance (higher values of basal area and abundance). The local LAGB depends of trees potentially suitable, because large lianas, which are most LAGB contributors, are associated with large trees. But the existence of large trees do not necessarily result in greater value of LAGB. Therefore highlighted that the trees susceptibility for lianas is a factor that would result in greater abundance and LAGB on tropical forests.

Keywords: above-ground biomass, climbing plants, woody vines, host trees, Neotropical forests, Atlantic rain forest.

1. Introdução

As florestas tropicais desempenham um importante papel nos ciclos biogeoquímicos globais, como o ciclo do carbono. Elas representam a maior parte do estoque da biomassa terrestre e seqüestram uma grande fração do carbono oriundo da respiração natural dos organismos e das emissões antropogênicas (Malhi & Grace, 2000; Ozzane et al., 2003; Chave, 2005). Alguns estudos têm mostrado que a biomassa aérea total (total above-ground biomass - TAGB) das florestas neotropicais tem aumentado (Phillips et al., 1998; 2002), indicando a transformação do carbono atmosférico em matéria orgânica. Outros estudos têm mostrado que a TAGB das florestas neotropicais tem diminuído ao longo dos anos (Rolim et al., 2005; Nascimento et al., 2007), possivelmente em decorrência do fenômeno climático ENSO (El Niño Southern Oscillation). Esse fenômeno diminui a quantidade de chuva, ocasionando a morte de grandes árvores e a perda da TAGB. Segundo o IPCC (2007), devido ao acúmulo dos gases de efeito estufa, é provável que os períodos de seca serão mais freqüentes e prolongados nos Neotrópicos, com grande probabilidade de eventos de alta precipitação em alguns locais. Para a Amazônia Ocidental é previsto o processo de savanização, e para as regiões do semi-árido é provável a desertificação. Num cenário de maior acúmulo de carbono atmosférico, é previsto que as florestas tropicais apresentarão uma taxa de renovação vegetal mais rápida, favorecendo espécies com ciclo de vida curto e com madeira de menor densidade, acarretando menor acúmulo de biomassa e perda de árvores maiores, diminuindo sua capacidade de estocar carbono (Körner, 2004).

As florestas tropicais são caracterizadas pela alta abundância e riqueza de lianas (Gentry, 1991; Richards, 1998). As lianas respondem com maior crescimento à maior concentração de gás carbônico atmosférico (Körner, 2004) e possuem maior abundância em florestas ocorrentes em climas com períodos de seca (Schnitzer, 2005). Ao longo do tempo elas têm aumentado a sua contribuição para a TAGB (Phillips et al., 2002) e diminuído a capacidade das árvores de seqüestrar carbono atmosférico, reduzindo a produtividade arbórea devido ao sombreamento e sua pequena contribuição na TAGB (Putz, 1984a; Schnitzer et al., 2000; Gerwing, 2002, Phillips et al., 2002; Schnitzer & Bongers, 2002; Schnitzer, 2005). Devido às dificuldades de inventariar e coletar os indivíduos, só recentemente tem havido maior interesse dos pesquisadores na estrutura das comunidades de lianas (Gerwing et al., 2006), com os estudos concentrando-se em parcelas permanentes espalhadas pelos trópicos, a maioria nos Neotrópicos. Estimativas de biomassa de

lianas têm sido feitas apenas recentemente e têm mostrado grande variação na contribuição para a TAGB e sua correlação com a altura do dossel, estrutura e composição do solo e efeito de borda (Gerwing & Farias, 2000; Laurance et al., 2001; Gehring et al., 2004; Phillips et al., 2005; Sarmiento et al., 2005; Nogueira, 2006).

As lianas têm grande importância ecológica e mantêm relações antagonistas com as árvores que as sustentam (forófitos), pois diminuem o crescimento, a fecundidade, a sobrevivência e o recrutamento dos forófitos (Putz, 1984a; Stevens, 1987; Clark & Clark, 1990; Hegarty & Caballé, 1991; Dillenburg et al., 1995; Schnitzer & Bongers, 2002; Schnitzer et al., 2005). Certos tipos arborescentes, devido a algumas de suas características, como associação com formigas, ausência de fuste ou presença de casca esfoliante (e.g. *Cecropia* sp, palmeiras, fetos arborescentes), tendem a não apresentar lianas (Putz, 1980; Putz, 1984b; Pérez-Salicrup et al., 2001; Nogueira, 2006; Nesheim & Økland, 2007). As lianas são mais frequentes em árvores de maior área basal e altura (Putz, 1980; Pérez-Salicrup et al., 2001), provavelmente devido ao maior tempo de exposição das árvores à ascensão pelas lianas (Pérez-Salicrup & de Meijere, 2005). A presença de grandes lianas nos grandes forófitos pode implicar na morte de pelo menos 30% da área basal florestal, desempenhando uma função significativa na dinâmica florestal (Phillips et al., 2005).

Os atributos da comunidade de lianas podem estar relacionados tanto a características da floresta em que ocorrem (Nesheim & Økland, 2007; van der Heijden & Philips, 2008) quanto a variáveis ambientais (Gentry, 1991; Parthasarathy et al., 2004) e geográficas (Putz & Chai, 1987; Parthasarathy et al., 2004; Molina-Freaner et al., 2004). Ao contrário do que foi encontrado no Paleotrópico (Parthasarathy et al., 2004; Schnitzer, 2005), o Reino Neotropical apresentou fracas relações entre a temperatura e a abundância e entre a precipitação anual total e área basal das lianas (van der Heijden & Phillips, 2008). Porém, ainda não se conhece bem qual é a contribuição das lianas para a biomassa total das florestas tropicais devido à grande disparidade dos valores de biomassa entre florestas com abundâncias de lianas semelhantes (Schnitzer & Bongers, 2002). Além disso, nos Neotrópicos o conhecimento da contribuição da biomassa das lianas para a biomassa aérea total está baseado na comparação de apenas quatro florestas (DeWalt & Chave, 2004).

Tendo em vista o papel fundamental das lianas na dinâmica florestal, neste estudo investigamos quais são os principais fatores associados à variação espacial da biomassa aérea de

lianas (liana above-ground biomass – LAGB). Em uma escala continental, (Reino Neotropical), investigamos quais elementos climáticos e geográficos explicariam a variação da LAGB, considerando tanto seus valores absolutos quanto seus valores proporcionais em relação à TAGB. Em uma escala local, investigamos se a LAGB estaria correlacionada com a AAGB (arboreal above-ground biomass) e às características da floresta (abundância de árvores, de palmeiras e de fetos arborescentes). Nosso objetivo é testar as seguintes previsões:

1) A biomassa aérea de lianas em florestas neotropicais é influenciada por elementos climáticos e variáveis geográficas. Comparando diferentes levantamentos que quantificaram a biomassa aérea de árvores e de lianas, testamos se a variação dos valores de LAGB e de LAGB/TAGB está correlacionada com a variação da pluviosidade anual, da sazonalidade de precipitação, da variação da temperatura anual, da latitude, longitude e da altitude nos estudos existentes para os neotrópicos. Algumas dessas variáveis não foram explicativas para a abundância e área basal das lianas no Reino Neotropical (van der Heijden & Phillips, 2008), mas maior abundância de lianas não implica em maior LAGB (Laurance et al., 2001) e o critério de inclusão mínimo de van der Heijden & Phillips (2008) é grande para lianas ($DAP \geq 2.5$ cm). Por isso, fizemos análises de correlação dos valores absolutos e relativos de LAGB de diferentes florestas da região neotropical com as variáveis disponíveis - geográficas e climáticas - para investigar se a LAGB absoluta e relativa à TAGB responde às variáveis analisadas.

2) A biomassa e a abundância das lianas estão correlacionadas com a biomassa e abundância das árvores. Se quanto maior o número de árvores (suportes potenciais), maior a frequência de lianas (Nabe-Nielsen, 2001), então esperávamos encontrar uma correlação positiva da abundância e biomassa das lianas com a abundância e biomassa das árvores. Além disso, as grandes lianas perfazem até 80% da LAGB e só ocorrem em grandes árvores (Phillips et al., 2005), que são as que mais contribuem para a AAGB, levando a esperar uma correlação positiva entre LAGB e AAGB. Para tanto, analisamos a distribuição espacial de TAGB, AAGB, LAGB e das abundâncias de lianas e de árvores, e então testamos se há correlação entre essas variáveis.

3) A biomassa da liana está correlacionada com a biomassa do forófito. As lianas colonizam especialmente as eco-unidades florestais em fase de clareira e de reorganização (Putz, 1984a; Hegarty & Caballé, 1991). Pressupondo que nessas eco-unidades as lianas cresçam juntamente com seus forófitos, esperávamos uma correlação positiva entre a biomassa das lianas e a das árvores que lhes servem como suporte (forófitos).

4) A biomassa de lianas está negativamente correlacionada com a abundância de certos tipos arbórescentes. Se palmeiras e samambaias apresentam características arquiteturais que impedem a ascensão das trepadeiras (Putz, 1980; Putz 1984b; Pérez-Salicrup et al., 2001; Nogueira, 2006; Nesheim & Økland, 2007), então esperávamos uma correlação negativa entre a biomassa de lianas e a abundância dessas formas.

2. Material e Métodos

2.1. Área de estudo

O continente sul-americano tem dois grandes biomas florestais – a Floresta Amazônica e a Floresta Atlântica – separados por biomas de fisionomia aberta – o Pantanal, o Cerrado e a Caatinga – considerados como uma barreira para a distribuição geográfica das espécies entre os dois biomas florestais (Rizzini, 1979). O Bioma da Floresta Atlântica representa uma grande província fitogeográfica ao sul da Floresta Amazônica e a leste da Cordilheira dos Andes, constituída por diferentes Regiões Fito-Ecológicas (IBGE, 1990) e ecossistemas associados (Scarano, 2002). A Região Fito-Ecológica da Floresta Ombrófila Densa Atlântica ou Floresta Pluvial Atlântica ocupa uma faixa estreita e de largura variável desde o nível do mar até o topo dos cinturões orogênicos (Ross, 1996), que atingem até 2.200 m de altitude, ao longo da costa brasileira entre as latitudes de 5° e 32°S. A oeste da Floresta Pluvial Atlântica ocorre a Região Fito-Ecológica da Floresta Estacional Semicaducifolia, que ocupa os planaltos e chapadas da bacia do rio Paraná e os planaltos e serras de Goiás e Minas (Ross, 1996) e em direção a oeste forma um mosaico com o Cerrado (Oliveira Filho & Fontes, 2000). Na porção meridional dos planaltos e chapadas da bacia do rio Paraná, a sudoeste da Região Fito-Ecológica da Floresta Ombrófila Densa Atlântica, localiza-se a Região Fito-Ecológica da Floresta Ombrófila Mista ou Floresta de Araucária, sobre o Planalto das Araucárias (IBGE, 1990). Conhecida até recentemente como uma “área de transição” entre o bioma da Amazônia e o espaço extra-amazônico, a Floresta Ombrófila Aberta é caracterizada pelo espaçamento maior entre as árvores. Os ecossistemas associados incluem diferentes fases sucessionais e tipos de vegetação, como a vegetação sob influência marinha, sob influência fluvio-marinha, sob influência fluvial, campos paludícolas, campos rupícolas etc. (Scarano, 2002).

O Bioma da Floresta Atlântica é considerado um hotspot da biodiversidade mundial devido ao grande impacto antrópico e muitos endemismos (Myers et al., 2000). Com 7,6% da

área original, tem hoje uma área aproximada de 98.000 km² (Morellato & Haddad, 2000), constituída por fragmentos conservados em áreas particulares ou públicas. No estado de São Paulo, o Parque Estadual da Serra do Mar (Decreto estadual nº 10.251/1977) é constituído por nove núcleos administrativos. O local de estudo está localizado no Núcleo Picinguaba, que tem uma área ao redor de 8000 hectares e une o Parque Estadual da Serra do Mar com o Parque Nacional da Bocaina e a Área de Proteção Ambiental do Cairuçu (estado do Rio de Janeiro) formando uma grande área de conservação de 118.000 hectares na Floresta Ombrófila Densa Atlântica (Veloso et al., 1991) e inclui grande heterogeneidade ambiental, com variação de relevo e de solos (Sanchez et al., 1999).

O clima da região de Ubatuba é tropical chuvoso, inexistindo estação seca definida, do tipo Af de Köppen. Registros feitos na estação meteorológica da Estação Experimental de Ubatuba, estado de São Paulo, que se situa a 8 m de altitude e dista cerca de 6 km da área de estudo, indicam que os meses mais frios e com menores precipitações (nunca menos que 60 mm ao mês) são junho e julho e os mais quentes e com as maiores precipitações vão de novembro a fevereiro (Figura 1).

2.2. Coleta de dados

Amostramos um hectare de floresta (100 x 100m) sub-dividido em parcelas contíguas de 100 m², entre 348 e 395 m de altitude (23°21'54"-23°21'59"S; 45°05'02"-45°05'04"W), no município de Ubatuba. Em cada parcela, entre agosto de 2006 e fevereiro de 2007 numeramos, medimos, identificamos e mapeamos todos os sarmentos de lianas com diâmetro à altura do peito (DAP) ≥ 1.0 cm enraizados na parcela, que estivessem apoiados nos indivíduos arborescentes amostrados, sendo considerado o mesmo indivíduo quando possuíam visível enraizamento em comum. Medimos o DAP das lianas seguindo Gerwing et al. (2006) e excluimos as hemi-epífitas. Todos os indivíduos arbóreos (inclusive samambaias e palmeiras) enraizados na parcela com DAP ≥ 4.8 cm foram medidos, identificados e mapeados em outubro de 2006. O método de amostragem dos indivíduos arbóreos está descrito detalhadamente em Joly et al. (no prelo).

Há diferentes algoritmos para estimar LAGB (Putz, 1983; Gerwing & Farias, 2000; Gehring et al., 2004; DeWalt & Chave, 2004). Optamos por usar a equação de Schnitzer et al. (2006), pois é um método que foi adaptado para melhor estimar a LAGB em diferentes formas de

amostragem (altura do diâmetro obtido, parcelas ou transecções). A equação utilizada (1) considera o diâmetro do sarmento à altura do peito (DAP), com amostragem feita em parcelas:

$$(1) \ln(LAGB) = -1.484 + 2.657 * \ln(DAP)$$

Para estimar a biomassa arbórea, Rochelle et al. (n. publ.) utilizaram a equação alométrica pantropical de Chave et al. (2005), que considera o diâmetro do tronco à altura do peito (DAP), a altura (H) e a densidade da madeira (ρ), pois é um modelo que pode ser utilizado com confiança, como sugerido por Vieira et al. (2008) para a floresta ombrófila densa do Bioma Mata Atlântica, para as árvores:

$$(2) \ln(AAGB) = -2.977 + \ln(\rho * DAP^2 * H)$$

Para palmeiras (equação 3) e fetos arborescentes (equação 4) foram utilizadas as seguintes equações alométricas (Tiepolo et al. 2002), também sugeridas por Vieira et al. (2008):

$$(3) \text{AGB de palmeiras} = 0.3999 + 7.907 * (H)$$

$$(4) \text{AGB de samambaiaçus} = -4266348 / (1 - 2792284 \exp(-2792284^{2*H}))$$

2.3. Análise dos dados - Escala continental

Usamos uma base de dados com estudos feitos em 11 localidades (contabilizando a nossa área estudada), todos realizados na região Neotropical (Tabela 1, Figura 2). O método de amostragem (parcelas ou transecções), as formas incluídas (hemi-epífitas também ou apenas lianas), o menor tamanho incluído na amostra (determinado pelo DAP ou pela altura ou por ambos) e os procedimentos de estimativa da biomassa (medições ou pesagem destrutiva) variaram de estudo a estudo (Tabela 1). Apesar dessas diferenças, consideramos que os dados seriam apropriados como uma base para nossas pesquisas.

Para investigar a influência de elementos climáticos na variação da biomassa de lianas, fizemos análise de regressão linear múltipla passo a passo com o procedimento “backward”, no qual são retiradas as variáveis dependentes menos significativas, e com o procedimento “forward”, no qual são incluídas as variáveis dependentes, ambos utilizando o software BioEstat 5.0 (Ayres et al., 2007). Nessa análise, consideramos como variável-reposta a biomassa aérea de lianas expressa tanto em $Mg.ha^{-1}$ (biomassa absoluta) quanto em porcentagem (com transformação de arco-seno, recomendada por Sokal & Rohlf, 1995) em relação à biomassa aérea total da floresta. Como variáveis preditoras usamos pluviosidade anual (mm/ano), sazonalidade de precipitação (desvio padrão da precipitação mensal), amplitude térmica anual ($^{\circ}C$), latitude e longitude (em graus), altitude (metros acima do nível do mar) e índice isotérmico (amplitude

térmica mensal/amplitude térmica anual). Obtivemos os valores dessas variáveis climáticas e de altitude a partir do BIOCLIM do software DIVA GIS 5.4 (Hijmans et al., 2005). Obtivemos os dados de latitude e longitude através dos próprios trabalhos consultados. Considerando a grande variação da escala dos valores das variáveis, antes de fazer as análises padronizamos todos os valores pela sua amplitude (ranging standardization), mediante o software FITOPAC (Shepherd, 1996). A padronização pela amplitude considera a amplitude entre o valor máximo (X_{max}) e mínimo (X_{min}) de uma variável (x), transformando-a em um valor (x') de 0 a 1, segundo a equação (Shepherd, 1996):

$$(5) x' = (x - X_{min}) / (X_{max} - X_{min}).$$

2.4. Análise dos dados - Escala local

Para verificar se cada uma das variáveis apresentava estruturação espacial na escala analisada, testamos a existência de autocorrelação espacial por meio do índice I de Moran (1950). Dividimos as lianas e árvores em três classes de tamanho, sendo para lianas: sarmentos de pequeno diâmetro ($1 \text{ cm} \leq A < 2.5 \text{ cm}$), diâmetro intermediário ($2.5 \text{ cm} \leq B < 5 \text{ cm}$) e de grande diâmetro ($C \geq 5 \text{ cm}$). Para as árvores, dividimos igualmente em três classes diâmetros: caules de pequeno diâmetro ($4.8 \text{ cm} \leq A' < 15 \text{ cm}$) de diâmetro médio ($15 \text{ cm} \leq B' < 30 \text{ cm}$) e de grande diâmetro ($C' \geq 30 \text{ cm}$), apesar de que grandes árvores são consideradas aquelas com DAP maiores que 50 cm (Vieira et al., 2004), consideramos as árvores normalmente designadas “gigantes” ($DAP > 50 \text{ cm}$) e “grandes” ($30 \text{ cm} > DAP > 50 \text{ cm}$) um único grupo, para que mantivéssemos três classes de diâmetro. Na análise de autocorrelação espacial consideramos as seguintes variáveis: biomassa aérea total (TAGB), de lianas (LAGB) e de árvores (AAGB); a abundância total de lianas e de cada classe de tamanho; abundância de árvores, de samambaias e de palmeiras; e abundância de palmeiras mais samambaias. Considerando o valor absoluto de cada variável nas parcelas de 100 m^2 , construímos correlogramas relacionando o Índice I de Moran com diferentes classes de distância entre as parcelas usando uma ferramenta macro (Doak et al., 2007) para o software Microsoft Office Excel (Tool A). Nessas análises, consideramos 13 classes de distância e $\alpha = 0.05$. Classes de distâncias com menos de 1% do total de pares de pontos (as três maiores classes de distância) foram consideradas não confiáveis, portanto não foram consideradas (Legendre & Fortin, 1989).

Quando as variáveis apresentavam estruturação no espaço, utilizamos o teste parcial de Mantel para analisar a relação entre elas. O teste parcial de Mantel relaciona duas matrizes de

distância euclidiana, enquanto mantém constantes os valores de uma terceira matriz. Nas nossas análises, construímos a terceira matriz com os valores da distância geográfica entre os centros de cada parcela (Legendre & Fortin, 1989). Fixar uma matriz de distância geográfica é importante, pois a correlação entre variáveis que estão estruturadas no espaço pode ser ocasionada por uma estruturação espacial comum, resultante da interação das variáveis com um fator estruturado espacialmente e não testado (Legendre & Fortin 1989). O teste parcial de Mantel foi processado por meio do software PASSAGE 2 (Rosenberg, 2007) com 999 permutações, verificando a significância com $*p$ (bicaudal) <0.05 .

Para verificar a correlação entre a biomassa de cada forófito e de suas lianas associadas, fizemos uma análise de correlação linear de Pearson com o software BioStat 5.0 (Ayres et al., 2007), pois com o mesmo software, os dados apresentaram normalidade em seus valores. Nessas análises, consideramos os valores individuais de cada forófito e de cada uma das lianas associadas, sendo configurada a normalidade dos dados através do mesmo software.

3. Resultados

Numa escala continental, considerando os valores absolutos da LAGB como a variável-resposta, a sazonalidade de precipitação foi a última variável a ser excluída para variação de LAGB, segundo a regressão logística passo a passo (Tabelas 2), mas não sendo significativa ($p>0.05$). A significância ($p<0.05$) e um bom ajuste da regressão múltipla ($R^2=53.02\%$) com o menor número de variáveis foram observados quando as variáveis preditoras foram a sazonalidade da precipitação e a isothermalidade (Tabela 2). Porém quando consideramos todas as variáveis, menos a variável altitude, encontramos significância ($p=0.028$) e ajuste ($R^2=93.12\%$) melhor com a menor variação de ajuste (-0.25%), caracterizando a importância menor da altitude na variação do valor absoluto de LAGB entre as florestas Neotropicais analisadas, também demonstrado no procedimento “forward” (Tabela 3). A sazonalidade da precipitação também foi a última variável excluída na regressão múltipla passo a passo para os valores relativos da LAGB, mas nenhum passo da análise foi significativo (todos com $p>0.05$), tanto no procedimento “backward” (Tabela 4) e “forward” (Tabela 5).

No mesmo hectare que amostramos as lianas, Rochele et al. (n.publ.) calcularam uma biomassa aérea arbórea (AAGB) de $292.04 \text{ Mg.ha}^{-1}$ para 1881 árvores (resultados prévios, pois esses valores estão passíveis de mudança devido a correção nos parâmetros de alturas). Dentre

essas árvores, 20.31% foram caracterizadas como forófitos. Para as lianas encontramos uma biomassa aérea (LAGB) de 6.797 Mg.ha^{-1} , que representou 2.23% no total de $299.01 \text{ Mg.ha}^{-1}$ da TAGB. Nas outras florestas neotropicais que consideramos em nossa comparação, os diferentes autores calcularam valores de biomassa que variaram entre 0.5 Mg.ha^{-1} (0.2% da TAGB) e 43 Mg.ha^{-1} (13.7 % da TAGB) (Tabela 6).

O diâmetro das lianas que amostramos variou entre 1.0 e 17.79 cm (Figura 3). As lianas de grande diâmetro (classe C, $\text{DAP} \geq 5 \text{ cm}$) contribuíram com 70.51% da LAGB, as com diâmetro intermediários (classe B, $2.5 \text{ cm} \leq \text{DAP} < 5 \text{ cm}$) perfizeram 20.28%, e as de pequeno diâmetro (classe A, $1 \text{ cm} \leq \text{DAP} < 2.5 \text{ cm}$) contribuíram com 9.27% da LAGB. Por outro lado, lianas da classe A foram as mais numerosas (63.87% dos 526 indivíduos amostrados) e lianas da classe C as menos abundantes (11.97%). Portanto as lianas com maiores diâmetros corresponderam em maior parte, apesar do grande número de lianas com menor calibre (Figura 4).

O diâmetro das árvores variou entre 4.8 e 81.1 cm (Figura 5). A representatividade da AAGB foi maior entre as árvores de maior diâmetro (classe C', $\text{DAP} \geq 30.0 \text{ cm}$), com 68.25% da biomassa e 8.95% dos indivíduos, seguida pelas árvores de diâmetro intermediário (classe B', $15.0 \text{ cm} \leq \text{DAP} < 30.0 \text{ cm}$) com 17.30% dos indivíduos e 22.04% da AAGB. As árvores de menor diâmetro (classe A', $4.8 \text{ cm} \leq \text{DAP} < 15.0 \text{ cm}$) com 73.75% indivíduos representaram somente 9.71% da AAGB.

Exceto para palmeiras e samambaias, todas as variáveis apresentaram alguma agregação espacial em alguma classe de distância. A agregação espacial de TAGB e AAGB só foi significativa ao redor dos 20 m de distância e ao redor dos 90 m ocorreu segregação espacial. A LAGB apresentou leve segregação espacial aos 100 m, sendo aleatório nas outras classes de distância (Figura 6).

A abundância de árvores foi agregada positivamente até os 30 m, sendo encontrada segregação espacial entre as classes de distância de 90 e 110 m. O conjunto formado por palmeiras e samambaias não apresentou agregação ou segregação espacial (Figura 7).

As lianas A (menor diâmetro) e B (diâmetro intermediário) e o total de lianas apresentaram agregação espacial até ao redor de 30 m de distância. As lianas B (diâmetro intermediário) apresentaram segregação espacial entre 70 e 80 m. O total de lianas e as lianas A apresentaram segregação espacial entre as classes de distância de 60 m e 70 m. As lianas de

grande diâmetro (classe C) apresentaram leve agregação espacial nas classes de 20 e 70 m de distância e segregação na classe de 90 m de distância (Figura 8).

As árvores A' (menor diâmetro) apresentaram agregação espacial na primeira classe de distância (10 m) e segregação espacial entre os 80 e 100 m. As árvores B' (diâmetro intermediário) apresentaram agregação espacial aos 40 m e segregação espacial entre os 70 m e 100 m. As árvores de maior calibre (classe C') apresentaram agregação espacial na primeira classe de distância e segregação na classe de 60 m, sendo aleatória nas demais classes (Figura 9).

Em face desses resultados, usamos testes de Mantel simples e parciais em todas as análises de correlação.

O teste simples e parcial (fixando a matriz de distância) de Mantel indicou correlação significativa entre a biomassa total (TAGB) e a abundância de árvores total, e das classes de diâmetro B' (intermediário) e C' (maiores) das árvores (Tabela 7). A biomassa aérea arbórea (AAGB) apresentou correlação significativa com a TAGB, a abundância de árvores total, abundância das classes de diâmetro das árvores B' e C', e com a abundância de lianas A (menores diâmetros), não sendo significativas as correlações com outras variáveis (Tabela 7). A abundância de lianas de menor diâmetro (classe A) também apresentou correlação com a abundância total de árvores e com as árvores de menor diâmetro (classe A') (Tabela 7). A biomassa aérea de lianas (LAGB) apresentou correlação significativa com a abundância total de lianas e com a biomassa de cada uma das classes de diâmetro das lianas (A, B e C), não sendo encontradas correlações significativas com as outras variáveis, nem com a AAGB. O grupo arbóreo sem fuste não apresentou correlação significativa com nenhuma variável (Tabela 7).

A biomassa do forófito apresentou correlação de Pearson positiva significativa com a biomassa de suas lianas associadas ($R^2 = 0.1193$; $p < 0.001$), mas o valor de R^2 foi muito baixo, indicando baixa aderência dos dados à reta (Figura 10).

4. Discussão

4.1. A biomassa aérea de lianas em florestas neotropicais é influenciada por elementos climáticos e variáveis geográficas?

A sazonalidade da precipitação foi última variável excluída nas regressões logísticas para os valores absolutos e relativos de LAGB em florestas neotropicais. Nos Neotrópicos, a ocorrência de uma estação biologicamente seca está associada a florestas estacionais

semicaducifólias ou caducifólias (Murphy & Lugo, 1986). Nessas florestas estacionais parte das árvores da floresta semicaducifólia ou todas as árvores da floresta caducifólia perdem folhas em resposta à seca (Begon et al., 2006). Quando as árvores do dossel perdem as folhas, as plantas do sobosque são beneficiadas pela maior entrada de luz (Wright & van Schaik, 1994), recurso geralmente limitante para as plantas que não estão no dossel (Wright, 1996; Graham et al., 2003). Considera-se que as lianas tenham raízes mais profundas e sistema vascular mais eficiente que árvores (Schnitzer, 2005), podendo alocar mais recursos às raízes do que aos caules, estando mais equipadas à deficiência de água (Putz, 1983). Como nas florestas estacionais a disponibilidade de luz é estacionalmente maior que nas florestas pluviais e as lianas teriam maior resistência à deficiência estacional de água que as árvores, era esperado que a biomassa aérea de lianas fosse maior nas florestas estacionais.

Nossos resultados concordam com estudos feitos por outros autores que encontraram maior abundância de lianas em florestas tropicais com sazonalidade de precipitação (Gentry, 1991; Parthasarathy et al., 2004; Schnitzer, 2005), mas a regressão considerando somente a sazonalidade da precipitação (SP) não foi significativa para explicar os valores absolutos e relativos de LAGB, tendo a variável SP com a isothermalidade apresentado significância e melhor ajuste relativo a reta (R^2). Mostrando que tais fatores agem positivamente e em conjunto nos valores absolutos de LAGB. Em 65 amostras de florestas montanas e de terras baixas no Reino Neotropical van der Heijden & Phillips (2008) encontraram apenas um tênue efeito negativo da temperatura na abundância e um fraco efeito positivo da pluviosidade anual na área basal de lianas. Os resultados de van der Heijden & Phillips (2008) mostraram que a área basal das lianas, que é relacionada com a biomassa, tende a ser maior em sítios com maior pluviosidade. No entanto, as florestas analisadas mostraram que tanto a biomassa absoluta quanto a relativa, a pluviosidade anual total não foi uma das maiores preditoras para as variáveis-respostas.

Florestas pluviais têm árvores maiores que florestas estacionais (Schaffers, 2002; Saatchi et al., 2007), possibilitando a existência de lianas de grande área basal nessas florestas, pois grandes lianas geralmente ocorrem em grandes árvores (Phillips et al., 2005). Essa associação poderia explicar os resultados de van der Heijden & Phillips (2008), que encontraram maior área basal em florestas pluviais. Porém, espera-se que lianas ocorram em menor número nas florestas pluviais, pois a competição com outras plantas seria maior devido à ausência da vantagem do crescimento vegetativo das lianas que ocorre na estação seca (Schnitzer 2005). A ausência

temporária de folhas em florestas estacionais semicaducifólias e caducifólias implicaria em maior entrada de luz, beneficiando as lianas, que são capazes de resistir à estação seca (Schnitzer, 2005). Por isso, a maior LAGB relativa ou absoluta em florestas estacionais pode ser decorrente de fatores biogeográficos, dependendo da existência de grandes árvores que sustentam uma maior biomassa de lianas (Clark & Clark, 1990; Nabe-Nielsen, 2001), e de espécies caducifólias, que promoveriam o maior número de lianas pela maior entrada temporária de luz. Embora Malizia & Grau (2006) não tenham encontrado maior abundância de lianas em árvores decíduas, talvez possa existir co-ocorrência positiva entre essas espécies arbóreas e a maior abundância de lianas.

Nossos resultados também demonstraram que, para a floresta analisada, um pequeno incremento na área basal das lianas pode representar um grande aumento na biomassa das lianas, além da grande representatividade das lianas menores ($DAP < 2.5$ cm) na abundância. Por isso podem surgir resultados que diferem aos de van der Heijden & Phillips (2008), que consideraram somente densidade e área basal das lianas com diâmetro grande a médio ($DAP \geq 2.5$ cm).

Há indícios de que as fitofisionomias serão alteradas com as mudanças globais, havendo diminuição de florestas úmidas e avanço das florestas sazonais (e.g: Ni et al., 2000; Miles et al., 2004; Saxon et al., 2005), o que poderia acarretar em maiores valores de LAGB. Estudos que acompanharam a dinâmica da comunidade de lianas puderam constatar o aumento da importância das lianas nas florestas, decorrentes de fragmentação (Londré & Schnitzer, 2006) ou pela resposta local a variação climática, provocada pelo ENSO (Wright et al., 2004). Talvez haja um equilíbrio de LAGB, pois há maior abundância de lianas em climas estacionais, devido à vantagem fisiológica dessa sinúsia, mas há maior área basal de lianas em áreas pluviais, pois possuem grandes árvores que possibilitam a existência de grandes lianas.

A proliferação de lianas tem sido observada no surgimento de uma clareira e na fase de reorganização (Hartshorn, 1978; Putz 1984a; DeWalt et al., 2000), sendo depois o número de árvores um fator importante para o início da escalada das trepadeiras (Nesheim & Økland, 2007). A contribuição da LAGB para a TAGB não ultrapassa os 5% em florestas não perturbadas (Ballée & Campbell, 1990; Hegarty & Caballé, 1991; Gerwing & Farias, 2000). Porém, não pudemos incluir a perturbação em nossas análises por desconhecermos o grau de perturbação das outras florestas que comparamos. Florestas secundárias tendem a apresentar maior densidade de lianas (Gehring et al., 2004), em contrapartida, lianas com maior área basal são encontradas em áreas não perturbadas (Putz, 1983; Peixoto & Gentry, 1990; Laurance et al., 2001). Por isso

estudos futuros também devem considerar as eco-unidades florestais e o grau de perturbação, pois esses dados, além de variáveis edáficas e estruturais da floresta, poderão emergir como uma variável importante nos estudos sobre a LAGB.

4.2. A biomassa e a abundância das lianas estão correlacionadas com a biomassa e a abundância das árvores?

A biomassa arbórea esteve correlacionada com a biomassa total e com a abundância de árvores, mas não com a biomassa nem com a abundância das lianas, indicando que a variação da abundância e da biomassa das lianas não estava associada à variação da abundância e da biomassa das árvores. Possivelmente, a competição abaixo do solo entre as lianas e as árvores (Schnitzer et al., 2005) tenha influenciado na não correlação direta da AAGB na LAGB. Porém, as lianas de pequeno diâmetro foram mais abundantes onde havia maior número de árvores pequenas ou maior biomassa arbórea. Nossos resultados apóiam as observações de outros autores (Putz, 1984a; Putz & Chai, 1987; Putz & Holbrook, 1991) de que as lianas com ascensão por gavinhas ou volúveis iniciam sua escalada em altura por meio de suportes de diâmetros não muito grandes. A única forma de escalar forófitos grandes (DAP > 30 cm) seria através das irregularidades da casca rugosa de algumas espécies de suporte para as trepadeiras com gavinhas (Darwin, 1867). A escassez de forófitos ideais seria um fator restritivo para o início da escalada (Nabe-Nielsen, 2001; Nesheim & Økland, 2007). Como demonstrado pelos testes simples e parciais de Mantel, onde apontaram a correlação significativa entre a abundância das árvores de pequeno diâmetro (classe A') com a abundância das lianas de menor calibre (classe A).

Observamos que houve uma forte hierarquia de biomassa na sinúsia das lianas, em que apenas 12% contribuíram com 70% da biomassa das lianas, concordando com os resultados de Phillips et al. (2005). Com 8.95% dos indivíduos, as grandes árvores também foram as maiores contribuintes da AAGB, representando 68.25% da biomassa. Esperávamos uma correlação significativa entre a biomassa de árvores e a biomassa de lianas, ou pelo menos das grandes lianas, mas não encontramos esse resultado. Ponderamos que a baixa ocorrência de forófitos (20.31% das árvores que foram assim caracterizadas) não ocasione a correlação direta entre sítios com maior valor de LAGB e sítios com maior valor de AAGB.

4.3. A biomassa da liana está correlacionada com a biomassa do forófito?

Estudos demonstram que grandes lianas ocorrem em grandes árvores, pois são as únicas que suportam sua grande biomassa aérea e permitem seu acesso ao dossel (Phillips et al., 2005), e que as maiores árvores tendem a ter maior abundância e área basal de lianas, devido ao maior tempo de exposição (Putz, 1984b; Chittibabu & Parthasarathy, 2001; Pérez-Salicrup et al., 2001; Malizia & Grau, 2006; Campanello et al., 2007). Mas observamos uma correlação direta muito fraca entre as biomassas individuais aéreas de lianas e seus forófitos. Nossos dados mostram que lianas pequenas também podem ocorrer em grandes forófitos. A ocorrência de lianas pequenas em forófitos grandes pode ser decorrência da especialização dos diferentes módulos da liana, proposta por Peñalosa (1984): os diferentes módulos de uma liana se especializam em estruturas tróficas, de ascensão e de procura e estas últimas fazem um forrageamento direto no sobosque em busca de suporte, que pode ser uma grande árvore. Mas também encontramos grandes lianas em árvores pequenas. A ocorrência de lianas grandes em árvores pequenas pode ser decorrente do fato de lianas muitas vezes sobreviverem à queda de seu forófito (Fisher & Ewers, 1991; Nogueira, 2006) e acabarem se apoiando em uma árvore menor que se encontrava abaixo do forófito que caiu. As lianas que sobrevivem à queda de seu forófito podem formar também emaranhados de sarmentos sobre o solo nas eco-unidades de clareira e em reorganização e limitar o crescimento e o desenvolvimento das árvores do local (Schnitzer et al., 2005). Essas características das lianas poderiam explicar o baixo valor do coeficiente de explicação (r^2) que encontramos para a reta da correlação entre as biomassas, indicando que há uma tendência de lianas grandes ocorrerem em árvores grandes, mas todas as outras possibilidades também são observadas.

4.4. A biomassa de lianas está negativamente correlacionada com a abundância de certos tipos arbórescentes?

Apesar de a palmeira *Euterpe edulis* Mart. ser a espécie de maior índice de valor de importância sociológica na Floresta Ombrófila Densa Atlântica (Sanchez et al., 1999; Reis et al., 2000; Rochelle & Martins n. publ.), não encontramos qualquer correlação da abundância de palmeiras e samambaias com a abundância e a biomassa das lianas. De fato, observamos lianas escalando algumas palmeiras. Esses resultados contrariam observações de outros autores em outros sítios, que atestaram a menor abundância e biomassa de lianas em locais com mais palmeiras (Putz, 1984b; Nogueira, 2006; Nesheim & Økland, 2007). Em face desses resultados

conflitantes, achamos que a co-existência entre lianas e formas não-arbóreas ainda não está suficientemente esclarecida e sugerimos a realização de mais estudos.

5. Conclusões

A estimativa da AGB nas florestas tropicais inclui desvios que decorrem de erros na medição das plantas, de esforços amostrais diferentes usados por diferentes autores e de uso de modelos alométricos diferentes (Chave et al., 2004). Além desses desvios, a estimativa da biomassa das lianas inclui erros conceituais, pois não se observa homogeneidade entre os diferentes autores quanto ao que eles consideram uma liana, havendo ora inclusão ora exclusão das hemi-epífitas. A essa heterogeneidade de uso do conceito de liana soma-se a dificuldade de medir seu comprimento e de individualizar cada liana. A maioria dos trabalhos não especifica a inclusão ou exclusão de hemi-epífitas na amostragem (Cummings et al., 2002; Nascimento & Laurance, 2002; DeWalt & Chave, 2004; Nogueira, 2006), dificultando metanálises. Em decorrência desses desvios, a estimativa da contribuição das lianas para a TAGB varia amplamente entre 0.2% e 13.7% nos Neotrópicos (Sarmiento et al., 2005). Deve-se considerar que o uso de um único algoritmo para o cálculo da biomassa de lianas pode causar a subestimação das lianas de pequeno calibre e a superestimação das lianas de maior calibre, dificultando os estudos comparativos (Nogueira, 2006). Apesar desses problemas, consideramos que valores diferentes de biomassa calculados em diferentes locais por diferentes autores, embora possam não ser valores exatos, expressam tendências de variáveis geográficas e climáticas que apontam diferenças reais entre os diferentes sítios florestais. De modo geral, nossos resultados concordaram com van der Heijden & Phillips (2008), que destacaram a grande importância da estrutura florestal para a variação da comunidade de lianas, apesar da influência das variáveis climáticas e geográficas.

Dada a pequena contribuição das lianas para a TAGB de florestas tropicais, seu papel no ciclo biogeoquímico do carbono poderia ser considerado relativamente pouco importante. Porém, sua presença pode atuar como um importante fator no sequestro de carbono atmosférico (Körner, 2004; Phillips et al., 2005). As lianas possuem crescimento em diâmetro mais lento do que as árvores (Putz, 1990). Mas há maior conversão da biomassa adquirida através de crescimento em comprimento e produção foliar (Selaya & Anten, 2008). Seu papel indireto é também muito importante, pois podem causar maior mortalidade das árvores, implicando em posterior

diminuição na alocação de biomassa (Granados & Körner, 2002; Körner, 2004; Feeley et al., 2007).

Nossos resultados apontam a importância da sazonalidade da precipitação e da isothermalidade para os valores de biomassa aérea de lianas em escala continental. Segundo o IPCC (2007), devido ao acúmulo dos gases de efeito estufa, é provável que os períodos de seca serão mais frequentes e prolongados em regiões com sazonalidade de precipitação e médias latitudes, e grande possibilidade de ocorrerem eventos drásticos de precipitação (ciclones e tempestades) em áreas tropicais úmidas e de maiores latitudes. Considerando as áreas estacionais, podemos acreditar que as lianas serão favorecidas nesse cenário, por possuírem crescimento mais conspícuo em estações secas (Schnitzer, 2005). Para as áreas tropicais úmidas, eventos meteorológicos drásticos poderão ter maior frequência. Após a ocorrência de furacões as lianas excedem os valores de densidade encontrados anteriores ao evento, com queda inicial em suas populações (Allen et al., 2005). O aumento da densidade das lianas também pode ser decorrente da maior concentração de carbono atmosférico (Phillips et al., 2002), e do aumento na mortalidade arbórea provocada pela maior abundância de lianas, o que torna um ciclo de retorno positivo (positive feedback loop) para elas (Wright et al., 2004). Porém, chamamos a atenção para a importância das variáveis biogeográficas das espécies arbóreas, pois as lianas podem ser beneficiadas pela presença de espécies arbóreas caducifólias e semicaducifólias, que permitem maior entrada de luz durante a estação seca. Além da mudança da estrutura florestal, decorrente das mudanças climáticas e antrópicas, que também pode beneficiar a sinúsia de lianas nas florestas.

O valor de LAGB dentro de uma floresta depende da existência de suportes potencialmente adequados. Como as lianas grandes são as maiores contribuintes de LAGB e como estão associadas a árvores de grande biomassa, a abundância de grandes árvores na floresta seria uma variável importante para a biomassa aérea de lianas. A partir dos nossos resultados que apontaram a relação significativa entre as biomassas individuais de árvores e lianas, a relação não significativa entre os valores de LAGB e AAGB locais, a agregação de grandes árvores e a não agregação de grandes lianas, podemos concluir que a presença de grandes árvores é fundamental para o maior valor de LAGB, pois permite a existência de grandes lianas, mas a existência de grandes árvores não necessariamente decorre em maior valor de LAGB. Portanto, destacamos

que a susceptibilidade das árvores à escalada das lianas é um fator que acarretaria em maior abundância e biomassa de lianas nas florestas tropicais.

Agradecimentos

Este trabalho foi parcialmente financiado pela Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo (FAPESP) no âmbito do Projeto Temático Gradiente Funcional (Processo 03/12595-7), que integra o Programa BIOTA/FAPESP - O Instituto Virtual da Biodiversidade (www.biota.org.br), Autorização COTEC/IF 41.065/2005 e autorização IBAMA/CGEN 093/2005. Agradecemos André L.C. Rochelle, Luciana F. Alves e Simone A. Vieira por disponibilizarem os dados referentes às árvores da área e a CAPES pela Bolsa de mestrado concedida ao primeiro autor.

Referências Bibliográficas

- Allen BP, Sharitz RR, Goebel PC (2005) Twelve years post-hurricane liana dynamics in an old-growth southeastern floodplain forest. *Forest Ecology and Management* 218: 259-269.
- Ayres M, Ayres Jr M, Ayres DL, dos Santos AS (2007) BioEstat 5.0: aplicações estatísticas nas áreas das ciências biológicas e médicas. Sociedade Civil Mamirauá. <<http://www.mamiraua.org.br/noticias.php?cod=3>>
- Ballée W, Campbell DG. 1990. Evidence for the successional status of liana forest (Xingu river basin, Amazonian Brazil). *Biotropica* 22:36–47.
- Begon M, Townsend CR, Harper JL (2006). *Ecology – from individuals to Ecosystems*. Blackwell Publishing. 4th Ed. United Kingdom.
- Campanello PI, Garibaldi JF, Gatti MG, Goldstein G (2007) Lianas in a subtropical Atlantic Forest: Host preference and tree growth. *Forest Ecology and Management* 242: 250-259.
- Chave J (2005) *Ecologie des communautés en forêt tropicale*. Mémoire pour le Diplôme d'Habilitation à Diriger des Recherches. Laboratoire Evolution et Diversité Biologique CNRS - Université Paul Sabatier, France.
- Chave J, Andalo C, Brown S, Cairns MA, Chambers JQ, Eamus D, Fölster H, Fromard F, Higuchi N, Kira T, Lescure JP, Nelson BW, Ogawa H, Puig H, Riéra B, Yamakura T (2005) Tree allometry and improved estimation of carbon stocks and balance in tropical forests. *Oecologia* 145: 87-99.
- Chave J, Condit R, Aguilar S, Hernandez A, Lao S, Perez R (2004) Error propagation and scaling for tropical forest biomass estimates. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B* 359: 409–420.
- Chittibabhu CV, Parthasarathy N (2001) Liana Diversity and host relationships in a tropical evergreen forest in the Indian Eastern Ghats. *Ecological Research* 16: 519-529.
- Clark DB, Clark DA (1990) Distribution and Effects on Tree Growth of Lianas and Woody Hemiepiphytes in a Costa Rican Tropical Wet Forest. *Journal of Tropical Ecology* 6(3): 321-331.
- Cummings DL, JB Kauffman, DL Perry, RF Hughes (2002) Aboveground biomass and structure of rainforests in the Southwestern Brazilian Amazon. *Forest Ecology and Management* 163: 293-307.

- Darwin C (1867) On the movements and habitats of climbing plants. *Journal of Linnean Society (Botany)* 9: 1-118.
- DeWalt SJ, Chave J (2004) Structure and biomass of four lowland neotropical forests. *Biotropica* 36: 7-19.
- DeWalt SJ, Schnitzer SA, Denslow JS (2000) Density and diversity of lianas along a chronosequence in a central Panamanian lowland forest. *Journal of Tropical Ecology* 16: 1-19.
- Dillenburg LR, Teramura AH, Forseth IN, Whigham DF (1995) Photosynthetic and biomass responses of *Liquidambar styraciflua* (Hamamelidaceae) to vine competition. *American Journal of Botany* 82:454–461.
- Doak D, Pollock J, Rose A, Knowlton J, Booth M, Parker I (2007) Statistical/modeling tools for design and analysis of conservation monitoring data. Available in: <http://bio.research.ucsc.edu/people/doaklab/natconserv/index.html>
- Feeley KJ, Davies SJ, Ashton PS, Bunyavejchewin S, Supardi MNN, Kassim AR, Tan S, Chave J (2007) The role of gap phase processes in the biomass dynamics of tropical forests. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B: Biological Sciences* 274 (1627): 2857-2864.
- Fisher JB, Ewers FW (1991) Structural responses to stem injury in vines. In: Putz FE, Mooney HA (eds.). *The Biology of Vines*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 99-124.
- Gehring C, Park S, Denich M (2004) Liana allometric biomass equations for Amazonian primary and secondary forest. *Forest Ecology and Management* 195:69-83.
- Gentry AH (1991) The distribution and evolution of climbing plants. Pp. 3-49 in Putz FE, Mooney HA (eds). *The biology of vines*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Gerwing JJ, Farias DL (2000). Integrating liana abundance and forest stature into an estimate of aboveground biomass for an eastern Amazonian forest. *Journal of Tropical Ecology* 16: 327–336.
- Gerwing JJ (2002) Degradation of forests through logging and fire in the eastern Brazilian Amazon *Forest Ecology and Management* 157(1):131-141.
- Gerwing JJ, Schnitzer SA, Burnham RJ, Bongers F, Chave J, DeWalt SJ, Ewango, CEN, Foster R, Kenfack D, Martínez-Ramos M, Parren M, Parthasarathy N, Pérez-Salicrup DR, Putz FE, Thomas DW (2006) A standard protocol for liana censuses. *Biotropica* 38: 256–261.

- Graham EA, Mulkey SS, Kitajima K, Phillips NG, Wright SJ (2003) Cloud cover limits net CO₂ uptake and growth of a rainforest tree during tropical rainy seasons. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA* 100:572–576.
- Granados J, Körner C (2002) In deep shade, elevated CO₂ increases the vigor of tropical climbing plants. *Global Change Ecology* 8(11): 1109-1117.
- Haase P (2002). ECD 2.0 - Ecological Climate Diagrams (cf. H. Walter). Available in <http://haasep.homepage.t-online.de/firm_ecd.htm>
- Hartshorn GS (1978) Tree falls and tropical forest dynamics. Pp.617-637 in: Tomlinson PB, Zimmermann MH (eds.) *Tropical trees as living systems*. Cambridge University Press, New York.
- Hegarty EE, Caballé G (1991) Distribution and abundance of vines in forest communities. Pp 313-335 in Putz FE, Mooney HA (eds). *The biology of vines*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Hijmans RJ, Guarino L, Jarvis A, O'Brien R, Mathur P, Bussink C, Cruz M, Barrantes I, Rojas E (2005) DIVA-GIS version 5.2 – A Geographic Information System for the analysis of species distribution data.
- IBGE - Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística (1990) *Geografia do Brasil – Região Sul*. Fundação Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística, Rio de Janeiro.
- IPCC - International Panel on Climate Change (2007) *Climate change 2007: Synthesis report*. IPCC Plenary XXVII. Valencia, Espanha.
- Joly CA, Martinelli LA, Alves LF, Vieira SA, Tamashiro JY, Aida MPM, Camargo PB, Assis MA, Bernacci LC (no prelo) As parcelas permanentes do Projeto Temático BIOTA Gradiente Funcional: Composição florística, estrutura e funcionamento da Floresta Ombrófila Densa dos núcleos Picinguaba e Santa Virgínia do Parque Estadual da Serra Mar, São Paulo, Brasil. In: Sanqueta CR (Ed). *Parcelas Permanentes nos Biomas Mata Atlântica e Pampa*. Brasília, Ministério do Meio Ambiente.
- Körner C (2004) Through enhanced tree dynamics carbon dioxide enrichment may cause tropical forests to lose carbon. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* B 359: 493–498.

- Laurance WF, Pérez-Salicrup D, Delamônica P, Fearnside PM, D'Angelo S, Jerozolinski A, Pohl L, Lovejoy TE (2001) Rain Forest Fragmentation and the structure of amazonian liana communities. *Ecology* 82 (1): 105-116.
- Legendre P, Fortin MJ (1989) Spatial pattern and ecological analysis. *Vegetatio* 80: 107-138.
- Londré RA, Schnitzer SA (2006). The distribution of lianas and their change in abundance in temperate forests over the past 45 years. *Ecology* 87(12): 2973-2978.
- Malhi Y, Grace J (2000) Tropical forests and atmospheric carbon dioxide. *Trends in Ecology and Evolution* 15:332-337.
- Malizia A, Grau HR (2006) Liana-Host tree associations in a subtropical montane forest of north-western Argentina. *Journal of Tropical Ecology* 22: 331-339.
- Miles L, Grainger A, Phillips O (2004). The impact of global change on tropical forest biodiversity in Amazonia. *Global Ecology and Biogeography* 13: 553-565.
- Molina-Freaner F, Castillo Gámez R, Tinoco-Ojanguren C, Castellanos A (2004) Vine species diversity across environmental gradients in northwest Mexico. *Biodiversity and Conservation* 13: 1853–1874.
- Moran PAP (1950) Notes on continuous stochastic phenomena. *Biometrika* 37: 17-23.
- Moreira-Burger D, Delitti WBC (1999). Fitomassa epígea da mata ciliar do rio Moji-Guaçu, Itapira, São Paulo. *Revista Brasileira de Botânica* 22(3): 429-435.
- Morellato LPC, Haddad CFB (2000) Introduction: The Brazilian Atlantic Forest. *Biotropica* 32(4):786-792.
- Murphy FG, Lugo AE (1986). Ecology of tropical dry forest. *Annual Review of Ecology and Systematics* 17: 67-88.
- Myers N, Mittermeier RA, Mittermeier CG, Fonseca GAB, Kent J (2000) Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403: 852-858.
- Nabe-Nielsen J (2001) Diversity and distribution of lianas in a Neotropical rain forest, Yasuni National Park, Ecuador. *Journal of Tropical Ecology* 17:1-19.
- Nascimento HE, Laurance WL (2002) Total aboveground biomass in central Amazonian rainforests: a landscape-scale study. *Forest Ecology and Management* 168: 311-321.
- Nascimento MT, Barbosa RI, Villela DM, Proctor J (2007) Above-ground biomass changes over an 11-year period in an Amazon monodominant forest and two other lowland Forests. *Plant Ecology* 192:181-191.

- Nesheim I, Økland RH (2007) Do vine species in neotropical forests see the forest or the trees? *Journal of Vegetation Science* 18: 395-404.
- Ni J, Sykes MT, Prentice IC, Cramer W (2000) Modelling the vegetation of China using the process-based equilibrium terrestrial biosphere model BIOME3. *Global ecology and Biogeography* 9(6): 463-479.
- Nogueira A (2006) Variação da densidade, área basal e biomassa de lianas em 64 km² de floresta de terra-firme na Amazônia Central. Dissertação, INPA.
- Oliveira Filho AT, Fontes MAL (2000) Patterns of floristic differentiation among Atlantic forest in south-eastern Brazil, and the influence of climate. *Biotropica* 32, 793–810.
- Ozanne CMP, Anhuif D, Boulter SL, Keller M, Kitching RL, Körner C, Meinzer FC, Mitchell AW, Nakashizuka T, Silva Dias PL, Stork NE, Wright SJ, Yoshimura M (2003) Biodiversity meets the atmosphere: a global view of forest canopies. *Science* 301: 183–186.
- Parthasarathy N, Muthuramkumar S, Reddy MS (2004) Patterns of liana diversity in tropical evergreen forests of peninsular India. *Forest Ecology and Management* 190: 15–31.
- Peixoto AL, Gentry AH (1990) Diversidade e composição florística da mata de tabuleiro na Reserva Florestal de Linhares (Espírito Santo, Brasil). *Revista Brasileira de Botânica*. 13:19-25
- Peñalosa J (1984) Basal branching and vegetative spread in two tropical rain forest lianas. *Biotropica* 16, 1-9.
- Pérez-Salicrup DR, de Meijere W (2005) Number of lianas per tree and number of trees by lianas at Los Tuxtlas, Mexico. *Biotropica* 37: 153-156.
- Pérez-Salicrup DR, Sork VL, Putz FE (2001) Lianas and Trees in a Liana Forest of Amazonian Bolivia. *Biotropica* 33(1):34–47.
- Phillips OL, Malhi Y, Higuchi N, Laurance WF, Nunez PV, Vasquez RM, Laurance SG, Ferreira LV, Stern M, Brown S, Grace J. (1998) Changes in the carbon balance of tropical forests: evidence from long-term plots. *Science* 282:439–442.
- Phillips OL, Martínez RV, Arroyo L, Baker TR, Killeen T, Lewis SL, Malhi Y, Monteagudo Mendoza AM, David Neillq D, Vargas PN, Alexiades M, Cero'n C, Di Fiore A, Erwinck T, Jardim A, Palacios W, Saldias M, Vinceti B (2002) Increasing dominance of large lianas in Amazonian forests. *Nature* 418:770-774.

- Phillips OL, Martinez RV, Mendonza AM, Baker TR, Vargas PN (2005) Large lianas as hyperdynamic elements of the tropical forest canopy. *Ecology* 86: 1250-1258.
- Putz FE (1980) Lianas vs. trees. *Biotropica* 12: 224-225.
- Putz FE (1983) Liana biomass and leaf area of a tierra firme forest in the Rio Negro basin, Venezuela. *Biotropica* 15: 185-89.
- Putz FE (1984a) The natural history of lianas on Barro Colorado Island, Panama. *Ecology* 65:1713-1724.
- Putz FE (1984b) How trees avoid and shed lianas. *Biotropica* 16(1): 19-23.
- Putz FE, Chai P (1987) Ecological studies of lianas in Lambir national park, Sarawak, Malaysia. *Journal of Ecology* 75: 523-531.
- Putz FE (1990) Liana stem diameter growth and mortality rates on Barro Colorado Island, Panama. *Biotropica* 22(1): 103-105.
- Putz FE, Holbrook NM (1991) Biomechanical studies of vines. Pp. 73-97 in: Putz FE, Mooney HA (eds.). *The Biology of Vines*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Reis MS, Fantini AC, Nodari RO, Reis A, Guerra MP, Mantovani A (2000) Management and Conservation of Natural Populations in Atlantic Rain Forest: The Case Study of Palm Heart (*Euterpe edulis* Martius). *Biotropica* 32(8b): 894-902.
- Richards PW (1998) *The Tropical Rain Forest*. Cambridge University Press, Cambridge, 2nd Edition. p 126-135.
- Rizzini CT (1979) *Tratado de Fitogeografia do Brasil*. Editora Universidade de São Paulo, São Paulo.
- Rochelle ALC, Alves LF, Vieira SA, Martins FR (n. publ.) Microtopography and tree biomass in a stand of the Atlantic Forest in Southeastern Brazil.
- Rochelle ALC, Martins FR (n. publ.) Estrutura e Diversidade da Comunidade Arbórea de um trecho da Floresta Ombrófila Densa Submontana, no Parque Estadual da Serra do Mar, município de Ubatuba, estado de São Paulo.
- Rolim SG, Jesus RM, Nascimento HEM, Couto HTZ, Chambers JQ (2005) Biomass change in an Atlantic tropical moist forest: the ENSO effect in permanent sample plots over a 22-year period. *Oecologia* 142:238-246.
- Rosenberg MS (2007) *PASSAGE*. Pattern analysis, spatial statistics, and geographic exegesis Version 2.0.5.14. Department of Biology, Arizona State University, Tempe, AZ.

- Ross JLS (1996) Geografia do Brasil. Editora da Universidade de São Paulo, São Paulo.
- Saatchi SS, Houghton RA, dos Santos Alvalá RC, Soares JV, Yu Y (2007) Distribution of aboveground live biomass in the Amazon basin. *Global Change Biology* 13: 816-837.
- Sanchez M, Pedroni F, Leitão-Filho HF, Cesar O (1999) Composição florística de um trecho de floresta ripária na Mata Atlântica em Picinguaba, Ubatuba, SP. *Revista Brasileira de Botânica* 22(1):31-42.
- Sanchez-Lacerda M (2001) Composição Florística e Estrutura da comunidade arbórea num gradiente altitudinal da Mata Atlântica. Tese Doutorado Unicamp.
- Sarmiento G, Pinillos M, Garay I (2005) Biomass variability in tropical American lowland rainforests. *Ecotropicos* 18:1-20.
- Saxon E, Baker B, Hargrove W, Hoffman F, Zganjar C (2005) Mapping environments at risk under different global climate change scenarios. *Ecology Letters* 8(1): 53-60.
- Scarano, FR (2002) Structure, function and floristic relationships of plant communities in stressful habitats marginal to the Brazilian Atlantic rain forest. *Annals of Botany* 90: 517-524.
- Schaffers AP (2002) Soil, biomass, and management of semi-natural vegetation. Part II. Factors controlling species diversity. *Plant Ecology* 158: 247–268.
- Schnitzer SA (2005) A mechanistic explanation for global patterns of liana abundance and distribution. *The American Naturalist* 166:262–276.
- Schnitzer SA, Bongers F (2002) The ecology of lianas and their role in forests. *Trends in Ecology and Evolution* 17(5):223-230.
- Schnitzer SA, Dalling JW, Carson WP (2000) The impact of lianas on tree regeneration in tropical forest canopy gaps: evidence for an alternative pathway of gap-phase regeneration. *Journal of Ecology* 88(4): 655-666.
- Schnitzer SA, DeWalt SJ, Chave J (2006) Censusing and Measuring Lianas: A Quantitative Comparison of the Common Methods. *Biotropica* 38(5): 581-591.
- Schnitzer SA, Kuzee ME, Bongers F (2005) Disentangling above- and below-ground competition between lianas and trees in a tropical forest. *Journal of Ecology* 93(6): 1115-1125
- Selaya NG, Anten NPR (2008) Differences in biomass allocation, light interception and mechanical stability between lianas and trees in early secondary tropical forest. *Functional Ecology* 22(1): 30-39.

- Shepherd GJ (1996) Fitopac – Manual do usuário. Departamento de Botânica. Unicamp. Campinas.
- Sokal RR, Rohlf FJ (1995) Biometry: the principles and practice of statistics in biological research. W.H. Freeman. 3rd Ed., New York.
- Stevens GC (1987) Lianas as structural parasites: The *Bursera simaruba* example. Ecology, 68(1): 77-81.
- van der Heijden GMF, Phillips OL (2008) What controls liana success in Neotropical forests? Global Ecology and Biogeography 17: 372-383.
- Vieira SA, Camargo PB, Selhorst D, Silva R, Hutyrá L, Chambers JQ, Brown IF, Higuchi N, Santos J, Wofsy SC, Trumbore SE, Martinelli LA (2004) Forest structure and carbon dynamics in Amazonian tropical rain forests. Oecologia 140: 468-479.
- Vieira SA, Alves L.F, Aïdar MPM, Araújo LS, Baker T, Batista JLF, Campos MCR, Camargo PB, Chave J, Delitti WB, Higuchi N, Honório E, Joly CA, Keller M, Martinelli LA, de Mattos EA, Metzker T, Phillips O, Santos FAM, Shimabukuro MT, Silveira M, Trumbore SE (2008) Estimation of biomass and carbon stocks: the case of the Atlantic Forest. Biota Neotropica 8(2): 21-29. Available in: <<http://www.biotaneotropica.org.br/v8n2/pt/fullpaper?bn00108022008+en>>
- Veloso HP, Rangel-Filho ALR, Lima JCA (1991) Classificação da vegetação brasileira, adaptada a um sistema universal. Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística, Rio de Janeiro.
- Wright SJ (1996) Phenological responses to seasonality in tropical forest plants. Pp 440–460 in Mulkey SS, Chazdon RL and Smith AP (eds) Tropical forest plant ecophysiology. Chapman & Hall, New York.
- Wright SJ, Calderón O, Hernández A, Paton S (2004) Are lianas increasing in importance in tropical forests? A 17-year record from Panama. Ecology 85(2): 484-489.
- Wright SJ, van Schaik CP (1994). Light and the Phenology of Tropical Trees. The American Naturalist 143(1): 192-199.

Tabela 1 – Estudos incluídos em nossas análises sobre a região Neotropical. Estudo - A: Putz (1983); B: Gerwing & Farias (2000); C: Cummings et al. (2002); D: Nascimento & Laurance (2002); E: DeWalt & Chave (2004); F: Nogueira (2006); G: Moreira-Burger & Delitti (1999); H: este trabalho. Equação - equação utilizada para o cálculo da biomassa de lianas. Lianas – critério de amostragem (Escand.: não foram consideradas as lianas eretas). Amostragem - método de amostragem (n.c.) não contígua e (c.) contígua; Área total (em hectares – ha). *Trabalhos que não incluíram hemi-epífitas (nos demais trabalhos os autores não informaram se as hemi-epífitas foram ou não incluídas).

Estudo	Equação	Lianas	Amostragem	Área total
A*	Putz 1983	Altura $\geq 2\text{m}$	20 parcelas 100 m ² (n.c.)	0.2 ha
B*	Gerwing & Farias 2000	Altura $\geq 2\text{m}$	30 parcelas 100 m ² (n.c.)	0.3 ha
C	Putz 1983	Altura $\geq 1.37\text{m}$	35 parcelas 2 x 10 m (n.c.) em 20 locais	1.4 ha
D	Putz 1983	A ($1 \leq \text{DAP} < 2\text{ cm}$) B ($\text{DAP} \geq 2\text{cm}$)	A: 13 parcelas 25 m ² (n.c.); B: 20 parcelas 1 ha (n.c.)	A: 0.325 ha B: 20 ha
E	DeWalt & Chave 2004	Escand. $\text{DAP} \geq 0.5\text{ cm}$	6 transecções 10 x 50 m (n.c.) em 4 florestas A: 40 transecções 10 x 250 m (n.c.);	1.5 ha cada floresta A: 10 ha
F	Putz 1983	A ($1 \leq \text{DAP} < 5\text{cm}$) B ($\text{DAP} \geq 5\text{cm}$)	B: 40 transecções 40 x 250 m (n.c.)	B: 40 ha
G	Método Destrutivo	Todas	12 parcelas 25 m ² (n.c.)	0.3 ha
H*	Schnitzer et al. 2006	Escand. $\text{DAP} \geq 1\text{ cm}$	100 parcelas 100 m ² (c.)	1 ha

Tabela 2 – Resultados da análise de regressão múltipla passo a passo com eliminação de variáveis. Valores absolutos da biomassa aérea de lianas (variável-resposta) foram testados contra as variáveis: SP: sazonalidade da precipitação; PAT: pluviosidade anual; Alt: altitude; ISO: índice isotérmico; Lat: latitude; Long: Longitude; VTA: amplitude térmica anual. r^2 : Coeficiente de determinação da regressão; Variação r^2 : variação do coeficiente de determinação da regressão após a eliminação da variável; GL: graus de liberdade F: valor da regressão; p-valor: Para valores significativos $p < 0.05$; QM Erro: Quadrado médio para o erro.

Variáveis preditoras	r^2	Variação r^2	GL	F	p-valor	QM Erro	Variável Eliminada
SP, ISO, Lat, PAT, VTA, Alt, Long	93.37%	93.37%	7.9	6.0331	0.084	0.0153	---
SP, ISO, Lat, PAT, VTA, Long	93.12%	-0.25%	6.9	9.0211	0.028	0.0119	Alt
SP, ISO, Lat, PAT, Long	74.21%	-18.91%	5.9	2.877	0.135	0.0356	VTA
SP, ISO, Lat, Long	67.03%	-7.17%	4.9	3.0503	0.108	0.0379	PAT
SP, ISO, Long	53.88%	-13.15%	3.9	2.726	0.123	0.0455	Lat
SP, ISO	53.02%	-0.86%	2.9	4.5147	0.048	0.0405	Long
SP	19.40%	-33.63%	1.9	2.1656	0.173	0.0618	ISO

Tabela 3 – Resultados da análise de regressão múltipla passo a passo com inclusão de variáveis. Valores absolutos da biomassa aérea de lianas (variável-resposta) foram testados contra as variáveis: SP: sazonalidade da precipitação; PAT: pluviosidade anual; Alt: altitude; ISO: índice isotérmico; Lat: latitude; Long: Longitude; VTA: amplitude térmica anual. r^2 : Coeficiente de determinação da regressão; Variação r^2 : variação do coeficiente de determinação da regressão após a eliminação da variável; GL: graus de liberdade F: valor da regressão; p-valor: Para valores significativos $p < 0.05$; QM Erro: Quadrado médio para o erro.

Variáveis preditoras	r^2	Variação r^2	GL	F	p-valor	QM Erro	Variável Incluída
SP	19.40%	19.40%	1,9	2.1656	0.1731	0.0618	SP
ISO, SP	53.02%	33.63%	2,8	4.5147	0.0482	0.0405	ISO
ISO, SP, Long	53.88%	0.86%	3,7	2.726	0.1239	0.0455	Long
ISO, SP, Long Lat	67.03%	13.15%	4,6	3.0503	0.1081	0.0379	Lat
ISO, SP, Long Lat, PAT	74.21%	7.17%	5,5	2.877	0.1357	0.0356	PAT
ISO, SP, Long Lat, PAT, VTA	93.12%	18.91%	6,4	9.0211	0.0283	0.0119	VTA
ISO, SP, Long Lat, PAT, VTA, Alt	93.37%	0.25%	7,3	6.0331	0.0844	0.0153	Alt

Tabela 4 – Resultados da análise de regressão múltipla passo a passo com eliminação de variáveis. Valores relativos da biomassa de lianas (em relação à biomassa aérea total) foram testados contra as variáveis SP: sazonalidade da precipitação; PAT: pluviosidade anual; Alt: altitude; ISO: índice isotérmico; Lat: latitude; Long: Longitude; VTA: amplitude térmica anual. r^2 : Coeficiente de determinação da regressão; Variação r^2 : variação do coeficiente de determinação da regressão após a eliminação da variável; GL: graus de liberdade F: valor da regressão; p-valor: Para valores significativos $p < 0.05$; QM Erro: Quadrado médio para o erro.

Variáveis preditoras	r^2	Variação r^2	GL	F	p-valor	QM Erro	Variável Eliminada
SP, ISO, Lat, PAT, VTA, Alt, Long	90.02%	90.02%	7.9	3.8659	0.146	0.0286	---
SP, ISO, Lat, PAT, Alt, Long	77.13%	-12.89%	6.9	2.2487	0.225	0.0491	VTA
SP, ISO, PAT, Alt, Long	52.94%	-24.20%	5.9	1.1247	0.450	0.0808	Lat
SP, PAT, Alt, Long	25.94%	-26.99%	4.9	0.5254	0.723	0.106	ISO
SP, Alt, Long	23.56%	-2.38%	3.9	0.7192	0.573	0.0938	PAT
SP, Alt	22.62%	-0.94%	2.9	1.1693	0.359	0.0831	Long
SP	21.50%	-1.12%	1.9	2.465	0.148	0.0749	Alt

Tabela 5 – Resultados da análise de regressão múltipla passo a passo com inclusão de variáveis. Valores relativos da biomassa de lianas (em relação à biomassa aérea total) foram testados contra as variáveis SP: sazonalidade da precipitação; PAT: pluviosidade anual; Alt: altitude; ISO: índice isotérmico; Lat: latitude; Long: Longitude; VTA: amplitude térmica anual. r^2 : Coeficiente de determinação da regressão; Variação r^2 : variação do coeficiente de determinação da regressão após a eliminação da variável; GL: graus de liberdade F: valor da regressão; p-valor: Para valores significativos $p < 0.05$; QM Erro: Quadrado médio para o erro.

Variáveis preditoras	r^2	Variação r^2	GL	F	p-valor	QM Erro	Variável Incluída
SP	21.50%	21.50%	1,9	2.465	0.1485	0.0749	SP
SP, Alt	22.62%	1.12%	2,8	1.1693	0.3595	0.0831	Alt
SP, Alt, Long	23.56%	0.94%	3,7	0.7192	0.5733	0.0938	Long
SP, Alt, Long, PAT	25.94%	2.38%	4,6	0.5254	0.7236	0.106	PAT
SP, Alt, Long, PAT, ISO	52.94%	26.99%	5,5	1.1247	0.4503	0.0808	ISO
SP, Alt, Long, PAT, ISO, Lat	77.13%	24.20%	6,4	2.2487	0.2254	0.0491	Lat
SP, Alt, Long, PAT, ISO, Lat, VTA	90.02%	12.89%	7,3	3.8659	0.1467	0.0286	VTA

Tabela 6 – Levantamentos de LAGB feitos nos Neotrópicos. A: Putz (1983); B: Gerwing & Farias (2000); C: Cummings et al. (2002); D: Nascimento & Laurance (2002); E: DeWalt & Chave (2004); F: Nogueira (2006); G: Moreira-Burger & Delitti (1999); H: Este trabalho.

Referência	País, Local	LAGB (Mg.ha ⁻¹)	LAGB/TAGB (%)
A	Venezuela, Amazonas	15.7	4.5
B	Brasil, Paragominas	43	13.7
C	Brasil, Rondônia	0.5	0.2
D	Brasil, Km 41	8.3	2.1
E1	Costa Rica, La Selva	8.0 ± 8.0	3.4
E2	Brasil, Manaus	11.9 ± 6.2	4.4
E3	Peru, Manu National Park	15.0 ± 10.6	3.8
E4	Panamá, Barro Colorado	17.2 ± 5.3	8.0
F	Brasil, Manaus	6.3 ± 2.1	1.9
G	Brasil, Itapira	15.1	11.33
H	Brasil, Ubatuba	6.797	2.23

Tabela 7 – Valores de correlação com os testes de Mantel e Mantel Parcial (*), mantendo os valores de distância geográfica entre as parcelas. TAGB: biomassa aérea total; LAGB: biomassa aérea de lianas; AAGB: biomassa aérea de árvores; Árvores: abundância total de árvores; Lianas: abundância total de lianas; Lianas A: lianas de pequeno diâmetro (1 cm<DAP≤2.5 cm); Lianas B: lianas de diâmetro intermediário (2.5 cm <DAP≤5 cm); Lianas C: lianas de grande diâmetro (DAP≥5 cm); Sem fuste: abundância de palmeiras e samambaias; Árvores A: árvores de grande pequeno diâmetro (4.8 cm<DAP<15 cm); Árvores B: árvores de diâmetro intermediário (15 cm≤DAP<30); Árvores C: árvores de grande diâmetro (DAP≥30 cm). Valores em **negrito** foram significativos (p(bicaudal)<0.05)

	TAGB	LAGB	AAGB	Árvores	Lianas	Lianas A	Lianas B	Lianas C	Sem Fuste	Árvores A	Árvores B
LAGB	0.00567	---									
LAGB*	0.00558	---									
AAGB	0.99502	0.05059	---								
AAGB*	0.99502	0.04984	---								
Árvores	0.2353	-0.10749	0.22721	---							
Árvores*	0.2353	-0.10827	0.22654	---							
Lianas	0.05884	0.28549	0.06279	0.05670	---						
Lianas*	0.05855	0.28521	0.06254	0.05543	---						
Lianas A	0.09015	0.22593	0.10429	0.14095	0.78352	---					
Lianas A*	0.09061	0.22685	0.10469	0.14446	0.78396	---					
Lianas B	0.04554	0.15139	0.03947	0.02983	0.53648	0.18727	---				
Lianas B*	0.04416	0.14931	0.03829	0.02199	0.53674	0.18879	---				
Lianas C	0.02548	0.35711	0.01841	-0.03848	0.43419	0.19272	0.35492	---			
Lianas C*	0.02509	0.35676	0.01807	-0.04104	0.43406	0.19308	0.35459	---			
Sem Fuste	-0.00485	-0.01371	-0.00688	0.04637	-0.0462	-0.01504	-0.03766	-0.02239	---		
Sem Fuste*	-0.00412	-0.01249	-0.00625	0.05083	-0.0458	-0.01560	-0.03569	-0.02187	---		
Árvores A	0.04866	-0.09699	0.05473	0.75544	0.03039	0.12143	0.00101	-0.06697	0.04033	---	
Árvores A*	0.04690	-0.10065	0.05327	0.75370	0.02940	0.12330	-0.00412	-0.06861	0.04303	---	
Árvores B	0.15533	-0.04235	0.15743	0.25760	0.05759	0.38336	0.06433	0.05601	-0.00687	0.08936	---
Árvores B*	0.15371	-0.04710	0.15618	0.24663	0.05645	0.35327	0.05783	0.05445	-0.00343	0.08106	---
Árvores C	0.55230	0.01277	0.55854	0.14184	0.02704	0.02007	0.04395	0.02462	-0.01974	-0.01490	0.06830
Árvores C*	0.55208	0.01049	0.55842	0.13562	0.02631	0.02114	0.04047	0.02366	-0.01797	-0.01973	0.06233

ESTAÇÃO EXPERIMENTAL UBATUBA,
IAC (23°20'S, 45°03'W, 08m)

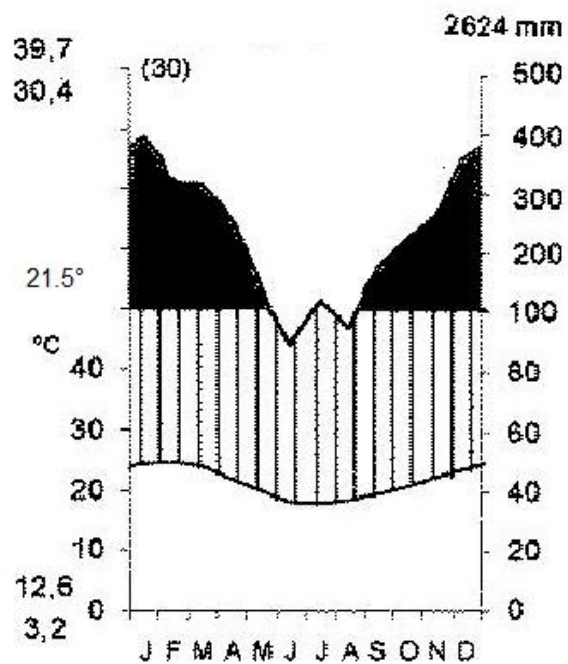


Figura 1 – Diagrama Climático de Walter para Ubatuba (6 km da área de estudo). Começando a partir de janeiro. (Imagem Fonte: Sanchez-Lacerda 2001).

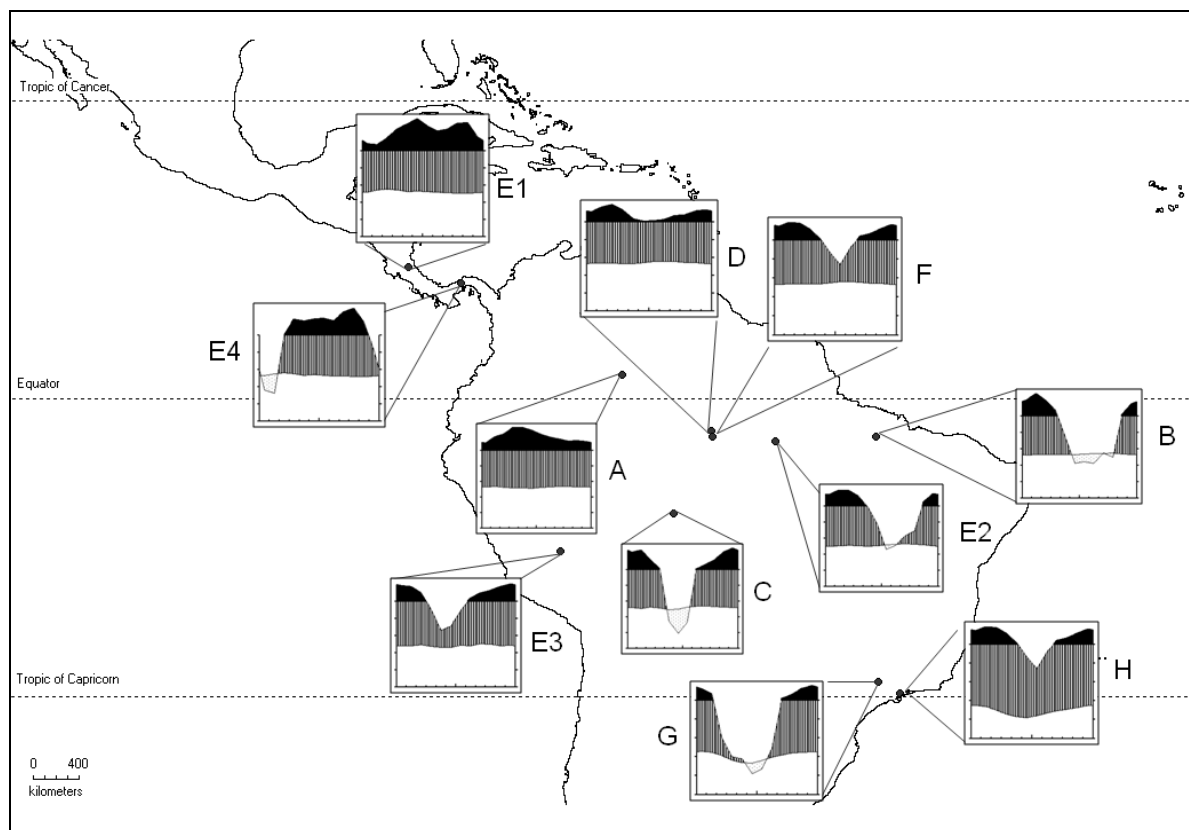


Figura 2 – Localização da Área de estudo (H) e os trabalhos levantados na literatura (A-G, Tabela 6), na região Neotropical. Os diagramas climáticos foram feitos com o software ECD 2.0 (Haase 2002) a partir dos dados do BIOCLIM (Hijmans et al. 2005).

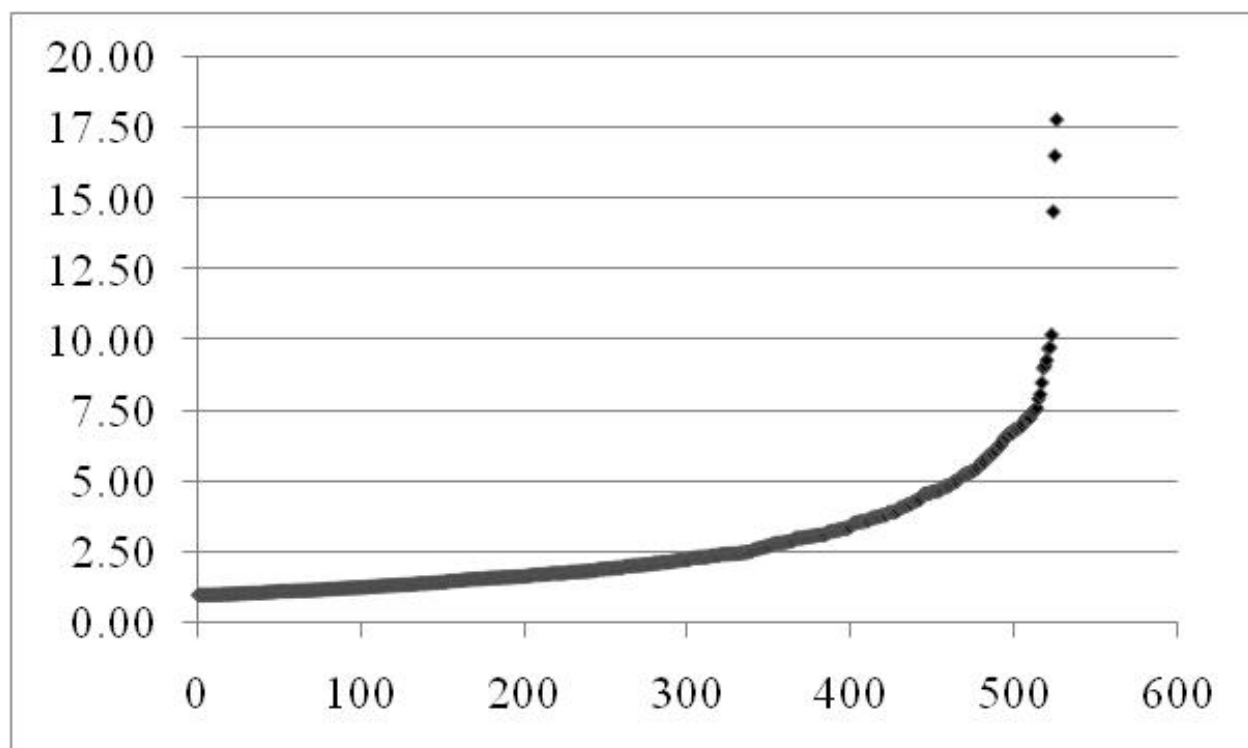


Figura 3 – Distribuição cumulativa de indivíduos em função do diâmetro a altura do peito (DAP), em centímetros, dos sarmentos das lianas amostradas na área (Ubatuba – 23°21'54"-23°21'59"S; 45°05'02"-45°05'04"W).

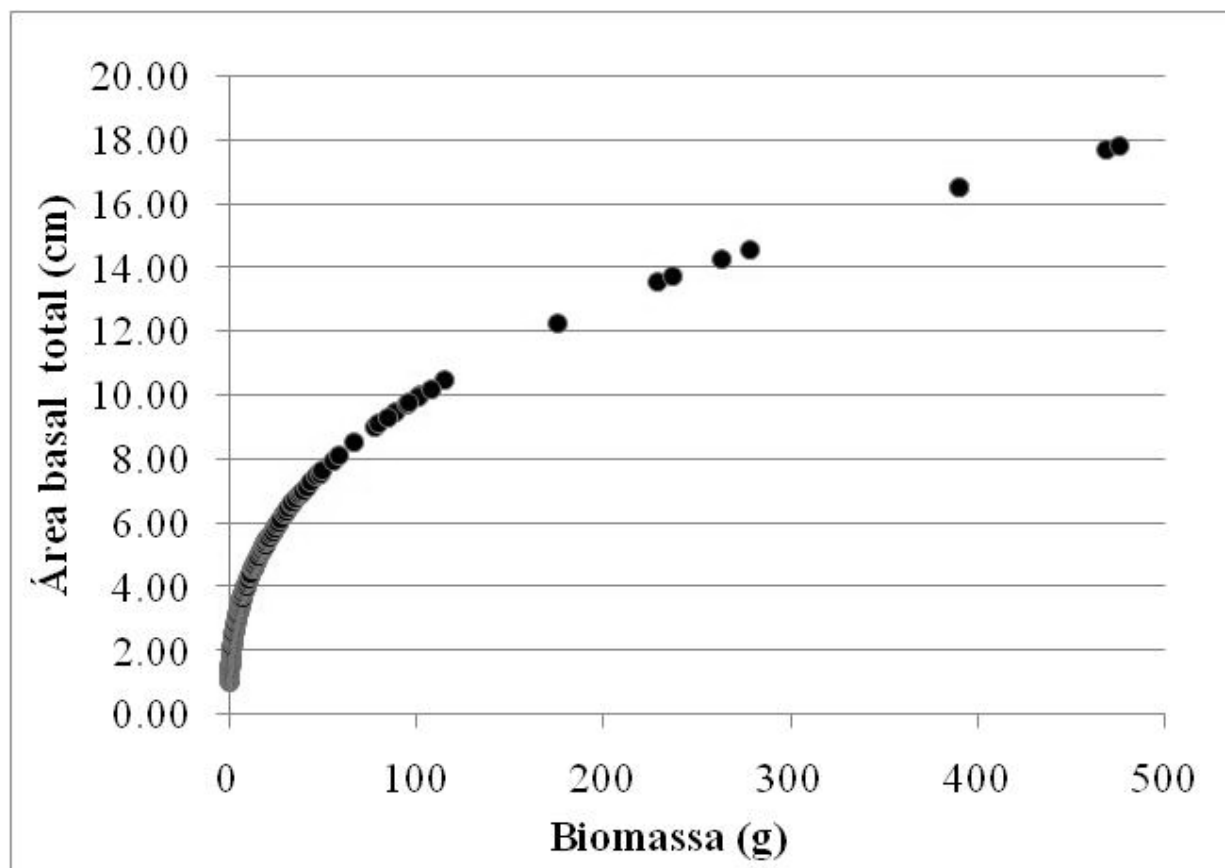


Figura 4 – Relação individual de área basal total de lianas e biomassa aérea, considerando o algoritmo de Schnitzer et al (2006), para a floresta amostrada (Ubatuba – 23°21'54"-23°21'59"S; 45°05'02"-45°05'04"W).

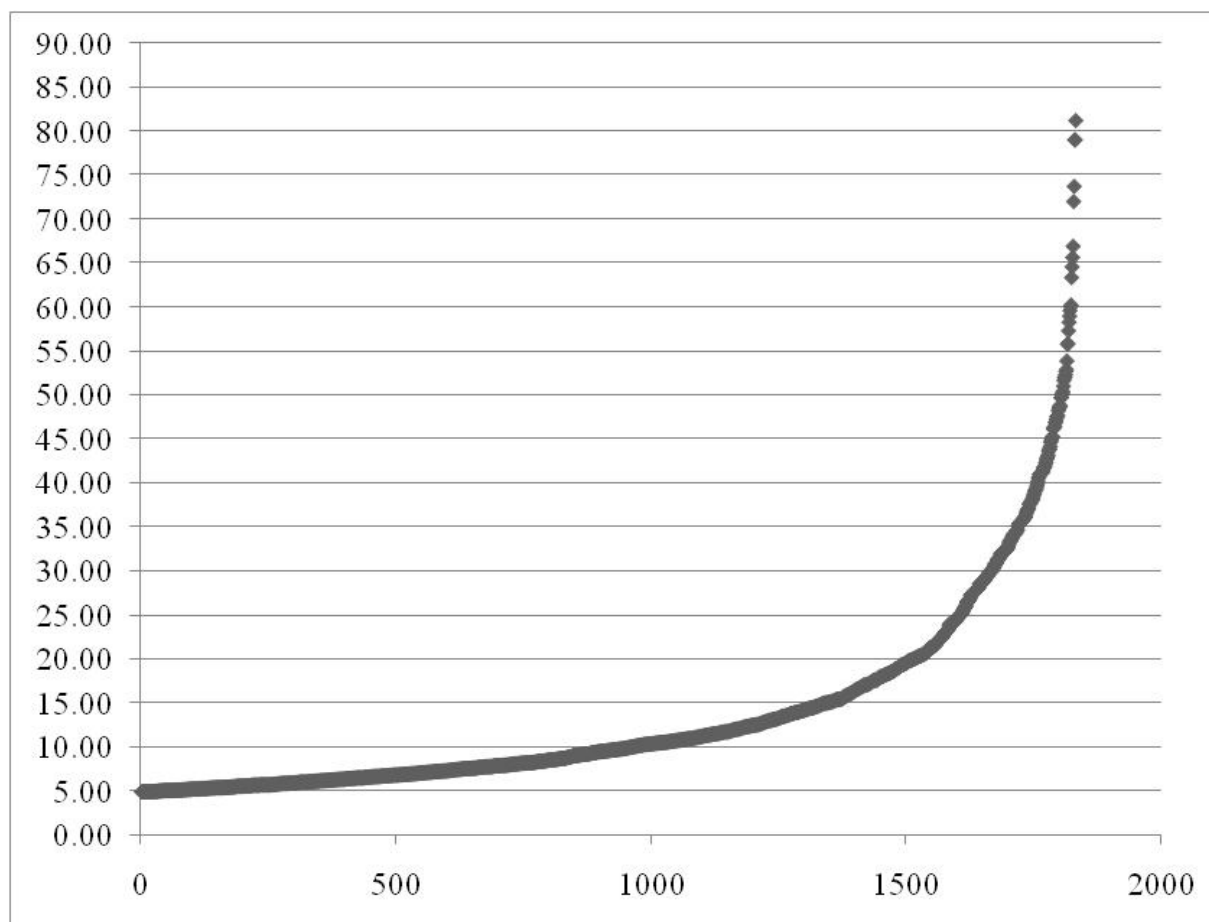


Figura 5 – Distribuição cumulativa de indivíduos em função do diâmetro a altura do peito (DAP), em centímetros, das árvores amostradas na área (Ubatuba – 23°21'54"-23°21'59"S; 45°05'02"-45°05'04"W).

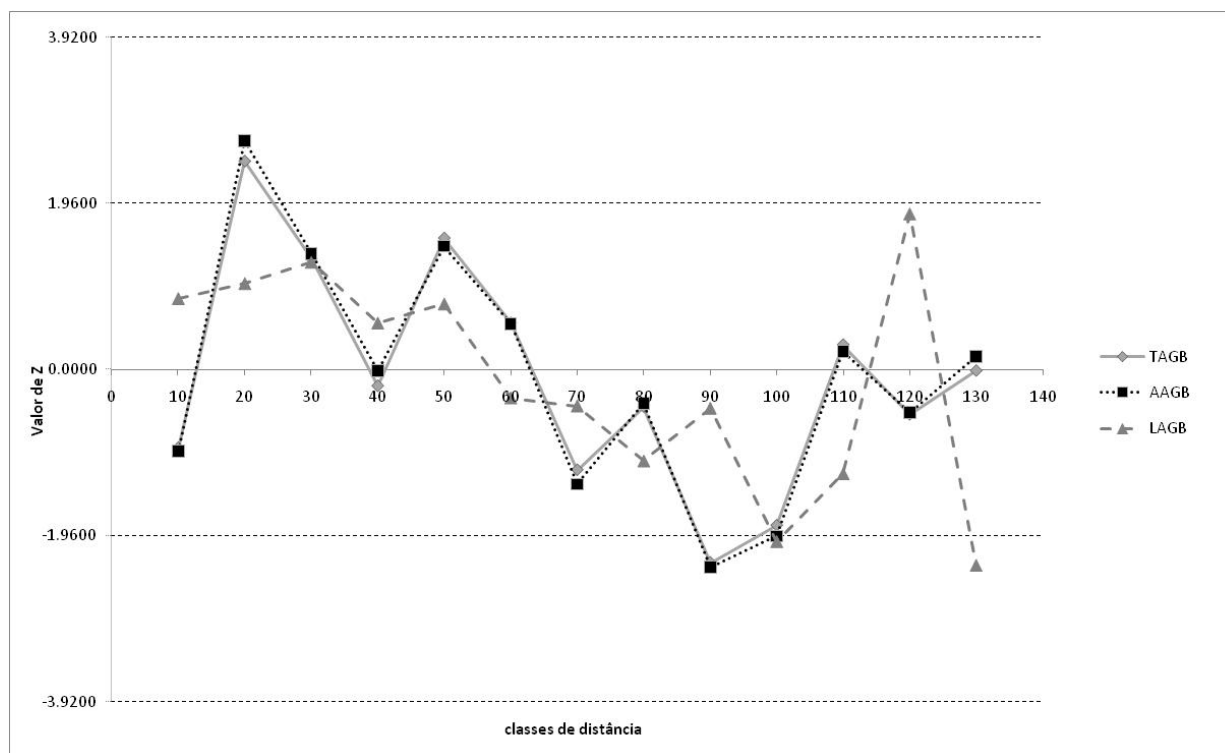


Figura 6 – Valores do Índice I de Moran (valor de Z) para cada classe de distância entre parcelas considerando a biomassa. TAGB: biomassa aérea de árvores e lianas; AAGB: biomassa aérea de árvores; LAGB: biomassa aérea de lianas. Valores de $Z > +1.96$ indicam agregação positiva da variável naquela classe de distância, valores $Z < -1.96$ indicam segregação da variável naquela classe de distância.

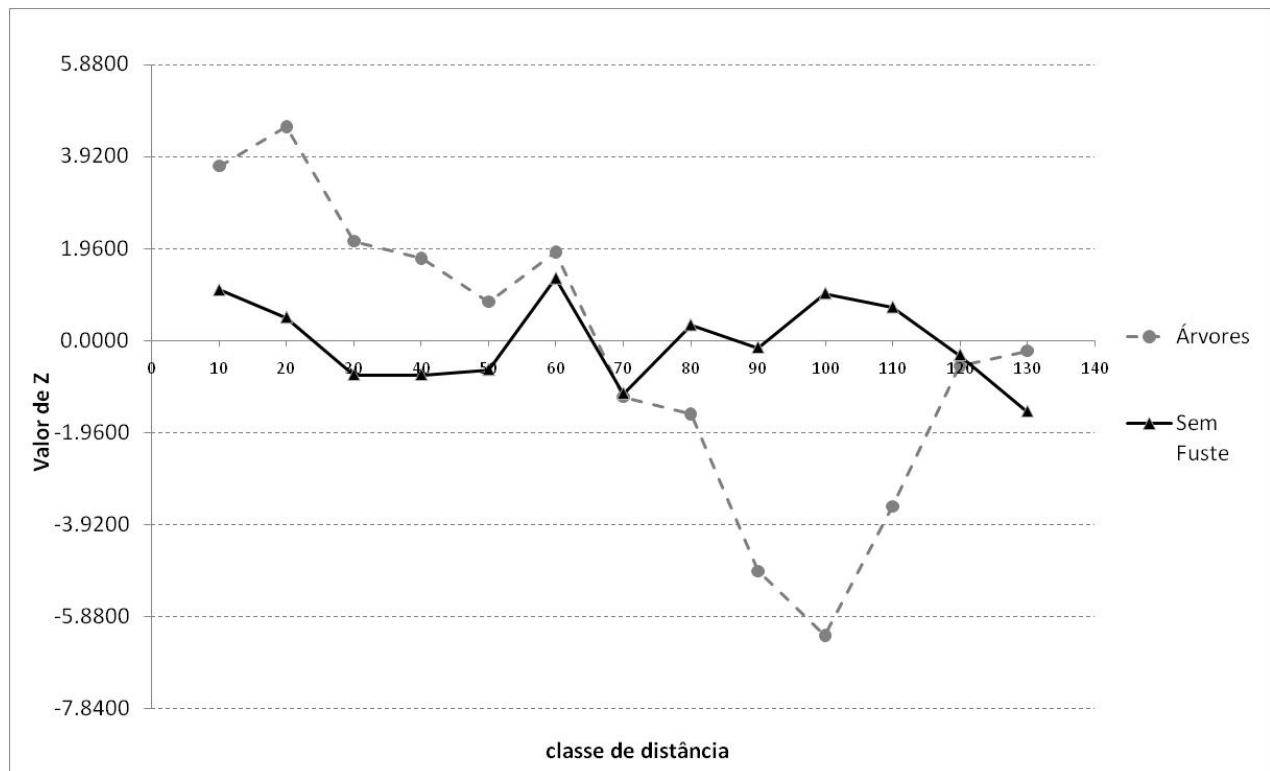


Figura 7 – Valores do Índice I de Moran (valor de Z) para cada classe de distância entre parcelas considerando o número de indivíduos arbóreos. Valores de $Z > +1.96$ indicam agregação da variável naquela classe de distância, valores $Z < -1.96$ indicam segregação da variável naquela classe de distância. Sem fuste: soma de palmeiras e samamabaiaçus.

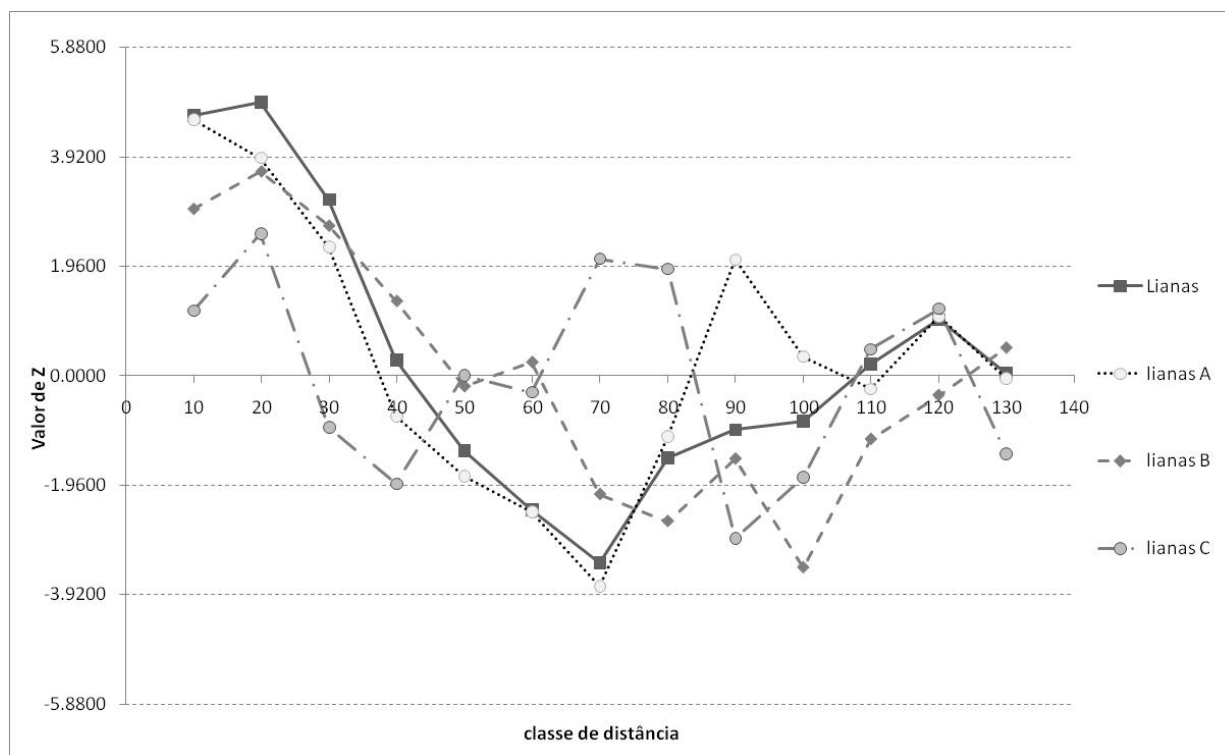


Figura 8 – Valores do índice I de Moran (valor de Z) para cada classe de distância entre as parcelas considerando o número de indivíduos de lianas. Valores de $Z > +1.96$ indicam agregação positiva da variável naquela classe de distância, valores de $Z < -1.96$ indicam segregação da variável naquela classe de distância. Lianas A: $1.0 \leq \text{DAP} < 2.5$ cm; lianas B: $2.5 \leq \text{DAP} < 5.0$ cm; lianas C: $\text{DAP} \geq 5.0$ cm; Lianas: todas as lianas.

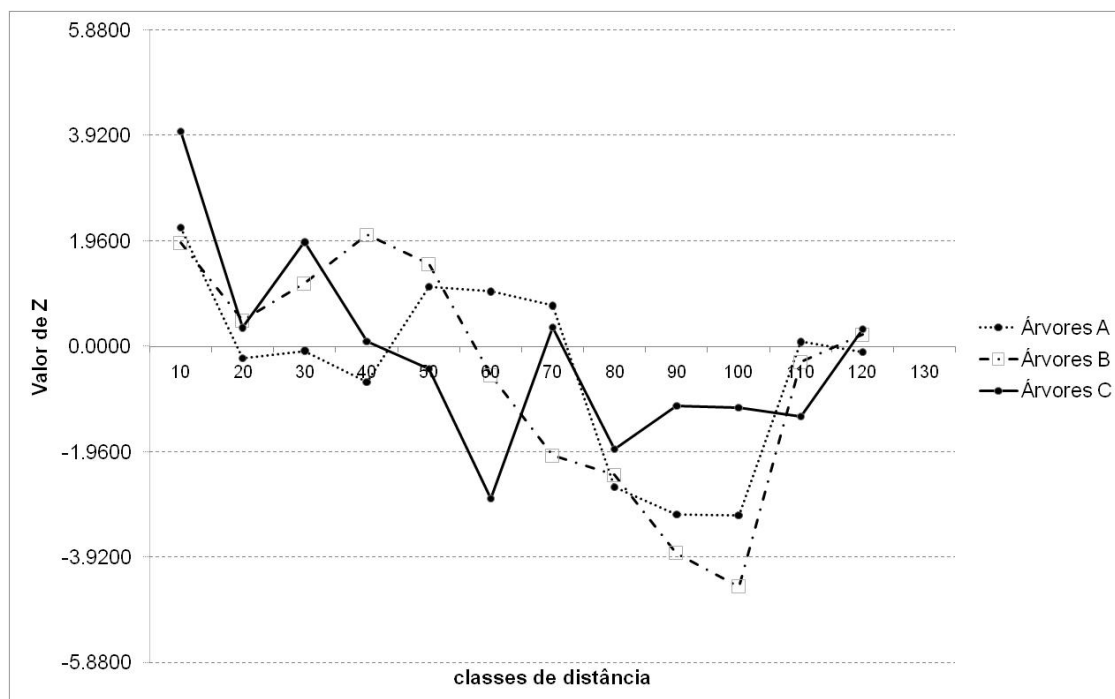


Figura 9 – Valores do índice I de Moran (valor de Z) para cada classe de distância entre as parcelas considerando o número de indivíduos. Valores de $Z > +1.96$ indicam agregação positiva da variável naquela classe de distância, valores de $Z < -1.96$ indicam segregação da variável naquela classe de distância. Árvores A: Árvores de pequeno diâmetro ($4.8 \text{ cm} \leq \text{DAP} < 15 \text{ cm}$); Árvores B: Árvores de diâmetro médio ($15 \text{ cm} \leq \text{DAP} < 30 \text{ cm}$); Árvores C: Árvores de grande diâmetro ($\text{DAP} \geq 30 \text{ cm}$).

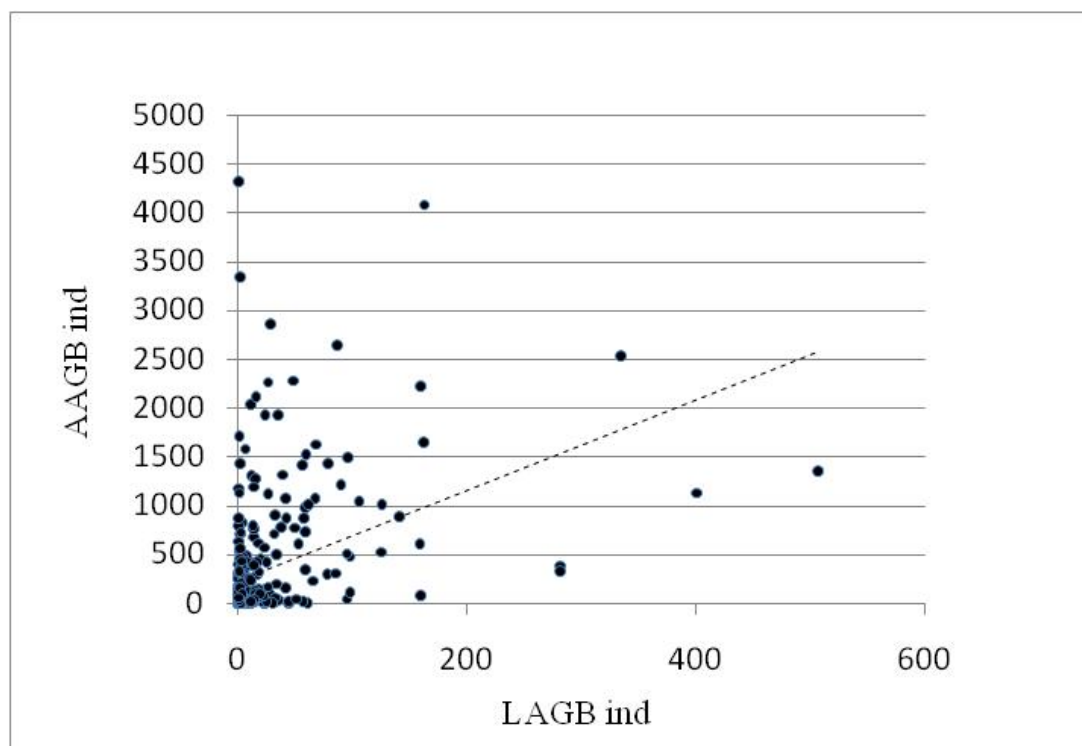


Figura 10 – Correlação de Pearson entre os valores de biomassa individual de árvores (AAGB ind) e os valores de biomassa individual de lianas (LAGB ind). $R^2 = 0.1193$; $p < 0.001$.

CAPÍTULO 2

Relação entre riqueza e biomassa em uma floresta tropical: a inclusão de lianas altera a relação monotônica?^{2†}

Juliano van Melis ^{a, b}; Fernando Roberto Martins ^{a*}

^aDepartamento de Botânica, Instituto de Biologia, Caixa postal 6109, Universidade Estadual de Campinas – UNICAMP, 13083-970 Campinas, SP, Brasil

^bPrograma de Pós-Graduação em Biologia Vegetal, Instituto de Biologia, Caixa postal 6109, Universidade Estadual de Campinas – UNICAMP, 13083-970 Campinas, SP, Brasil

*Corresponding author.

E-mail address: fmartins@unicamp.br

²formato para publicação na **Plant Ecology**

[†] Este trabalho foi parcialmente financiado pela Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo (FAPESP) no âmbito do Projeto Temático Gradiente Funcional (Processo 03/12595-7), que integra o Programa BIOTA/FAPESP.

Resumo

A relação entre riqueza e produtividade (SRPR) pode assumir duas formas majoritárias em comunidades vegetais. Na forma monotônica, a riqueza cresce linearmente com o aumento da produtividade em comunidades originadas de um grande conjunto (pool) de espécies capazes de explorar um amplo espectro de recursos e que exibem alta complementaridade e baixa competição interespecífica, com poucas espécies clonais. Na forma unimodal, o máximo de riqueza ocorre em sítios com produtividade intermediária, devido ao estresse nos sítios de baixa produtividade e exclusão competitiva em comunidades de máxima produtividade. Comunidades que se ajustam a uma SRPR unimodal são oriundas de um pequeno conjunto de espécies e apresentam alta proporção de espécies clonais. Nas florestas tropicais, lianas têm reprodução clonal, são altamente competitivas, contribuem grandemente com a riqueza e pouco com a biomassa total, mas não têm sido consideradas em estudos sobre a SRPR. Nossas expectativas foram: a) a sinúsia das lianas tem uma SRPR de forma unimodal, devido à reprodução clonal e ao predomínio da exclusão competitiva; b) a sinúsia das árvores tem uma SRPR linear positiva, devido à complementaridade das espécies; c) a inclusão das lianas altera a SRPR, devido à sua baixa contribuição para a biomassa e alta contribuição para a riqueza; d) a variação de abundância influi na correlação entre a riqueza e a biomassa, pois tanto a riqueza quanto a biomassa dependem da abundância. Medimos e identificamos todas as lianas com diâmetro a altura do peito (DAP) ≥ 1.0 cm, e árvores com DAP ≥ 4.8 cm, em uma parcela contígua de 100 m x 100 m de Floresta Ombrófila Densa Atlântica Submontana (23°21'54"-23°21'59"S; 45°05'02"-45°05'04"W). Consideramos os valores de biomassa aérea como valores de produtividade. Todas as SRPR foram estatisticamente significativas (testes simples de Mantel), mesmo com a inclusão da abundância (testes parciais de Mantel), que diminuiu o valor dos coeficientes de correlação, indicando que a SRPR não é um artefato decorrente de características da comunidade. Encontramos uma SRPR unimodal na sinúsia das lianas e uma SRPR linear positiva na sinúsia das árvores e no conjunto das árvores e lianas. A inclusão das lianas não alterou a forma monotônica da SRPR nem a inclinação (*b*) da reta de regressão, mas produziu um intercepto (*a*) maior, indicando que a inclusão das lianas aumenta significativamente a riqueza em qualquer valor de biomassa, mesmo mantendo uma SRPR linear e positiva.

Palavras-chave: Relação riqueza e produtividade; trepadeiras lenhosas; complementaridade interespecífica; exclusão competitiva.

Abstract

The species richness and productivity relationships (SRPR) have two majority forms in plant communities. In a monotonic SRPR, the species richness grows linearly with increasing productivity in communities originated from a large species pool, able to exploit a broad spectrum of resources and displaying high complementarity and low interspecific competition, with few clonal species. In a unimodal relationship, the species richness maximum occurs in sites with intermediate productivity due to stress on the sites of low productivity and competitive exclusion in communities of maximum productivity. Communities that adjust to a unimodal SRPR are from a small number of species and have high proportion of clonal species. In tropical forests, lianas have clonal reproduction, are highly competitive, contributes greatly to species richness and less for total above-ground biomass, but have not been considered in studies on the SRPR. Our expectations were: a) Lianas has unimodal SRPR, due to clonal reproduction and the dominance of competitive exclusion, b) trees has a positive linear SRPR, due to the complementarity of species c) the inclusion lianas alters the forest SRPR, due to its low contribution to the biomass and high contribution to species richness d) the change of abundance influences the correlation between species richness and biomass, because both depends on abundance. Measure and identify all lianas with a diameter at breast height (DBH) ≥ 1.0 cm, and trees with DBH ≥ 4.8 cm in a contiguous plot of 100 m x 100 m of Atlantic rain Forest (23°21'54"-23°21'59"S; 45°05'02"-45°05'04"W). We consider the above-ground biomass (AGB) as a surrogate for productivity. All SRPR were statistically significant (simple tests of Mantel), even with the inclusion of abundance (partial test of Mantel), which decreased the value of the correlation coefficients, indicating that the SRPR is not an artifact due to community characteristics. We found a unimodal SRPR for lianas and a positive linear SRPR for trees and all of this woody flora. The inclusion of lianas not changed the monotonic SRPR nor the inclination (b) of regression, but produced a higher intercept (a), indicating that the lianas inclusion significantly increases the species richness of any AGB, even maintaining a linear and positive SRPR.

Keywords: species richness and productivity, above-ground biomass, lianas, Atlantic Rain Forest.

Introdução

O interesse pela relação da riqueza com a produtividade dos ecossistemas surgiu da constatação da influência que a perda da biodiversidade pode exercer sobre os processos biogeoquímicos, que são determinantes na regulação da ecosfera (Loreau et al. 2001). A produtividade primária de uma comunidade local é a taxa de conversão dos recursos em biomassa expressa por unidade de área e tempo (Waide et al. 1999) e é influenciada por processos determinísticos, como diferenciação de nicho e facilitação entre espécies (Loreau et al. 2001). Os primeiros estudos foram feitos em comunidades herbáceas de regiões temperadas (Grime 1973, 1979, Al-Mufti et al. 1977) e indicaram uma relação unimodal entre riqueza e produtividade, ocorrendo o máximo da riqueza em sítios com produção intermediária.

A relação unimodal foi inicialmente explicada pela ação sinérgica do estresse ambiental em locais de baixa produtividade e da competição interespecífica em comunidades de alta produtividade (Grime 1979). O aumento da riqueza em uma comunidade só pode ocorrer até a saturação do hiper-espaco dos recursos (Hutchinson 1957, Grime 1973). Ocorrendo a saturação dos nichos, a intensa competição interespecífica na comunidade saturada impossibilitaria o estabelecimento de novos indivíduos (Grime 1973, 1979, Bond & Chase 2002) e a persistência (Rosenzweig & Abramsky 1993, Abrams 1995, Liira & Zobel 2000) das espécies já existentes e impediria o ingresso de novas espécies (Huston 1994, 1999). Ao longo desses processos, a produtividade primária aumentaria em decorrência da maior eficiência da conversão dos recursos em biomassa, mas a riqueza diminuiria, implicando em baixa riqueza nos sítios de pequena e de máxima produtividade e alta riqueza nos sítios de produtividade intermediária (Rosenzweig 1995).

Numa revisão da literatura mundial, Gillman e Wright (2006) encontraram que na maioria dos estudos a produtividade primária exibe relação linear positiva com a diversidade de espécies e grupos funcionais de plantas. Metacomunidades experimentais (com organismos unicelulares e plantações) e naturais (campos de gramíneas europeus) que possuem maior diversidade mostraram maior produtividade do que metacomunidades com menor diversidade (Hector et al. 1999, Cardinale et al. 2007, Venail et al. 2008). A diversidade seria maior em sítios de maior produtividade devido à complementaridade interespecífica, segundo a qual mais espécies poderiam se ajustar ao maior espectro de recursos, aumentando a produtividade (Loreau et al.

2001, Cardinale et al. 2007). A produtividade é oriunda da utilização de recursos abióticos por sistemas bióticos e se expressa mediante a variação da biomassa por unidade de espaço e tempo (Waide et al. 1999). Portanto, a biomassa da comunidade pode ser um estimador da produtividade primária (Mittelbach et al. 2003). A diversidade inclui a riqueza de espécies e estas é que exploram os nichos na amplitude do hiper-espaço dos recursos disponíveis e geram a produtividade do sistema (Rosenzweig 1995).

Estudos têm apontado que não há uma única e universal relação entre a riqueza e a produtividade e que a forma da relação também depende da escala adotada no estudo (Chase & Leibold 2002, Whittaker & Heegaard 2003, Mittelbach et al. 2003) e da distribuição de abundância entre as espécies na comunidade (Zobel & Liira 1997). A abundância (número de indivíduos) de cada espécie exerce grande influência nos valores de sua biomassa (Oksanen 1996), e a riqueza está relacionada com o número total de indivíduos na comunidade (Peet 1974, Magurran 1988). Em consequência, a relação entre a riqueza e a biomassa pode não ter uma explicação biológica, mas ser um artefato das características da comunidade amostrada (Oksanen 1996), pois a distribuição da abundância entre as espécies pode mascarar o significado dessa relação (Zobel & Liira 1997).

Em comunidade locais de florestas tropicais a relação entre a riqueza e a produtividade (species richness and productive relationships – SRPR) tende a ser linear positiva, quando a biomassa é usada como indicativo da produtividade (Laanisto et al. 2008). Acredita-se que essa relação linear positiva decorra de uma maior estabilidade histórico-evolutiva das florestas tropicais (Pärtel et al. 2007). Essa maior estabilidade teria possibilitado a co-existência de muitas espécies nas comunidades locais em decorrência não só do maior conjunto de espécies (“pool” de espécies) que podem integrar as comunidades locais, como também da complementaridade interespecífica (Loreau et al. 2001), que diminuiria a exclusão competitiva das espécies. Como resultado, a biomassa aumentaria linearmente com o aumento da riqueza, levando ao modelo linear positivo (Pärtel et al. 2007).

Laanisto et al. (2008) atribuíram os diferentes modelos às diferentes proporções de espécies com crescimento clonal entre comunidades herbáceas da região temperada e comunidades florestais tropicais. O crescimento clonal aumentaria exageradamente a abundância de espécies com esse tipo de reprodução, aumentando a concentração de abundância e biomassa nas espécies com reprodução clonal, com conseqüente aumento da exclusão competitiva

interespecífica (Winkler & Fischer 1999, Oborny et al. 2000, Arnaud-Haond et al. 2007), de modo que comunidades herbáceas apresentariam uma relação unimodal entre a riqueza e a biomassa (Laanisto et al. 2008). Por outro lado, uma proporção muito pequena ou ausente de espécies com crescimento clonal na comunidade resultaria numa relação linear positiva entre a riqueza e a biomassa em florestas tropicais (Laanisto et al. 2008). Generalizando, podemos encontrar na literatura dois tipos majoritários de SRPR – o unimodal e o monotônico (Whittaker & Heegaard 2003, Mittelbach et al. 2003) – dependendo das características da comunidade (Pärtel et al. 2007, Laanisto et al. 2008).

A abundância e a riqueza de lianas constituem uma das características mais distintivas entre florestas tropicais e extratropicais (Richards 1998). Porém, nenhum dos estudos da relação riqueza/produktividade ou biomassa realizados até agora em florestas tropicais incluiu as lianas. Nas florestas tropicais, as lianas são mais freqüentes nas fases de reestruturação do que nas fases maduras e são importantes na manutenção da diversidade da comunidade (Schnitzer & Carson 2001), contribuindo, em média, com 25% do total das espécies (Gentry 1991). Por outro lado, a contribuição das lianas para a biomassa total em florestas tropicais é pequena, variando de 0.2% a 13.7% da biomassa aérea total (van Melis & Martins n. publ.). Portanto, deixar de considerar as lianas pode levar a conclusões enviesadas nos estudos relacionando produtividade e riqueza em florestas tropicais.

Nas florestas tropicais tem sido encontrada uma relação monotônica entre riqueza e biomassa (Pärtel et al. 2007), mas uma SRPR unimodal tem sido observada em locais em que predominam estresses causados pelo ambiente (de baixa produtividade) e exclusão competitiva (de máxima produtividade), sendo maior a riqueza nos locais com valores intermediários de produtividade (Mittelbach et al. 2001, Fargione et al. 2007, Grace et al. 2007). Nas comunidades que apresentam uma SRPR unimodal as espécies com reprodução clonal perfazem uma proporção importante (Laanisto et al. 2008). Sabe-se que lianas apresentam crescimento clonal (Nabe-Nielsen & Hall 2002) e que são muito competitivas entre elas e também com as árvores (Stevens 1987, Schnitzer et al. 2005). Dadas essas premissas, nosso objetivo é testar as expectativas: a) a sinúcia das lianas tem uma SRPR de forma unimodal; b) a sinúcia das árvores tem uma SRPR linear positiva; c) a inclusão das lianas altera a SRPR. Consideramos a sinúcia das lianas isoladamente ou em conjunto com a sinúcia das árvores num trecho de floresta tropical úmida. Analisamos essas relações numa escala fina, porque é muito mais provável encontrar

provas do papel de processos organizadores da comunidade considerando uma escala fina (Whittaker & Heegaard 2003, Cavender-Bares et al. 2004, Slingsby & Verboom 2006). Para guiar a nossa investigação, colocamos as seguintes questões:

1. Considerando apenas a sinúsia das árvores, a relação entre a riqueza e a biomassa tem forma linear positiva? Como florestas tropicais têm apresentado uma SRPR linear positiva (Pärtel et al. 2007, Laanisto et al. 2008), esperamos encontrar uma relação com a mesma forma.
2. Considerando a sinúsia das lianas isoladamente, é possível observar uma relação da riqueza com a biomassa? Qual é a forma dessa relação? Considerando que as lianas apresentam reprodução clonal (Nabe-Nielsen & Hall 2002) e alta competição por árvores-suportes (Nesheim & Økland 2007), esperamos que a forma da relação encontrada seja unimodal. Por outro lado, considerando que o centro de diversificação das lianas é atribuído às florestas tropicais (Parsons 2006) e nessas florestas o conjunto (“pool”) de espécies é maior e produz comunidades muito ricas mesmo nos locais mais produtivos (Pärtel et al. 2007), esperamos encontrar uma SRPR linear e positiva na sinúsia de lianas (Laanisto et al. 2008).
3. Considerando o conjunto das lianas e árvores, a forma da relação entre a riqueza e a biomassa se mantém unimodal? Se supusermos que tanto a sinúsia das lianas quanto a das árvores apresentam forte competição interespecífica (Nabe-Nielsen & Hall 2002) e que árvores e lianas também competem entre si (Schnitzer et al. 2005), esperamos encontrar uma relação entre a riqueza e a biomassa com forma unimodal. Porém, se admitimos que a contribuição das lianas para a biomassa aérea é pequena (DeWalt & Chave 2004), mas sua contribuição para a riqueza das florestas tropicais é grande (Gentry 1991, Richards 1998), então esperamos encontrar uma relação entre a riqueza e a biomassa com forma linear positiva. Devido à grande contribuição das lianas para a riqueza total, esperamos ainda que, quando consideramos as árvores e as lianas em conjunto, a reta descrevendo essa relação tenha maior inclinação do que aquela observada quando consideramos apenas as árvores.
4. A abundância das espécies interfere na relação entre riqueza e biomassa? Considerando que a abundância está relacionada tanto à riqueza quanto à biomassa e que pode alterar parâmetros da SRPR (Oksanen 1996), acreditamos que a riqueza apresente uma correlação mais fraca com a biomassa quando considerarmos a abundância das espécies.

Material e Métodos

Área de estudo

O Bioma da Mata Atlântica (IBGE 2004) é considerada um dos 25 hotspots de biodiversidade no mundo, devido ao grande impacto antrópico que vem sofrendo e à alta proporção de espécies endêmicas (Myers et al. 2000). O Bioma da Mata Atlântica é uma grande província ao sul da Amazônia e ao leste dos Andes, constituída por quatro Regiões Fito-Ecológicas (IBGE 1992) e ecossistemas associados (Scarano 2002). A Região Fito-Ecológica da Floresta Ombrófila Densa ocorre sob clima oceânico sempre úmido, sem estação biologicamente seca e com temperatura média anual ao redor de 25° C, estendendo-se pela costa brasileira desde o estado do Rio Grande do Norte até o estado do Rio Grande do Sul sobre a planície litorânea, morros e serras pré-cambrianas paralelas ao oceano. Tem grande riqueza e abundância de epífitas, especialmente bromeliáceas, e apresenta várias formações, que são classificadas de acordo com a latitude e a altitude: Floresta Ombrófila Densa de Terras Baixas, Floresta Ombrófila Densa Submontana, Floresta Ombrófila Densa Montana e Floresta Ombrófila Densa Altimontana. Ao noroeste da Região Fito-Ecológica da Floresta Ombrófila Densa, ocorre a Região Fito-Ecológica da Floresta Ombrófila Aberta, conhecida até recentemente como uma “área de transição” entre a Amazônia e o espaço extra-amazônico, caracterizada por árvores mais espaçadas, com estrato arbustivo pouco denso. Ocorrem períodos de seca entre 2 a 4 meses, apresentando temperaturas médias entre 24° e 25°C, apresentando quatro fisionomias: a floresta de palmeiras (cocoal), com *Orbignya phalerata* Martins e *Maximiliana regia* Mart. como as espécies mais importantes; a floresta de bambu (bambuzal), dominada pelo gênero *Bambusa*; a floresta de cipó (cipoal), caracterizada pela grande abundância de lianas que envolvem as poucas árvores espaçadas; e a floresta de sororoca (sororocal), nome popular da espécie mais importante nessa área (*Phenakospermum guyanense* Endl.). Ao sul da Região Fito-Ecológica da Floresta Ombrófila Densa, ocorre a Região Fito-Ecológica da Floresta Ombrófila Mista, que é caracterizada pela presença de *Araucaria angustifolia* (Bertol.) Kuntze e espécies de *Podocarpus*, cujas formações florestais são típicas dos planaltos da região Sul do Brasil, com disjunções na região Sudeste e em países vizinhos (Argentina e Paraguai), sob clima de umidade elevada e temperaturas amenas. A oeste da Região Fito-Ecológica da Floresta Ombrófila Densa, ocorre a Região Fito-Ecológica da Floresta Estacional Semidecídica sob clima tropical estacional, com

chuvas no verão e seca no inverno, sobre os planaltos das regiões central e sudeste do Brasil. Nas florestas dessa Região Fito-Ecológica há pequena riqueza e baixa abundância de epífitas, que geralmente são cactáceas. Os ecossistemas associados incluem vários tipos de vegetação, como vegetação de praia e dunas, florestas de restinga, manguezal, vegetação paludícola e ripícola e vários tipos de campo, incluindo campos de altitude (Scarano 2002).

Coleta de dados

Amostramos um gradil de cem parcelas contíguas de 10 x 10 m numa área de 100 x 100 m (23°21'54"-23°21'59"S; 45°05'02"-45°05'04"W) na Floresta Ombrófila Densa Submontana com altitudes entre 348 e 395 m e declives acentuados. Numeramos, medimos, identificamos e mapeamos todas as árvores com DAP (diâmetro do caule à altura de 130 cm a partir do chão) mínimo de 4.8 cm, segundo o método descrito detalhadamente em Joly et al. (no prelo), com os dados coletados em outubro de 2006. E seguindo Gerwing et al. (2006), foram obtidos dados das lianas com DAP ≥ 1.0 cm, entre agosto de 2006 e fevereiro de 2007, onde cada ponto de enraizamento sem conexão aparente era individualizado. Os materiais coletados foram herborizados e sua identificação taxonômica foi feita com o auxílio da literatura especializada, por comparação com exsicatas já identificadas nos herbários ESA, HRCB, SP, SPF e UEC e ajuda de taxonomistas. Depositamos as exsicatas no Herbário da Universidade Estadual de Campinas (UEC). Seguindo Gerwing et al. (2006), não consideramos as hemi-epífitas em nossas análises.

Análise dos dados

Calculamos os descritores fitossociológicos (dominância, densidade e frequência absolutas e relativas e índice de valor de importância) das espécies e das famílias com o software Fitopac Shell 2.0 (Shepherd 2008) de acordo com Mueller-Dombois e Ellenberg (1974). Dispusemos esses descritores em tabelas fitossociológicas (Caiafa & Martins 2007) para os táxons de cada sinúsia (árvores e lianas) em cada parcela, de modo a facilitar a interpretação dos dados. Os dados da sinúsia arbórea estão disponíveis em Rochelle e Martins (n. publ.) e os da sinúsia de lianas estão no anexo A. Os índices de diversidade de Shannon-Wiener para as duas sinúsias foram calculados e comparados com o software Bio-dap (Thomas & Clay 2000), com base logarítmica natural (*default*).

Aceitamos que a biomassa aérea (above-ground biomass - AGB) seja um indicativo da produtividade primária. Whittaker e Heegaard (2003) afirmaram que valores de biomassa não são bons indicativos de produtividade, pois amostras com valores semelhantes de AGB podem estar em diferentes fases de sucessão. Porém, muitos autores continuam a usar o valor de AGB como indicativo da produtividade, pois têm encontrado forte associação entre essas variáveis, principalmente em escala fina (Mittelbach et al. 2003).

Biomassa versus riqueza de árvores, de lianas e do total.

Decidimos o melhor ajuste de curva com o software Curve Expert 1.3 (Hyams 1993), aceitando um nível de significância $p < 0,05$. Assumimos como válida a relação com o melhor ajuste e consideramos que o melhor ajuste fosse dado pelo menor valor do erro padrão (S), seguido pelo maior valor do coeficiente de correlação (r) paramétrico (Pearson) (*default*). Analisamos as relações separadamente para as árvores, lianas e para o conjunto de árvores e lianas. Em todos os casos a variável resposta (y) foi a riqueza (número de espécies) por parcela (100m²) e a variável fator (x) foi o valor de AGB em cada parcela.

Para testar diferenças entre as retas da relação da riqueza com a biomassa das árvores e da relação da riqueza com a biomassa total (incluindo lianas), executamos uma ANCOVA (análise de covariância). Uma ANCOVA é um modelo linear geral que pode ser visto como uma fusão da ANOVA (análise de variância) com a regressão linear. Com a variável dependente de cada conjunto de dados como pertencente a um mesmo tipo e o modelo é linear. Tal análise é utilizada para comparar duas (ou mais) retas, usando um teste F, que indica se as retas das regressões são distintas (os valores de b são diferentes a $p < 0.05$) ou se são coincidentes (os valores de b não diferem, sendo $p > 0.05$), ou se os valores do intercepto para cada reta são distintos (Zar 1999). Para a obtenção dos valores dos parâmetros, executamos uma regressão do tipo I, no qual as variáveis x e y são independentes, e executamos o teste F da ANCOVA pelo software ANCOVA 33 (Santos 2008).

Riqueza vs Biomassa considerando a Abundância

Com o software PASSAGE 2.0 (Rosenberg 2008) aplicamos o Teste Simples e Parcial de Mantel. Esse teste possibilita analisar a relação entre duas matrizes de distâncias euclidianas (teste simples), ou manter uma terceira matriz como “estabilizadora”, para verificar o grau de

relação entre as duas primeiras matrizes (teste parcial). Em um teste parcial de Mantel, uma relação significativa da matriz estabilizadora com uma das duas matrizes analisadas indica que a relação entre as matrizes analisadas e a sua significância são influenciadas pela variável da terceira matriz. Consideramos as matrizes de distâncias euclidianas do número de espécies e da biomassa em cada parcela e usamos como estabilizadora a matriz de distâncias euclidianas do número de indivíduos (abundância) em cada parcela. Fizemos o teste para ambas as sinúsias separadamente e para o conjunto de lianas e árvores. O teste de significância do coeficiente de Mantel parcial foi realizado por meio de testes de permutação com 999 repetições. Os testes múltiplos foram avaliados segundo o critério de Bonferroni e foram testados contra hipóteses alternativas bilaterais, com significância de 5% ($p < 0.05$).

Resultados

Amostramos 1881 indivíduos de 207 espécies arbóreas, com índice H' de Shannon-Wiener de 4.48 nats/ind. (Rochelle & Martins n. pub) e 527 indivíduos de 64 espécies de lianas (Anexo A), com $H' = 3.45$ nats/ind. A diversidade da sinúsia arbórea foi significativamente maior ($t = 18.654$; $p < 0.05$) que a da sinúsia de lianas.

Biomassa versus riqueza de árvores, de lianas e total.

Na relação entre riqueza e biomassa de árvores, o modelo quadrático ($S = 3.968$; $r = 0.4866$; Fig 1.1) não teve melhor ajuste que o modelo linear ($S = 3.963$; $r = 0.4805$; Fig 1.2), apesar da pequena diferença nos valores de ajuste e erro padrão entre os modelos quadrático e linear, a reta não se apresentou unimodal. Na relação entre riqueza e biomassa de lianas, o modelo quadrático ($S = 1.883$; $r = 0.4986$; Fig 2.1) mostrou melhor ajuste que o modelo linear ($S = 2.024$; $r = 0.349$; Fig 2.2). No conjunto de lianas e árvores o modelo linear ($S = 4.966$; $r = 0.4260$; Fig 3.2) também mostrou melhor ajuste que o modelo quadrático ($S = 4.986$; $r = 0.4279$; Fig 3.1).

Não houve diferença significativa entre os valores do coeficiente de inclinação das retas de regressão da riqueza total (árvores + lianas) com a biomassa total e da riqueza de árvores com a biomassa de árvores, considerando o resultado do teste F da ANCOVA: $F(1, 196) = 0.104$ com $p = 0.7433$. Porém, o coeficiente de interceptação diferiu entre as retas: $F(1, 197) = 28.4875$, com

$p < 0.0001$ (Tabela 1). Portanto, embora a taxa de aumento da riqueza com o aumento da biomassa (indicada pelo coeficiente de inclinação) fosse semelhante incluindo ou não as lianas, a riqueza foi significativamente maior (indicada pelo coeficiente de intercepto) quando as lianas foram incluídas. Por outro lado, a inclusão das lianas diminuiu significativamente o coeficiente de explicação ($r^2_{\text{total}} < r^2_{\text{árvores}}$), mostrando que o ajuste dos pontos à reta de regressão foi menor quando consideramos o conjunto das lianas e árvores (Tabela 1).

Riqueza vs biomassa considerando a abundância

Aplicando os testes simples ou parciais de Mantel, todas as análises mostraram resultados significativos, indicando uma correlação entre a riqueza e a biomassa de árvores, de lianas e do conjunto de árvores e lianas (Tabela 2). Porém, quando consideramos a matriz de abundância como estabilizadora, os testes parciais de Mantel indicaram um valor menor do coeficiente de correlação (Tabela 2). Esses resultados indicam que, embora haja uma relação da abundância com a riqueza e a biomassa, ela não torna insignificante a relação entre a riqueza e a biomassa.

Discussão

A riqueza da sinúsia arbórea apresenta correlação linear e positiva com sua biomassa?

Nossos resultados confirmaram a expectativa de uma correlação linear positiva entre a riqueza e a biomassa da sinúsia arbórea numa escala fina, pois o modelo linear apresentou melhor ajuste que o modelo da curva quadrática unimodal. Essa observação concorda com os resultados de outros autores que investigaram a relação entre a riqueza e a biomassa arbórea em florestas tropicais (Laanisto et al 2008). Geralmente, uma relação linear entre biomassa e riqueza pode ser decorrente da independência que as espécies apresentam entre a eficiência no uso do espaço, de obtenção de recursos e de uso de recursos (Aarsen 2004), caracterizando a complementaridade interespecífica na utilização dos recursos (Loreau et al. 2001).

A riqueza da sinúsia das lianas apresenta correlação unimodal com sua biomassa?

Nossos resultados também confirmaram nossa expectativa de uma relação unimodal entre a riqueza e a biomassa das lianas numa escala fina. A relação unimodal tem sido observada em comunidades herbáceas de climas temperados (e.g. Tilman 1982, Guo & Berry 1998, Mittelbach et al. 2001). Considera-se que uma relação unimodal entre a riqueza e a biomassa seja decorrente

da competição por recursos (Rosenzweig 1995). No caso das trepadeiras de florestas tropicais os recursos mais importantes seriam a disponibilidade de forófitos (Nesheim & Økland 2007) e luz (Schnitzer & Bongers 2002). Considera-se também que a relação unimodal seja decorrente do crescimento clonal (Laanisto et al. 2008), um tipo de reprodução também presente em espécies de lianas (Peñalosa 1984, Putz 1984, Caballé 1993, Nabe-Nielsen & Hall 2002), que aumenta a exclusão competitiva das espécies (Winkler & Fischer 1999, Oborny et al. 2000).

Safford et al. (2001) e Laanisto et al. (2008) propuseram que o maior conjunto específico (species pool) presente nas florestas tropicais implicaria numa relação linear positiva entre a riqueza e a biomassa, devido à existência de mais espécies que podem ocupar áreas mais produtivas. Considera-se que o centro de origem e especiação das lianas sejam as florestas tropicais (Parsons 2006). De acordo com esses autores, seria esperada uma relação linear positiva entre a riqueza e a biomassa das lianas. Nossos resultados contrariam esses autores, pois encontramos uma relação unimodal. Sugerimos que meta-análises comparando diferentes comunidades de lianas sejam feitas, para investigar se o maior conjunto específico explicaria uma relação linear e positiva entre riqueza e biomassa nas florestas tropicais (Laanisto et al. 2008) também para as lianas.

Podemos observar o impacto de outliers na relação entre riqueza e biomassa de lianas. Mas a eliminação de um outlier só pode ser feita se acreditarmos que houve erro nas medidas, pois sua eliminação pode tornar as análises de SRPR tendenciosas (Mittelbach et al. 2003).

Qual é a relação entre a riqueza e biomassa do conjunto de árvores e lianas?

O modelo linear positivo apresentou o melhor ajuste à relação entre a riqueza e a biomassa do conjunto das árvores e lianas. Esse resultado indica que a inclusão das lianas não altera a forma da SRPR. Como as lianas contribuíram com 23.7% da riqueza total e apenas 2.27% da biomassa total (van Melis & Martins n. publ.) da floresta que estudamos, esperávamos que sua inclusão na relação entre riqueza e biomassa produzisse uma reta positiva com maior inclinação (valor de b na equação linear) do que considerando somente a sinúsia arbórea. Mas o teste F da ANCOVA apontou diferença significativa somente para o intercepto da reta, sendo as inclinações coincidentes. A inclusão da alta riqueza das lianas não alterou significativamente a taxa de aumento do número de espécies por unidade de biomassa na floresta que amostramos. Porém, com a inclusão das lianas, o número de espécies associado a cada valor de biomassa foi

significativamente maior. Esses resultados indicam que a contribuição das espécies de lianas para a riqueza total da floresta é significativa, levando a maiores valores de riqueza em qualquer valor de biomassa total. Por outro lado, a diminuição do valor do coeficiente de explicação (r^2) com a inclusão das lianas é uma decorrência puramente matemática e era esperada, pois valores mais ajustados a um modelo quadrático (SRPR de lianas) implicam em menor ajuste ao modelo linear (SRPR de árvores) quando ambos são considerados em conjunto (SRPR de lianas + árvores). Mas a SRPR dos componentes lenhosos foi caracterizada como linear e positiva, configurando a complementaridade das espécies (Loreau et al 2001, Cardinale et al 2007) mesmo quando consideramos uma parte da flora caracterizada como clonal (Nabe-Nielsen & Hall 2002) e pela competição por recursos (Schnitzer & Bongers 2002).

A relação entre riqueza e biomassa é influenciada pela abundância?

Julgando a partir dos resultados do teste simples de Mantel, que correlaciona as matrizes de distância euclidiana de duas variáveis, consideramos que existe uma relação entre a riqueza e a biomassa de lianas, de árvores e do conjunto delas. Quando se faz uma análise posterior mediante o teste parcial de Mantel, que considera uma terceira matriz referente a uma variável diferente, o resultado pode indicar a perda da significância da correlação entre as duas primeiras variáveis devido à grande influência da terceira variável. Em nossas análises, usamos as distâncias euclidianas da abundância como a terceira matriz, e os resultados dos testes parciais de Mantel continuaram a indicar significância estatística da relação entre riqueza e biomassa, apesar dos menores valores dos coeficientes de correlação. Concluimos que a correlação entre riqueza e biomassa não pode ser inteiramente atribuída à variação de abundância entre as parcelas, concordando com Zobel e Liira (1997). Portanto, a relação entre a riqueza e a biomassa não é um artefato decorrente das características das sinúsias que amostramos, tal como proposto por Oksanen (1996). A relação entre riqueza e produtividade seria decorrente da influência que os recursos exercem sobre a riqueza de espécies, que afetaria a produtividade (Gross & Cardinale 2007), com a composição das espécies interagindo na obtenção dos recursos através de relações interespecíficas determinísticas, como diferenciação de nicho, facilitação e competição entre espécies (Rosenzweig 1995, Loreau et al. 2001).

Conclusões

Ressaltamos que os dados observados foram observados em um único trecho (escala fina) de floresta tropical, sendo a relação observada entre riqueza e biomassa aérea de plantas lenhosas. Usar valores de AGB pode não ser bons indicativos de produtividade, pois amostras com valores semelhantes de AGB podem estar em diferentes fases de sucessão (Whittaker & Heegaard 2003), como revisto por Keeling e Phillips (2007) que observaram a maior produtividade em trechos florestais mais dinâmicos, onde há maior proporção de espécies com baixa densidade de madeira, configurando uma curva unimodal entre a produtividade e AGB.

Em uma mesma estande de floresta tropical, diferentes componentes lenhosos podem apresentar tanto uma SRPR unimodal (lianas) quanto monotônica (árvores e o conjunto de árvores + lianas), mesmo quando consideramos a abundância dos componentes. A SRPR de uma floresta tropical se manteve monotônica quando consideramos as árvores e as lianas em conjunto, configurando uma coexistência parcimoniosa de espécies de árvores e lianas, indicando que espécies de diferentes formas de vida podem se ajustar ao maior espectro de recursos presente em regiões tropicais, aumentando a produtividade local (Loreau et al 2001, Cardinale et al 2007). Já a SRPR unimodal seria decorrente da limitação de recursos (Tillman & Pacala 1993, Rosenzweig 1995) para as lianas, provavelmente relacionados à habilidade de colonizar forófitos e à disponibilidade de luz (Schnitzer & Bongers 2002, Nesheim & Økland 2007) e de sua capacidade de reprodução clonal (Nabe-Nielsen & Hall 2002, Laanisto et al. 2008), implicando em grande exclusão competitiva (Winkler & Fischer 1999, Oborny et al. 2000). Sugerimos análises de metadados de levantamentos de riqueza e biomassa de lianas em diferentes ambientes, para averiguar se um maior “pool” de espécies pode levar a uma SRPR monotônica (Laanisto et al 2008) também para as lianas.

Com o cenário de maior acúmulo de CO₂ (IPCC 2007) estudos prevêem que as florestas tropicais serão mais dinâmicas, com menor acúmulo de biomassa e perda de árvores maiores diminuindo o estoque de carbono nas florestas (Körner 2004, Phillips et al. 2005). Estudos posteriores devem abordar a influência da maior dinâmica florestal na biodiversidade, pois poderá haver dominância de espécies com baixa densidade de madeira (Keeling & Phillips 2007) e de lianas (Phillips et al. 2005).

Agradecimentos

Este trabalho foi parcialmente financiado pela Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo (FAPESP) no âmbito do Projeto Temático Gradiente Funcional (Processo 03/12595-7), que integra o Programa BIOTA/FAPESP - O Instituto Virtual da Biodiversidade (www.biota.org.br), Autorização COTEC/IF 41.065/2005 e autorização IBAMA/CGEN 093/2005. Agradecemos André L.C. Rochelle, Luciana F. Alves e Simone A. Vieira por disponibilizarem os dados referentes às árvores da área, ao Prof. Dr. Flavio A. M. dos Santos pela ajuda estatística e a CAPES pela Bolsa concedida ao primeiro autor.

Referências Bibliográficas

- Aarsen, LW (2004) Interpreting Co-Variation in Species Richness and Productivity in Terrestrial Vegetation: Making Sense of Causations and Correlations at Multiple Scales. *Folia Geobotanica* 39: 385–403.
- Abrams PA (1995) Monotonic or unimodal diversity – productivity gradients: what does competition theory predict? *Ecology* 76: 2019–2027.
- Al-Mufti MM, Sydes CL, Furness SB, Grime JP, Band SR (1977) A quantitative analysis of shoot phenology and dominance in herbaceous vegetation. *Journal of Ecology* 65: 759–791.
- Arnaud-Haond S, Duarte CM, Alberto F, Serrão EA (2007) Standardizing methods to address clonality in population studies. *Molecular Ecology* 16: 5115–5139.
- Bond EM, Chase JM (2002) Biodiversity and ecosystem functioning at local and regional spatial scales. *Ecology Letters* 5: 467–470.
- Caballé G (1993) Liana structure, function and selection: a comparative study of xylem cylinders of tropical rain forest species in Africa and America. *Botanical Journal of the Linnean Society* 113: 41-60.
- Caiafa AN, Martins FR (2007) Taxonomic identification, sampling methods, and minimum size of the tree sampled: implications and perspectives for studies in the Brazilian Atlantic Rainforest. *Functional Ecosystems and Communities* 1: 95-104.
- Cardinale BJ, Wright JP, Cadotte MW, Carroll IT, Hector A, Srivastava DS, Loreau M, Weis JJ (2007) Impacts of plant diversity on biomass production increase through time because of species complementarity. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 104(46): 18123-18128.
- Cavender-Bares J, Ackerly DD, Baum DA, Bazzaz FA (2004) Phylogenetic overdispersion in Floridian oak communities. *American Naturalist* 163:823-843.
- Chase JM, Leibold MA (2002) Spatial scale dictates the productivity-biodiversity relationship. *Nature*, 416, 427–430.
- DeWalt SJ, Chave J (2004) Structure and biomass of four lowland neotropical forests. *Biotropica* 36: 7-19.
- Fargione J, Tilman D, Dybzinski R, Lambers JHR, Clark C, Harpole WS, Knops JMH, Reich PB, Loreau M (2007) From selection to complementarity: shifts in the causes of biodiversity–

- productivity relationships in a long-term biodiversity experiment. *Proceedings of the Royal Society B* 274:871–876
- Gentry AH (1991) The distribution and evolution of climbing plants. Pp. 3–49 in Putz FE, Mooney HA (eds). *The biology of vines*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Gerwing JJ, Schnitzer SA, Burnham RJ Bongers F, Chave J, DeWalt SJ, Ewango, CEN, Foster R, Kenfack D, Martínez-Ramos M, Parren M, Parthasarathy N, Pérez-Salicrup DR, Putz FE, Thomas DW (2006) A standard protocol for liana censuses. *Biotropica* 38: 256–261.
- Gillman LN, Wright SD (2006) The influence of productivity on the species richness of plants: a critical assessment. *Ecology*, 87(5): 1234–1243.
- Grace JB (1999). The factors controlling species density in herbaceous plant communities: an assessment. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 2: 1–28.
- Grace JB, Anderson TM, Smith MD, Seabloom E, Andelman SJ, Meche G, Weiher E, Allain LK, Jutila H, Sankaran M, Knops J, Ritchie M, Willig MR (2007) Does species diversity limit productivity in natural grassland communities? *Ecology Letters* 10: 680–689.
- Grime JP (1973) Control of species diversity in herbaceous vegetation. *Journal of Environmental Management* 1: 151–167.
- Grime JP (1979) *Plant strategies and vegetation processes*. John Wiley & Sons.
- Gross K, Cardinale BJ (2007) Does species richness drive community production or vice versa? Reconciling historical and contemporary paradigms in competitive communities. *American Naturalist* 170: 207–220.
- Guo Q, Berry WL (1998) Species Richness and Biomass: Dissection of the Hump-shaped relationships. *Ecology* 79(7):2555–2559.
- Hector A, Schmid B, Beierkuhnlein C, Caldeira MC, Diemer M, Dimitrakopoulos PG, Finn JA, Freitas H, Giller PS, Good J, Harris R, Högberg P, Huss-Danell K, Joshi J, Jumpponen A, Körner C, Leadley PW, Loreau M, Minns A, Mulder CPH, O'Donovan G, Otway SJ, Pereira JS, Prinz A, Read DJ, Scherer-Lorenzen M, Schulze E-D, Siamantziouras, A-SD, Spehn EM, Terry AC, Troumbis AY, Woodward FI, Yachi S, Lawton JH (1999) Plant Diversity and Productivity Experiments in European Grasslands. *Science* 286: 1123–1127.
- Huston MA (1994) *Biological diversity. The coexistence of species on changing landscape*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.

- Huston MA (1999) Local processes and regional patterns: appropriate scales for understanding variation in the diversity of plants and animals. *Oikos* 86:393–401.
- Hutchinson GE (1957) Concluding Remarks. *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology* 22: 415–27.
- Hyams D (1993) CurveExpert 1.3: A comprehensive curve fitting system for Windows. Starkville, USA.
- IBGE - Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística (1992). Manual técnico da vegetação brasileira. Fundação Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística, Série Manuais Técnicos em Geociências. Rio de Janeiro.
- IBGE - Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística (2004) Mapa de Biomas do Brasil – Primeira aproximação. Fundação Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística, Série Manuais Técnicos em Geociências. Rio de Janeiro. Disponível em ftp://ftp.ibge.gov.br/Cartas_e_Mapas/Mapas_Murais/
- IPCC - International Panel on Climate Change (2007) Climate change 2007: Synthesis report. IPCC Plenary XXVII. Valencia, Espanha.
- Keeling HC, Phillips OL (2007) The global relationship between forest productivity and biomass. *Global Ecology and Biogeography* 16: 618-631.
- Körner C (2004) Through enhanced tree dynamics carbon dioxide enrichment may cause tropical forests to lose carbon. *Philosophical Transactions of the Royal Society B* 359: 493–498.
- Laanisto L, Urbas P, Pärtel M (2008) Why does the unimodal species richness–productivity relationship not apply to woody species: a lack of clonality or a legacy of tropical evolutionary history? *Global Ecology and Biogeography* 17(3): 320-326.
- Liira J, Zobel K (2000) The species richness–biomass relationship in herbaceous plant communities: what difference does the incorporation of root biomass data make? *Oikos* 91: 109–114.
- Loreau M, Naeem S, Inchausti P, Bengtsson J, Grime JP, Hector A, Hooper DU, Huston MA, Raffaelli D, Schmid B, Tilman D, Wardle DA (2001) Biodiversity and Ecosystem Functioning: Current Knowledge and Future Challenges. *Science* 294: 804-808.
- Magurran AE (1988) *Ecological Diversity and its Measurement*. Croom Helm, London, United Kingdom.

- Mittelbach GG, Scheiner SM, Steiner CF (2003) What is the observed relationship between species richness and productivity? Reply. *Ecology*, 84(12): 3390–3395.
- Mittelbach GG, Steiner CF, Scheiner SM, Gross KL, Reynolds HL, Waide RB, Willig MR, Dodson SI, Gough L (2001) What is the observed relationship between species richness and productivity? *Ecology* 82: 2381–2396.
- Mueller-Dombois D, Ellenberg H (1974). *Aims and methods for vegetation ecology*. John Wiley & Sons, New York, USA.
- Myers N, Mittermeier RA, Mittermeier CG, Fonseca GAB, Kent J (2000) Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403: 852-858.
- Nabe-Nielsen J, Hall P (2002) Environmentally induced clonal reproduction and life history traits of the liana *Machaerium cuspidatum* in an Amazonian rain forest, Ecuador. *Plant Ecology* 162: 215-226.
- Nesheim I, Økland RH (2007) Do vine species in neotropical forests see the forest or the trees? *Journal of Vegetation Science* 18: 395-404.
- Oborny B, Kun A, Czaran T, Bokros S (2000) The effect of clonal integration on plant competition for mosaic habitat space. *Ecology* 81(12): 3291-3304.
- Oksanen J (1996) Is the humped relationship between species richness and biomass an artefact due to plot size? *Journal of Ecology* 84:293-295.
- Parsons RF (2006) Notes on the origins of Australian desert vines. *Adansonia* 28 (2): 405-412.
- Pärtel M, Laanisto L, Zobel M (2007) Contrasting Plant Productivity–Diversity Relationships across latitude: The Role of Evolutionary History. *Ecology* 88(5): 1091–1097.
- Peet RK (1974) The measurement of species diversity. *Annual review of ecology and systematic* 5: 285-307.
- Peñalosa J (1984) Basal branching and vegetative spread in two tropical rain forest lianas. *Biotropica* 16: 1-9.
- Putz FE (1984) The natural history of lianas on Barro Colorado Island, Panama. *Ecology* 65:1713-1724.
- Richards PW (1998) *The Tropical Rain Forest*. Cambridge University Press, Cambridge, 2nd Edition. p 126-135.

- Rochelle ALC, Martins FR (n. publ.) Estrutura e Diversidade da Comunidade Arbórea de um trecho da Floresta Ombrófila Densa Submontana, no Parque Estadual da Serra do Mar, município de Ubatuba, estado de São Paulo.
- Rosenberg MS (2008) PASSAGE. Pattern analysis, spatial statistics, and geographic exegesis Version 2.0.5.14. Department of Biology, Arizona State University, Tempe, AZ
- Rosenzweig ML (1995) Species diversity in space and time. Cambridge University Press. Cambridge, United Kingdom.
- Rosenzweig ML, Abramsky Z (1993) How are diversity and productivity related? – In: Ricklefs, RE, Schluter D (eds) Species diversity in ecological communities: historical and geographical perspectives. University of Chicago Press, pp. 52–65.
- Safford HD, Rejmánek M, Hadac E (2001) Species pools and the ‘‘hump-back’’ model of plant species diversity: an empirical analysis at a relevant spatial scale. *Oikos* 95:282-290.
- Santos FAM (2008) ANCOVA 33 – Software. Aplicativo para MS-DOS.
- Scarano FR (2002) Structure, function and floristic relationships of plant communities in stressful habitats marginal to the Brazilian Atlantic rain forest. *Annals of Botany* 90: 517-524.
- Schnitzer SA, Bongers F (2002) The ecology of lianas and their role in forests. *Trends in Ecology & Evolution* 17(5): 223-230.
- Schnitzer SA, Carson WP (2001) Treefall gaps and the maintenance of species diversity in a tropical forest. *Ecology* 82: 913–919.
- Schnitzer SA, Kuzee ME, Bongers F (2005) Disentangling above-and below-ground competition between lianas and trees in a tropical forest. *Journal of Ecology* 93:1115–1125
- Shepherd GJ (2008) Fitopac 2.0. Departamento de Botânica. Unicamp. Campinas.
- Slingsby JA, Verboom GA (2006) Phylogenetic relatedness limits co-occurrence at fine spatial scales: evidence from the Schoenoid sedges (Cyperaceae: Schoeneae) of the Cape Floristic Region, South Africa. *American Naturalist* 168:14-27.
- Stevens GC (1987) Lianas as structural parasites: The *Bursera simaruba* example. *Ecology* 68(1): 77-81.
- Thomas G, Clay D (2000) Biodap – Ecological diversity and its measurement. Ed. Resource Conservation Fundy National Park. New Brunswick, Canada. Available in: <<http://nhsbig.inhs.uiuc.edu/populations/bio-dap.zip>>

- Tilman D (1982) Resource competition and community structure. Princeton University Press, Princeton, New Jersey, USA.
- Tilman D, Pacala S (1993) The maintenance of species richness in plant communities. Pp. 13-25 In: Ricklefs RE, Schluter D (eds), Species diversity in ecological communities. University of Chicago Press, Chicago.
- van Melis J, Martins FR (n. publ.) Biomassa aérea de lianas em florestas neotropicais e suas relações com variáveis climáticas, geográficas e estruturais.
- Venail PA, Maclean RC, Bouvier T, Brockhurst, MA, Hochberg ME, Mouquet N (2008) Diversity and productivity peak at intermediate dispersal rate in evolving metacommunities. *Nature* 452(13): 210-215.
- Waide RB, Willig MR, Steiner CF, Mittelbach G, Gough L, Dodson SI, Juday GP, Parmenter R (1999) The Relationship between Productivity and Species Richness. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 30: 257-300.
- Whittaker RJ, Heegaard E (2003) What is the observed relationship between species richness and productivity? *Comment. Ecology*, 84(12): 3384–3390.
- Winkler E, Fischer M (1999) Two fitness measures for clonal plants and the importance of spatial aspects. *Plant Ecology* 141 (1-2): 191-199.
- Zar JH (1999) Biostatistical analysis. Prentice Hall, Upper Saddle River.
- Zobel K, Liira J (1997) A Scale-Independent Approach to the Richness vs Biomass Relationship in Ground-Layer Plant Communities. *Oikos* 80 (2): 325-332.

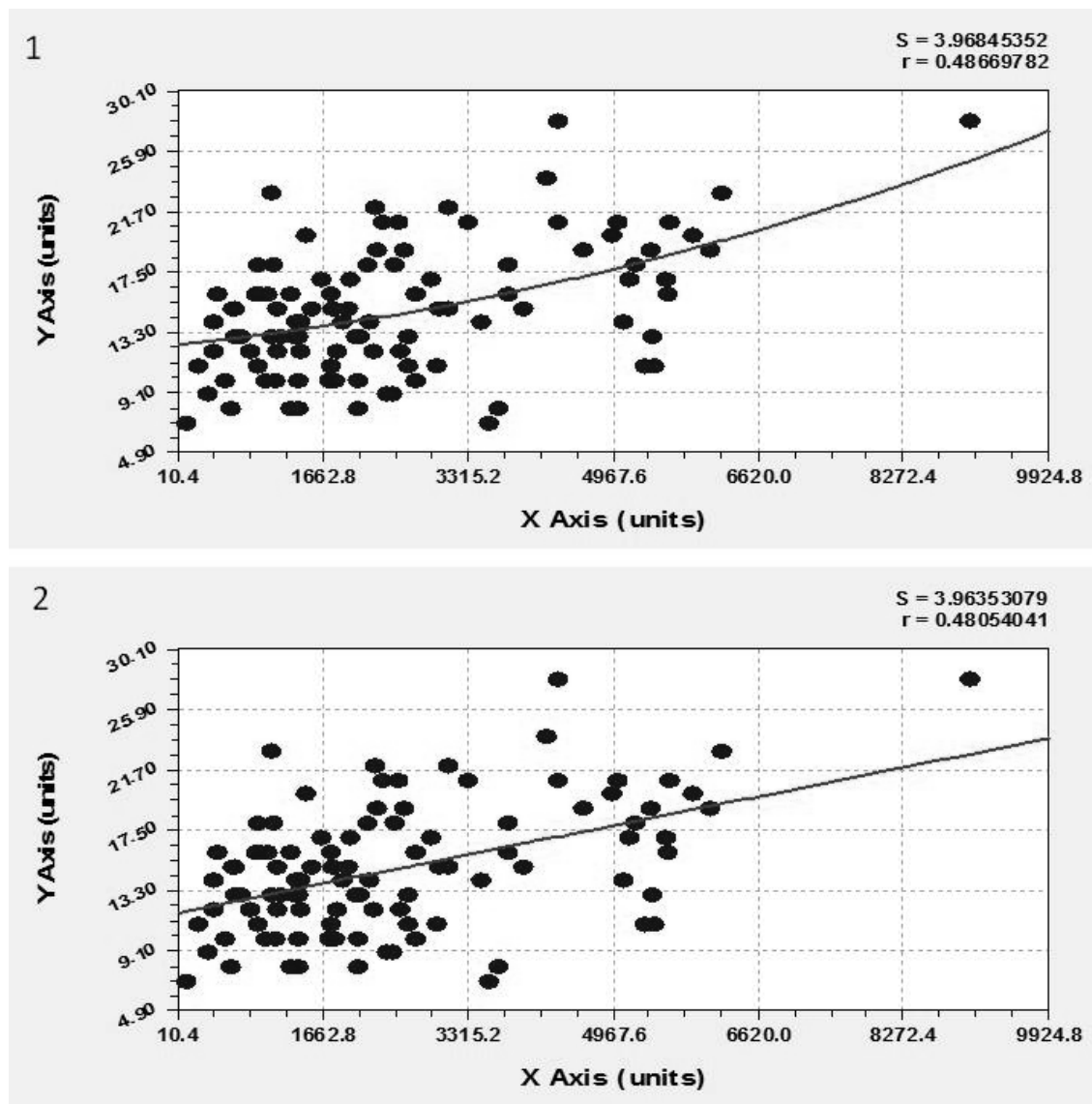


Figura 1 – Relação entre a riqueza e a biomassa aérea de árvores: 1 - modelo quadrático, 2 - modelo linear. S: erro padrão; r: coeficiente de correlação de Pearson. Eixo X: Biomassa aérea (g); Eixo Y: Riqueza de espécies.

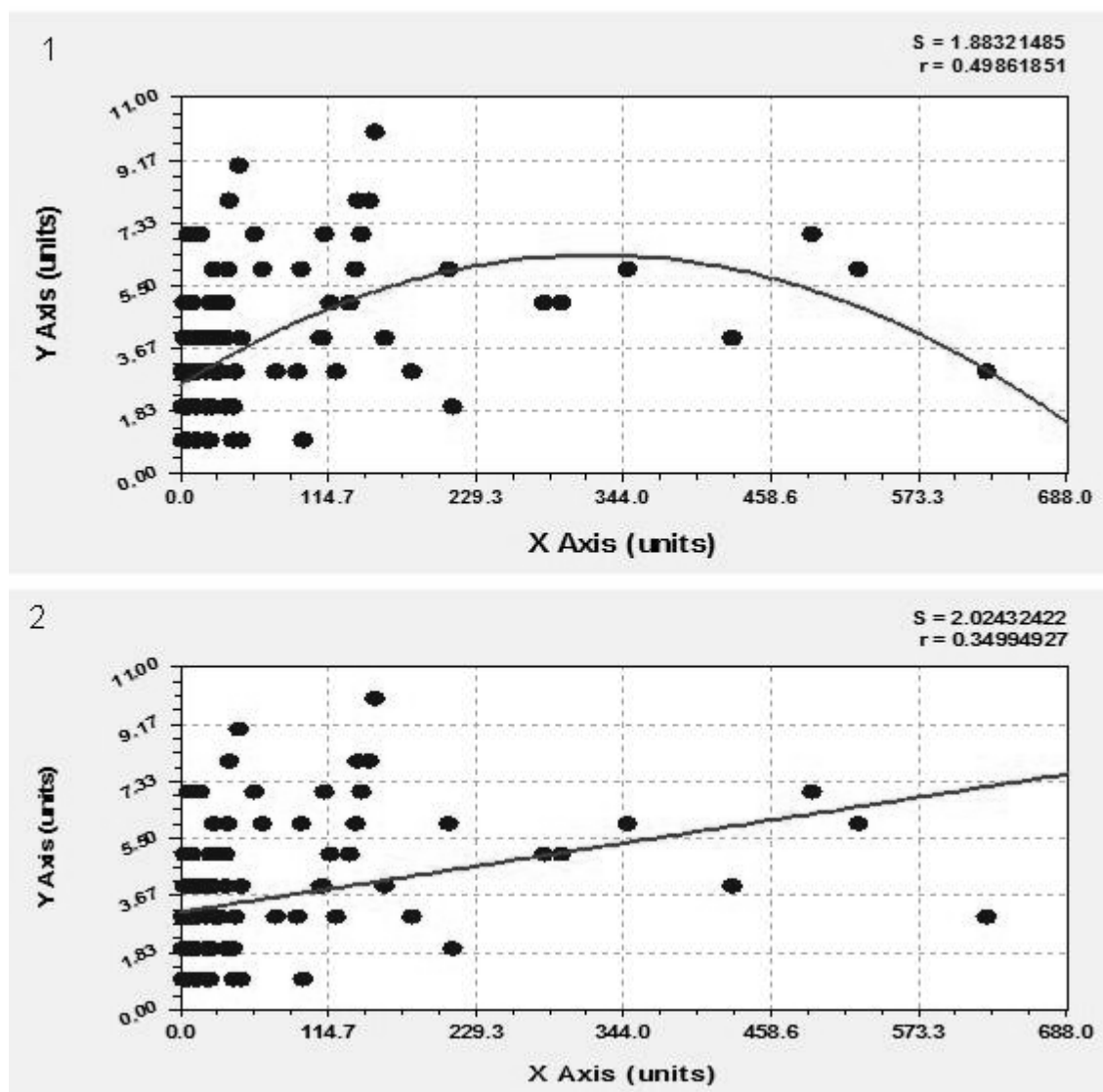


Figura 2 – Relação entre a riqueza e a biomassa aérea de lianas: 1 – modelo quadrático; 2 – modelo linear. S: erro padrão; r: coeficiente de correlação de Pearson. Eixo X: Biomassa aérea (g); Eixo Y: Riqueza de espécies.

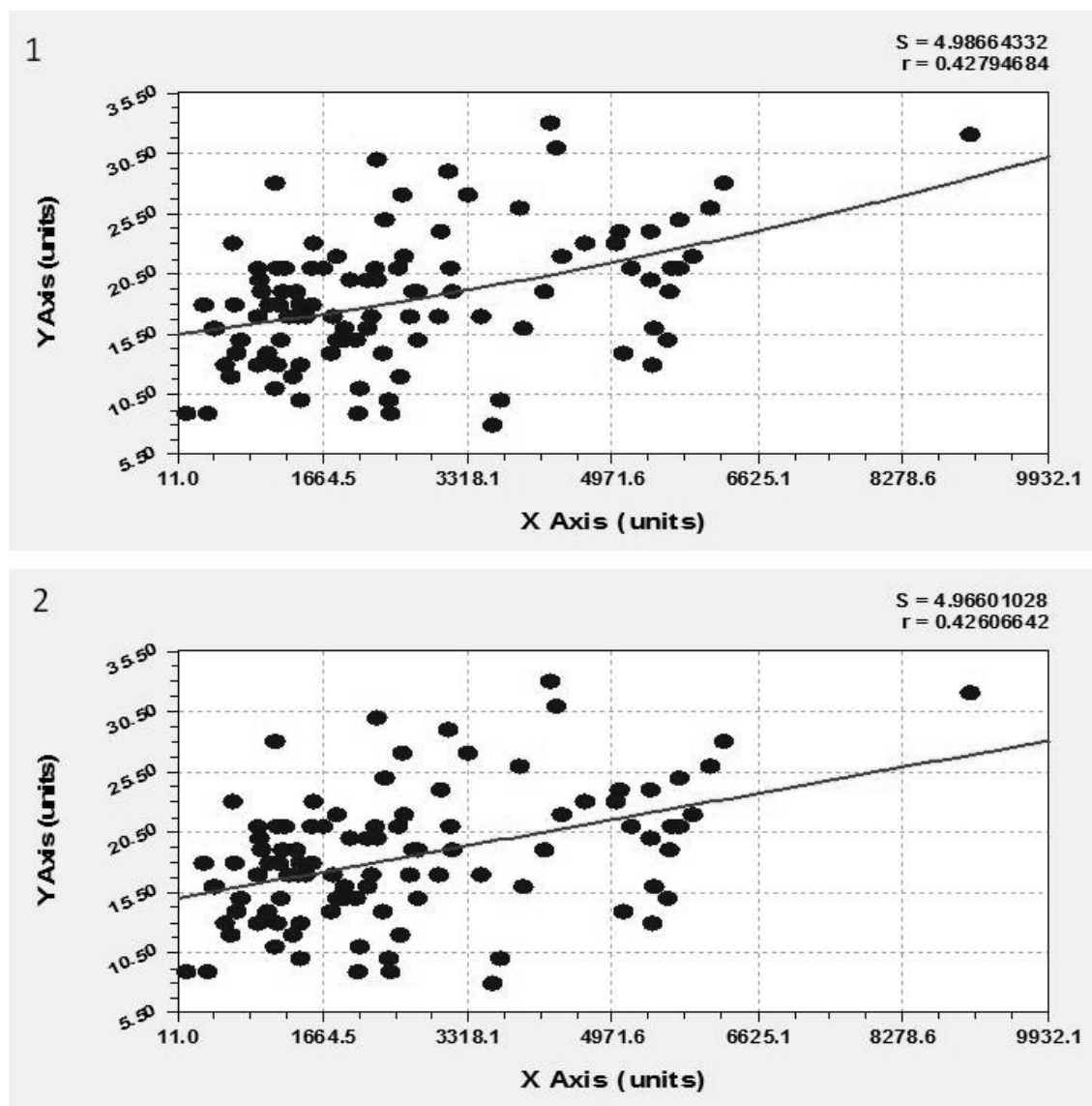


Figura 3 – Relação entre a riqueza total e a biomassa aérea total: 1 – modelo quadrático; 2 - modelo linear. S: erro padrão; r: coeficiente de correlação de Pearson. Eixo X: Biomassa aérea (g); Eixo Y: Riqueza de espécies.

Tabela 1 – Valores dos parâmetros das regressões lineares da riqueza com a biomassa do conjunto de árvores e lianas (regressão 1) e apenas das árvores (regressão 2). Coeficientes: intercepto (a), inclinação (b) e explicação (r^2). Todos os valores foram significativos ($p < 0.0001$).

Regressão 1	coeficiente	erro padrão	Regressão 2	coeficiente	erro padrão
A	14.8418	0.8822	A	11.7682	0.6988
B	0.0013	0.0004	B	0.0012	0.0002
r^2	0.1903		r^2	0.2309	

Tabela 2 – Valores do coeficiente de correlação pelos testes simples e parcial (mp) de Mantel. Riqueza: árvores (espécies de árvores por parcela), lianas (espécies de lianas por parcela) e total (espécies de árvores + lianas por parcela). Biomassa: AAGB (biomassa aérea de árvores por parcela), LAGB (biomassa aérea de lianas por parcela) e TAGB (biomassa aérea de árvores e lianas por parcela). Os testes parciais consideraram a matriz de abundância como estabilizadora. Todos os valores foram significativos ($p < 0.05$).

Riqueza\Biomassa	AAGB	LAGB	TAGB
Árvores	0.266		
Árvores (mp)	0.144		
Lianas		0.1636	
Lianas (mp)		0.1465	
Total			0.201
Total (mp)			0.140

ANEXO A

Tabela fitossociológica das lianas. N: Densidade; RelD: Densidade Relativa; AbsF: Frequência Absoluta; RelF: Frequência relativa; AbsDo: Dominância Absoluta; RelDo: Dominância Relativa; IVI: Índice de Valor de Importância. Espécies ordenadas pelos valores de IVI.

Espécie	N	RelD	AbsF	RelF	AbsDo	RelDo	IVI
<i>Adenocalymma comosum</i> (Cham.) DC.	61	11.6	38	10.98	0.03	5.12	27.7
<i>Forsteronia refracta</i> Müll.Arg.	41	7.79	27	7.8	0.06	10.84	26.44
<i>Condylocarpon ishtmicum</i> (Vell.) A.DC.	54	10.27	21	6.07	0.04	6.78	23.12
<i>Forsteronia australis</i> Müll.Arg.	32	6.08	23	6.65	0.05	10.22	22.95
<i>Forsteronia leptocarpa</i> (Hook. & Arn.) A.DC.	27	5.13	16	4.62	0.05	10.28	20.04
<i>Paullinia</i> sp	28	5.32	14	4.05	0.04	7.71	17.08
<i>Marcgravia polyantha</i> Delpino	23	4.37	21	6.07	0.02	4.19	14.64
<i>Machaerium declinatum</i> (Vell.) Stellfeld	27	5.13	16	4.62	0.03	4.83	14.59
<i>Dalbergia frutescens</i> (Vell.) Britton	10	1.9	6	1.73	0.03	5.42	9.06
<i>Paullinia trigonia</i> Vell.	12	2.28	10	2.89	0.02	3.23	8.4
<i>Elachyptera micrantha</i> (Cambess.) A.C. Sm.	19	3.61	11	3.18	0.01	1.28	8.07
<i>Heteropsis rigidifolia</i> Engl.	18	3.42	11	3.18	0	0.73	7.33
<i>Strychnos brasiliensis</i> (Spreng.) Mart.	5	0.95	5	1.45	0.02	3.86	6.26
<i>Mikania lundiana</i> DC.	10	1.9	5	1.45	0.01	2.61	5.96
<i>Wilbrandia ebracteata</i> Cogn.	12	2.28	8	2.31	0	0.74	5.33
<i>Heteropterys nitida</i> (Lam.) DC.	10	1.9	8	2.31	0	0.88	5.09
<i>Anemopaegma chamberlaynii</i> (Sims.) Bur. & K. Schum.	9	1.71	5	1.45	0.01	1.35	4.5
<i>Trigonia nivea</i> Cambess.	5	0.95	4	1.16	0.01	2.15	4.26
aff. <i>Pfaffia</i> sp	11	2.09	3	0.87	0	0.91	3.86
<i>Tetrastylis ovalis</i> (Vell. ex M. Roem.) Killip	6	1.14	5	1.45	0.01	1.06	3.64
<i>Pristimera cf celastroides</i> (Kunth) A.C.Sm.	5	0.95	5	1.45	0	0.9	3.29
<i>Machaerium uncinatum</i> (Vell.) Benth.	5	0.95	5	1.45	0	0.85	3.24
<i>Bauhinia microstachya</i> (Raddi) J.F.Macbr.	3	0.57	2	0.58	0.01	2	3.15
<i>Chondodendron platyphilla</i> Miers	6	1.14	5	1.45	0	0.46	3.04
<i>Paullinia bicorniculata</i> Sommer	6	1.14	4	1.16	0	0.59	2.88
<i>Machaerium lanceolatum</i> (Vell.) J.F.Macbr.	5	0.95	5	1.45	0	0.25	2.64
aff. Icacinaceae	5	0.95	3	0.87	0	0.79	2.61
<i>Machaerium dimorphandrum</i> Hoehne	3	0.57	1	0.29	0.01	1.52	2.38
<i>Abuta selloana</i> Eichler	3	0.57	2	0.58	0.01	1.21	2.36
<i>Coccoloba</i> sp	3	0.57	3	0.87	0	0.79	2.22
<i>Dolichandra uncata</i> (Andrews) L.G.Lohmann	4	0.76	4	1.16	0	0.27	2.19
<i>Mikania</i> sp2	3	0.57	3	0.87	0	0.61	2.04
<i>Salacia elliptica</i> (Mart. ex Schult.) G.Don.	4	0.76	3	0.87	0	0.2	1.82
<i>Mendoncia velloziana</i> Mart.	4	0.76	3	0.87	0	0.16	1.79

Espécie	N	RelD	AbsF	RelF	AbsDo	RelDo	IVI
<i>Solanum</i> sp1	5	0.95	2	0.58	0	0.2	1.73
<i>Bauhinia angulosa</i> Vogel	2	0.38	2	0.58	0	0.52	1.48
Malpighiaceae sp2	2	0.38	2	0.58	0	0.52	1.48
<i>Paullinia seminuda</i> Radlk.	2	0.38	2	0.58	0	0.32	1.28
<i>Dioclea</i> sp	3	0.57	2	0.58	0	0.08	1.23
<i>Mikania</i> sp1	2	0.38	2	0.58	0	0.25	1.2
<i>Prestonia riedelii</i> (Müll. Arg.) Markgr.	2	0.38	2	0.58	0	0.21	1.17
<i>Anthodon</i> cf. <i>decussatum</i> Ruiz & Pav.	2	0.38	2	0.58	0	0.19	1.15
Malpighiaceae sp1	2	0.38	2	0.58	0	0.11	1.07
<i>Tontelea</i> cf. <i>martiana</i> (Miers) A.C. Sm.	2	0.38	2	0.58	0	0.08	1.04
<i>Passiflora sidaefolia</i> M.Roem.	3	0.57	1	0.29	0	0.17	1.03
<i>Peritassa hatschbachii</i> Lombardi	1	0.19	1	0.29	0	0.49	0.97
<i>Heteropterys</i> sp	1	0.19	1	0.29	0	0.46	0.93
<i>Tontelea miersii</i> (Peyr.) A.C. Sm.	1	0.19	1	0.29	0	0.24	0.72
<i>Schwartzia brasiliensis</i> (Choisy) Bedell ex Gir.-Cañas	1	0.19	1	0.29	0	0.22	0.7
<i>Aristolochia paulistana</i> Hoehne	1	0.19	1	0.29	0	0.21	0.69
Morto	1	0.19	1	0.29	0	0.19	0.67
<i>Acacia</i> sp	1	0.19	1	0.29	0	0.15	0.63
<i>Cissus paullinifolia</i> Vell.	1	0.19	1	0.29	0	0.14	0.61
<i>Pristimera nervosa</i> (Miers) A.C. Sm.	1	0.19	1	0.29	0	0.09	0.57
<i>Acacia paniculata</i> Willd.	1	0.19	1	0.29	0	0.06	0.54
<i>Friedericia</i> sp	1	0.19	1	0.29	0	0.05	0.53
<i>Paullinia spicata</i> Benth.	1	0.19	1	0.29	0	0.05	0.53
<i>Dalbergia lateriflora</i> Benth.	1	0.19	1	0.29	0	0.04	0.52
<i>Hyperbaena domingensis</i> (DC.)Benth.	1	0.19	1	0.29	0	0.04	0.52
<i>Solanum</i> sp2	1	0.19	1	0.29	0	0.04	0.52
<i>Cissampelos andromorpha</i> DC.	1	0.19	1	0.29	0	0.03	0.51
<i>Friedericia rego</i> (Vell.) L.G.Lohmann	1	0.19	1	0.29	0	0.03	0.51
<i>Hiraea</i> sp	1	0.19	1	0.29	0	0.02	0.5
Malpighiaceae sp3	1	0.19	1	0.29	0	0.02	0.5
<i>Cheiloclinium serratum</i> (Cambess.) A.C. Sm.	1	0.19	1	0.29	0	0.02	0.49

CONSIDERAÇÕES FINAIS

Os assuntos debatidos nos dois capítulos demonstraram a importância de levarmos em consideração as lianas em estudos ecológicos em florestas tropicais. O primeiro capítulo demonstrou que há importância das variáveis geográficas e climáticas nos valores relativos ao total e absolutos de LAGB. Mas futuros estudos devem abordar nessa mesma escala, fatores biogeográficos e de dinâmica, levantando as seguintes hipóteses: a) Florestas semidecíduas possuem maiores valores absolutos e relativos de LAGB devido às espécies caducifólias?; b) Os valores de LAGB têm aumentado devido a interferências antrópicas ou do clima? Ou estão se mantendo aproximadamente os mesmos?; c) se homogeneizarmos os algoritmos utilizados para estimar LAGB e o método de amostragem (área amostral, unidade amostral) ao longo da região Neotropical, encontraríamos que a sazonalidade de precipitação é a variável ambiental mais importante?

Ainda no primeiro capítulo, verificamos que a abundância de árvores esteve relacionada com a abundância de lianas de menor calibre, mas só pudemos fazer inferências sobre tal constatação, através de eco-unidades. Apesar de não termos observado grandes áreas de clareiras, como descritas na literatura (Putz 1984, Schnitzer & Carson 2001), em parte devido às condições topográficas da região (Aranha 2008). Não encontramos relação entre a biomassa arbórea presente na parcela com a biomassa de lianas presente na mesma parcela, apesar de constatarmos que as maiores lianas ocorrem nas maiores árvores. Ponderamos que a baixa ocorrência de forófitos (20.31% das árvores que foram assim caracterizadas) não ocasione a correlação direta entre sítios com maior valor de LAGB e sítios com maior valor de AAGB. Também encontramos que a abundância dos tipos arborescentes sem fuste não caracterizaram a menor abundância ou biomassa de lianas, ao contrário ao que foi observado na Amazônia (Nogueira 2006).

Com esses resultados, novas hipóteses podem ser feitas: a) É observada a constância de LAGB ao longo das eco-unidades? Considerando que em fases de reestruturação encontramos uma grande abundância de pequenas lianas que num todo somam uma grande LAGB, e em fases de floresta madura encontramos grandes lianas que representam significativamente a LAGB, encontraríamos a constância nos valores de LAGB ou uma relação bimodal entre LAGB e as eco-unidades?; b) A distribuição de árvores grandes acarreta na variação de LAGB local? Pois se as grandes lianas (contribuintes significativas na LAGB) tendem a ocorrer nas maiores árvores (Phillips et al. 2002) então as maiores árvores condicionariam a picos nos valores de LAGB; c)

Os tipos arborescentes sem fuste possuem co-ocorrência com as lianas no bioma da mata Atlântica, ao contrário do que foi encontrado em outras florestas neotropicais (Nogueira 2006).; d) Variáveis abióticas (microtopografia, solos, luz) estariam correlacionadas com a abundância e LAGB na escala local analisada?

No segundo capítulo obtivemos resultados interessantes acerca da relação entre riqueza e produtividade, pois diferentes componentes lenhosos em uma floresta tropical apresentaram tanto uma SRPR unimodal (para as lianas) quanto monotônica (para as árvores e total). Sendo configurada exclusão competitiva em lugares mais produtivos devido à limitação de recursos (Rosenzweig 1995) para as lianas, provavelmente a disponibilidade por forófitos e por luz (ou pela característica clonal desta sinúsia). E um ajuste ao maior espectro de recursos, que aumentaria a produtividade local (Loreau et al. 2001, Cardinale et al. 2007), configurando uma SRPR linear e positiva quando consideramos as árvores e o conjunto de árvores e lianas, apesar de uma parte da comunidade ser considerada como competitiva e clonal, o que configuraria a coexistência parcimoniosa das espécies de árvores e de lianas na floresta amostrada.

A partir desses resultados algumas perguntas podem ser feitas: a) Para averiguar se o maior “pool” de espécies em um determinado local atribui uma SRPR monotônica (Laanisto et al. 2008) também para as lianas, análises de meta-dados de levantamentos de riqueza e biomassa de lianas em diferentes ambientes apontarão diferentes SRPR?; b) O centro de origem e diversidade das trepadeiras no bioma da Mata Atlântica é a floresta ombrófila densa?; c) As lianas são clonais no bioma da Mata Atlântica?; d) Florestas tropicais onde a ocorrência de lianas e árvores não é parcimoniosa (locais perturbados) a SRPR encontrada seria unimodal ou continuaria a ser linear e positiva?

É de interesse geral a relação encontrada entre riqueza e produtividade em ambientes naturais, pois poderá fornecer fortes argumentos para a conservação da biodiversidade e a não perturbação das áreas naturais. O estudo das lianas nas florestas tropicais é de fundamental interesse, não somente acadêmico, mas também para a conservação não perturbada dos poucos fragmentos existentes, principalmente do bioma da Mata Atlântica e para os processos envolvidos nas mudanças climáticas e efeitos antrópicos.

Referências Bibliográficas

- Aranha BA (2008) Determinismo ambiental e estocacidade em uma comunidade do sobosque da Floresta Atlântica. Tese de Mestrado. Biologia vegetal, Unicamp
- Cardinale BJ, Wright JP, Cadotte MW, Carroll IT, Hector A, Srivastava DS, Loreau M, Weis JJ (2007) Impacts of plant diversity on biomass production increase through time because of species complementarity. *Proc Natl Acad Sci U S A* 104(46):18123-8.
- Laanisto L, Urbas P, Pärtel M (2008) Why does the unimodal species richness–productivity relationship not apply to woody species: a lack of clonality or a legacy of tropical evolutionary history? *Global Ecology and Biogeography* 17(3): 320-326.
- Loreau M, Naeem S, Inchausti P, Bengtsson J, Grime JP, Hector A, Hooper DU, Huston MA, Raffaelli D, Schmid B, Tilman D, Wardle DA (2001) Biodiversity and Ecosystem Functioning: Current Knowledge and Future Challenges. *Science* 294: 804-808.
- Nogueira A (2006) Variação da Densidade, Área Basal e Biomassa de Lianas em 64 km² de Floresta de Terra-Firme na Amazônia Central. Dissertação de Mestrado – Instituto Nacional de Pesquisas Amazônicas - INPA/UFAM.
- Phillips OL, Martínez RV, Arroyo L, Baker TR, Killeen T, Lewis SL, Malhi Y, Monteagudo Mendoza AM, David Neillq D, Vargas PN, Alexiades M, Cero'n C, Di Fiore A, Erwinck T, Jardim A, Palacios W, Saldias M, Vinceti B (2002) Increasing dominance of large lianas in Amazonian forests. *Nature* 418:770-774.
- Putz FE (1984) The natural history of lianas on Barro Colorado Island, Panama. *Ecology* 65:1713-1724.
- Rosenzweig ML (1995) Species diversity in space and time. Cambridge University Press. Cambridge, United Kingdom. 436p.
- Schnitzer SA, Carson WP (2001) Treefall gaps and the maintenance of species diversity in a tropical forest. - *Ecology* 82: 913–919