

**INSTITUTO NACIONAL DE PESQUISAS DA AMAZÔNIA**  
**PROGRAMA DE PÓS – GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA**

**INFLUÊNCIA DO SOLO E TOPOGRAFIA SOBRE A  
MORTALIDADE DE ÁRVORES E DECOMPOSIÇÃO DE MADEIRA  
EM UMA FLORESTA DE TERRA-FIRME NA AMAZÔNIA  
CENTRAL**

**JOSÉ JULIO DE TOLEDO**

**MANAUS – AM**  
**SETEMBRO DE 2009**

**INSTITUTO NACIONAL DE PESQUISAS DA AMAZÔNIA**  
**PROGRAMA DE PÓS – GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA**

**INFLUÊNCIA DO SOLO E TOPOGRAFIA SOBRE A  
MORTALIDADE DE ÁRVORES E DECOMPOSIÇÃO DE MADEIRA  
EM UMA FLORESTA DE TERRA-FIRME NA AMAZÔNIA  
CENTRAL**

**JOSÉ JULIO DE TOLEDO**

**ORIENTADOR: DR. WILLIAM ERNEST MAGNUSSON**

**CO-ORIENTADORA: DRA. CAROLINA VOLKMER DE CASTILHO**

**Tese apresentada ao Programa de Pós -  
graduação em Ecologia do Instituto  
Nacional de Pesquisas da Amazônia -  
INPA como parte dos requisitos para  
obtenção do título de doutor em Ecologia.**

**MANAUS – AM**  
**SETEMBRO DE 2009**

T649

Toledo, José Júlio de

Influência do solo e topografia sobre a mortalidade de árvores e decomposição de madeira em uma floresta de terra-firme na Amazônia Central / José Júlio de Toledo.--- Manaus : [s.n.], 2009.

ix, 75 f. il. color.

Tese (doutorado)-- INPA/UFAM, Manaus, 2009

Orientador : William Ernest Magnusson

Co-orientador : Carolina Volkmer de Castilho

Área de concentração : Ecologia

1. Solos – Amazônia. 2. Árvores – Mortalidade. 3. Reserva Florestal Adolpho Ducke (Manaus, AM). 4. Madeira – Decomposição. I. Título.

CDD 19. ed. 574.52642

Sinopse:

A relação da mortalidade de árvores e da decomposição de madeira com características de solo e topografia foi estudada em 72 parcelas permanentes de 1 ha distribuídas em 64 km<sup>2</sup> de floresta de terra-firme na Amazônia Central. Apesar de algumas limitações, variáveis de solo e topografia podem ser utilizadas para aumentar a precisão das estimativas de mortalidade de árvores.

Palavras chave:

Mortalidade de árvores, solo, topografia, decomposição de madeira, especificidade por substrato, Amazônia Central.

## **DEDICATÓRIA**

**Dedico esse trabalho a toda minha família e aos amigos  
que me apoiaram, em especial aos meus pais, Maria da  
Glória e Waldomiro.**

## **Agradecimentos**

A todas as pessoas e instituições que, de alguma forma, contribuíram para minha formação, que me apoiaram e deram suporte para que eu concluísse esse sonho.

Aos meus pais, Maria da Glória e Waldomiro, pelo incentivo, por acreditarem em mim, me darem liberdade de escolha e me apoiarem em todas as situações. Às minhas irmãs Juliana e Juliane e toda minha família, que mesmo de muito longe, me deram força e entusiasmo para prosseguir.

Pelo amor, carinho, paciência e dedicação da minha querida Josi.

Ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico – CNPq, por me conceder a bolsa de doutorado e suporte financeiro através do Projeto Universal (473989/2006-9) e do Projeto PELD (CNPq/PELD #520039/98-0). Ao Instituto Internacional de Educação do Brasil – IEB e Fundação Gordon & Betty Moore, pelo suporte financeiro através do Programa BECA (B/2006/01/BDP/04).

Ao Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia – INPA, Pós - graduação em Ecologia e ao Programa de Pesquisas em Biodiversidade – PPBio pela logística e infraestrutura que possibilitaram a realização dessa pesquisa.

Ao J. Gerley Díaz Castro e ao Jerry Magno F. Penha, que me incentivaram para que ingressasse no mestrado e no doutorado.

Ao “Bill” Magnusson, pela orientação, por sua competência, atenção, seu incentivo e entusiasmo como cientista e professor. Não poderia deixar de comentar a contribuição do seu humor irônico e do estímulo através das perguntas que substituem os cumprimentos usuais por “Já terminou sua tese?”, “Onde está seu artigo?”.

À Carolina V. Castilho, pela sua co-orientação, valiosas sugestões e críticas, enorme atenção e paciência despendidos.

Àqueles que avaliaram meu plano de doutorado e participaram da banca de qualificação com críticas e sugestões que, sem dúvida, aperfeiçoaram esse estudo: Drs. Bruce Nelson; Henrique Nascimento; Eduardo Venticinque (“Dadão”); Niro Higuchi; Jeffrey Chambers; e Dra. Carolina Castilho.

À Nicéia Arruda Barbosa, Edelcílio Marques Barbosa (“Silinho”) e “Carminha” que me acolheram em Manaus desde o início de tudo.

À Maria Julia e Cláudia E. Silva, pela amizade e por todo apoio e atenção.

Aos incansáveis que me ajudaram durante as coletas de dados, debaixo de chuva, carregando peso, subindo ladeiras, superando dificuldades: Francisco A. Santos Araújo “Chico”; Cosmo “Pequeno”; Paulo da Silva Lopes; João Costa Souza (“Joãozinho”); Helena Aguiar; Luiz Felipe P. Morais; Paulo Rodrigo Pinto; Leandro C. Ávila; e Andressa Scabin. Especialmente ao José da Silva Lopes (grande “Seu Zé”) e Ocinei dos Santos Monteiro (grande baixinho “Didi”), dois amigos sempre dispostos, que nunca esmoreceram e por quem sempre serei grato pela imensurável ajuda nas exaustivas incursões de coleta de dados durante mais de dois anos na Reserva Ducke.

Ao pessoal responsável pela segurança da Reserva Ducke: Alquimar; Jonilson; Dênis; Marcelo; Raimundo; Eugênio; “Negão”; “Cabeça de Coã”. Pessoas que além do seu trabalho, nos ajudaram a transportar mantimentos, amostras e equipamentos por quilômetros ao longo das trilhas da reserva.

Às pessoas que cuidaram bem da parte burocrática para que pudéssemos trabalhar com mais calma: Beverly Franklin; “Rosi”; Andresa Melo; Walmira Paz; e Rubem Pereira Barbosa (PELD).

Aos motoristas da Ecologia, João Sá (“Seu João”), e Lorival Santos.

À Elen Carla P. G. Rodrigues, Boanerges S. Filho e Everaldo G. da Silva, pelo apoio junto à Divisão de Suporte às Estações e Reservas do INPA.

Ao pessoal do Centro de Pesquisa de Produtos Florestais – INPA, que fizeram a identificação das amostras de madeira: Dra. Kátia B. Loureiro Ramos; Francisco José de Vasconcellos; e Jorge Alves de Freitas. Pelo suporte técnico e ajuda oferecidos por Jadir de Souza Rocha, Isaac Sidney Benchimol, Valdemir Dantas, Sebastião Carneiro da Cunha, Ray, Amilton Pinheiro Matos, Luis Ramos de Oliveira (“Cobra”), Rivanilson G. Costa, Tertuliano C. Wesem, Tereza M. Farias Bessa, Vania M. O. C. Lima e Cinthya Pontes.

Aos amigos que conheci na Reserva Ducke durante as coletas de campo: Juliana de Souza Araújo; Jorge Luiz P. de Souza; Helder Matheus; Mário; Fabrício Baccaro (“Fabricera”); Bruno Spacek; Diego Sanches; José Tavares; Ayres Lopes.

À Dra. Elizabeth Franklin, Juliana Araújo e Jorge Luiz Souza por disponibilizarem dados de liteira da R. Ducke.

Aos amigos com os quais dividi o mesmo teto, no “Ap do Terror”: Julio Cesar Zaminelli; Adriane Morais (“Dri”); Solledad Novelle (“Sol”); e Cleiton; e no Parque dos Rios: Victor Pazin; Viviane Deslandes; Camila Damasceno; Carlóis Melo; e Solenn Baron (“Sol”).

Aos amigos do Laboratório de Alunos do “Bill”, das antigas: Domingos de Jesus; Julio Daniel; Marcelo Menin; Victor Pazin; e Rafael Arruda; e da atualidade: Helder Matheus; Luciana Erdtmann; Murilo Sversut Dias (“Fiotão”); Pedro Ivo; Flávia Pezzini; e Victor Landeiro.

Aos amigos com os quais passei as alegrias e as agruras do curso de Ecologia no INPA: Ana Carla; Camila Carla; Carlos Leandro; Daniel Munari; Fabiana Audi; Fernando Figueiredo “Nando”; Gabriela Asmus; Juliana “Catu”; Karina Núñez; Luiz Felipe; Manuela Jardim; Marcelo “Brasa”; Marilena Campus “Mari”; Murilo S. Dias; Pedro Lobão; Shanna Bittencurt; Thiago Cardoso; Thiago Orsi; Jean Dalmo; Lilian Procópio; Rodrigo Fadini; Genimar Julião; Daniel “Bero”; “Manô” Borges; Sérgio “Bogão”; e Anselmo Nogueira.

Aos amigos que conheci logo quando cheguei a Manaus: Helena Aguiar; Lilian F. Rodrigues (“Lilica”); Aline Lopez; Joana D’Arc (“Jô”); Carol Roperó; Regiane Saturnino; Rodrigo Fadini; Claudeir; e Robson.

Aos amigos Dionei José da Silva, Manoel do Santos Filho, Annelise Rosenthal Figueiredo, Leandro Cortes e Bruce Marshall.

Ao Ricardo Braga-Neto “Saci”, Joana D’Arc “Jô” e à Dra. Noemia K. Ishikawa por me cederem material bibliográfico.

Ao Murilo, Helder, Thaíse, Juliana Schietti e Flávia Costa, pela amizade e sugestões sobre a tese.

À Dra. Cláudia Keller, nossa dedicada coordenadora da Pós – Graduação em Ecologia.

Aos revisores dessa tese: Drs. Bruce Nelson; Christopher Martius; Flávio Luizão; Jeffrey Chambers; Niro Higuchi; Samir Rolim; e Simone Vieira.

## Sumário

Resumo Geral .....	10
General Abstract .....	11
Introdução Geral .....	12
1 Influência do solo e topografia sobre a mortalidade de árvores em uma floresta de terra-firme na Amazônia Central .....	16
1.1 Resumo .....	16
1.2 Abstract.....	17
1.3 Introdução .....	17
1.4 Material e Métodos.....	21
1.4.1 Área de Estudo.....	21
1.4.2 Delineamento amostral .....	22
1.4.3 Dados de mortalidade .....	23
1.4.4 Características de solo e topografia .....	24
1.4.5 Análise de dados .....	25
1.5 Resultados.....	26
1.5.1 Gradientes de solo e sua relação com topografia.....	26
1.5.2 Mortalidade de árvores e sua relação com solo e topografia.....	27
1.5.3 Efeito do solo e topografia dependente da classe de tamanho.....	30
1.5.4 Modo de morte sua relação com solos e inclinação.....	35
1.6 Discussão .....	37
1.6.1 Mortalidade de árvores e sua relação com solos e topografia .....	37
1.6.2 Relação da mortalidade com gradientes de solo e topografia dependente do tamanho das árvores .....	41
1.6.3 Modo de morte e sua relação com solos e inclinação.....	44
1.6.4 Previsão da mortalidade através da topografia .....	47
1.7 Conclusões.....	48
2 Influência do solo, topografia e substratos sobre a decomposição de madeira na Amazônia Central .....	53
2.1 Resumo .....	53
2.2 Abstract.....	54
2.3 Introdução .....	54
2.4 Materiais e Métodos .....	56
2.4.1 Área de Estudo.....	56
2.4.2 Coleta e análise de dados .....	57
2.5 Resultados.....	59
2.6 Discussão .....	65
2.7 Conclusões.....	70
Discussão Geral .....	70
Referências Bibliográficas.....	74



## Lista de Tabelas e Apêndices

Tabela 1	
<i>Loadings</i> das 15 variáveis de solo nos dois eixos gerados pela Análise de Componentes Principais. ....	27
Apêndice 1.A	
Resultados das regressões múltiplas relacionando gradientes de textura (PCA1), nutrientes do solo (PCA2) e topografia (altitude e inclinação) com a mortalidade de árvores em duas classes de tamanho no primeiro e segundo períodos. ....	49
Apêndice 1.B	
Médias e limites dos intervalos de confiança (IC 95 %) das taxas de mortalidade de árvores calculadas para o período todo em várias classes de tamanho. ....	49
Apêndice 1.C	
Resultados das regressões múltiplas relacionando gradientes de textura (PCA1), nutrientes do solo (PCA2) e inclinação com a mortalidade de árvores calculada para o período todo em várias classes de tamanho. ....	50
Apêndice 1.D	
Resultados das regressões múltiplas relacionando gradientes de textura (PCA1), nutrientes do solo (PCA2) e topografia (altitude e inclinação) com a mortalidade de árvores em duas classes de tamanho no primeiro e segundo períodos. ....	51
Apêndice 1.E	
Resultados das regressões múltiplas relacionando gradientes de textura (PCA1), nutrientes do solo (PCA2) e inclinação com a mortalidade de árvores em duas classes de tamanho de acordo com o modo de morte no primeiro e segundo períodos. ....	52

## Lista de Figuras

Fig. 1.1. Localização da Reserva Florestal Adolpho Ducke e das parcelas (pontos) instaladas ao longo das trilhas de acesso. ....	22
Fig. 1.2. Regressões parciais derivadas de regressões múltiplas relacionando os gradientes de (a) textura (PCA1), (b) nutrientes (PCA2) e (c) altitude sobre a taxa de mortalidade de árvores com $DAP \geq 10$ cm. Inclinação (não mostrada nos gráficos) não foi significativa ( $P > 0,05$ ) no modelo com PCA1 e PCA2 e no modelo separado com altitude. (d) Regressão parcial relacionando o PCA2 com a mortalidade das árvores com $1 \leq DAP < 10$ cm. ....	29
Fig. 1.3. Relação entre os coeficientes angulares padronizados dos gradientes de textura (PCA1), nutrientes (PCA2) do solo e inclinação. Os coeficientes foram gerados através de regressões múltiplas entre a mortalidade de árvores em várias classes de DAP com os gradientes de solo e inclinação. ....	31
Fig. 1.4. Regressões parciais relacionando (a) o gradiente de textura, (b) nutrientes do solo, (c) inclinação e (d) altitude com a taxa de mortalidade das árvores com $1 \leq DAP < 30$ cm. ....	33
Fig. 1.5. Regressões parciais relacionando (a) o gradiente de textura, (b) nutrientes do solo, (c) inclinação e (d) altitude com a taxa de mortalidade das árvores com $1 \leq DAP < 30$ cm calculada para o segundo período. ....	34
Fig. 1.6. Regressões parciais relacionando gradientes de nutrientes do solo (a e b) e inclinação (b e d) com a mortalidade das árvores aparentemente causada pelo vento e chuva para árvores com $5 \leq DAP \leq 30$ cm (a e b) e com $DAP \geq 30$ cm (c e d). ...	36
Fig. 1.7. Modos de morte de árvores em compartimentos topográficos de acordo com características de solo e topografia na Reserva Ducke. ....	46
Fig. 2.1. Regressões parciais relacionando a (a) biomassa arbórea, (b) gradiente de nutrientes do solo, (c) inclinação e (d) liteira fina com a percentagem de madeira decomposta de <i>Couratari guianensis</i> . ....	61
Fig. 2.2. Regressões parciais relacionando a (a) biomassa arbórea, (b) gradiente de nutrientes do solo, (c) inclinação e (d) liteira fina com a média da percentagem de madeira decomposta ponderada pela densidade da madeira das espécies. ....	62
Fig. 2.3. Regressões simples testando o efeito da densidade da madeira da árvore mais próxima sobre a percentagem de madeira decomposta de quatro espécies de árvores: (a) <i>Manilkara huberi</i> ( $F_{1;68} = 0,27$ , $P = 0,59$ ); (b) <i>Couratari guianensis</i> ( $F_{1;69} = 0,11$ , $P = 0,74$ ); (c) <i>Hura crepitans</i> ( $F_{1;69} = 0,02$ , $P = 0,90$ ); e (d) <i>Parkia pendula</i> ( $F_{1;69} = 0,004$ , $P = 0,95$ ). ....	64
Fig. 2.4. Influência do grupo taxonômico (família) da árvore mais próxima sobre a percentagem de madeira decomposta de quatro espécies de árvores: (a) <i>Manilkara huberi</i> ( $F_{7;43} = 2,25$ , $P = 0,05$ ); (b) <i>Couratari guianensis</i> ( $F_{7;44} = 1,07$ , $P = 0,40$ ); (c) <i>Hura crepitans</i> ( $F_{7;44} = 0,73$ , $P = 0,65$ ); e (d) <i>Parkia pendula</i> ( $F_{7;44} = 0,49$ , $P = 0,84$ ). ....	65

## Resumo Geral

A relação da mortalidade de árvores e decomposição de madeira com características do solo e topografia foi investigada em parcelas permanentes distribuídas sobre 64 km<sup>2</sup> de floresta de terra-firme na Reserva Florestal Adolpho Ducke. Foram usadas 72 parcelas estreitas (40 m) e longas (250 m) seguindo a curva de nível do terreno para minimizar a variação interna de solos e topografia. A taxa de mortalidade de árvores com diâmetro à altura do peito (DAP)  $\geq 10$  cm foi de  $1,39 \pm 0,56 \text{ \%.ano}^{-1}$  (média  $\pm$  d.p.) em cinco anos (2003 a 2008). Características do solo (textura e nutrientes) e inclinação explicaram cerca de um quinto da variação das taxas de mortalidade. Terrenos inclinados e áreas com solos arenosos e encharcados apresentaram maior mortalidade do que áreas planas com solos argilosos e bem drenados. A relação de solos e topografia com a mortalidade foi dependente do tamanho das árvores. Baseado nessa relação foi possível separar dois grupos: árvores de pequeno e médio porte ( $1 \leq \text{DAP} < 30$  cm), com mortalidade relacionada da mesma forma com as variáveis de solo e topografia; e árvores de grande porte (DAP  $\geq 30$  cm), com mortalidade sem relação ou relacionada de forma diferenciada com essas variáveis. Tempestades aparentemente contribuíram para aumentar a relação da mortalidade com solos e topografia, pois a ocorrência desse distúrbio foi associada a uma intensificação da relação da mortalidade de árvores aparentemente causada pelo vento e chuva com variáveis de solo e inclinação. Em um ano de experimento, a decomposição da madeira de quatro espécies de árvores com diferentes densidades de madeira (*Manilkara huberi* (Ducke) Standl. – 0,86 g.cm<sup>-3</sup>, *Couratari guianensis* Aubl. – 0,54, *Hura crepitans* L. – 0,32 e *Parkia pendula* Bth. Ex Walp. – 0,29), não foi relacionada com características do solo ou topografia (altitude e inclinação), liteira fina e biomassa arbórea, com exceção de *C. guianensis* que apresentou decomposição fracamente associada com a biomassa arbórea e inclinação. A densidade da madeira e o grupo taxonômico da árvore (DAP  $\geq 30$  cm) mais próxima também não foram relacionados com a decomposição, indicando que esse processo provavelmente está mais associado a organismos decompositores generalistas do que com especialistas associados às árvores mais próximas. Altitude e inclinação explicaram ~ 10 % variação da mortalidade de árvores. Contudo, nenhuma das variáveis foi útil para prever a variação da decomposição de madeira, indicando que a inclusão da topografia contribuirá pouco para aumentar a precisão de modelos de previsão de fluxo de carbono. No entanto, a relação da mortalidade de árvores com a topografia aumentou devido à ocorrência de tempestades, sugerindo que essas variáveis podem ser úteis sob condições de maior instabilidade climática.

Palavras – chave: mortalidade de árvores, solo, topografia, decomposição de madeira, especificidade por substrato, Amazônia Central.

## General Abstract

**Influence of soil and topography on tree mortality and wood decomposition in a *terra-firme* forest in Central Amazonia.** The relationships of tree mortality and wood decomposition with soil and topography were studied in permanent plots distributed over 64 km<sup>2</sup> of *terra-firme* tropical forest in Reserva Florestal Adolpho Ducke. Seventy-two long (250 m) and thin (40 m) plots were installed following altitudinal contours to minimize soil and topographical variation within the plot. The mortality rate of trees with diameter at breast height (DBH)  $\geq 10$  cm was  $1.39 \pm 0.56$  %·year<sup>-1</sup> (mean  $\pm$  s.d.) over a period of five years (2003 to 2008). Soil (texture and nutrients) and slope explained around one fifth of the variation in tree mortality rates. Steep slopes, soils with high sand content and waterlogged soils showed greater mortality rates than flat terrain with well drained clayey soils. The relationship of soil and topography with mortality was dependent on tree size. Using characteristics from this relationship, it was possible to separate trees in two groups: small and medium trees ( $1 \leq \text{DBH} < 30$  cm), which showed similar relationship between mortality rates and characteristics of soil and topography; and large trees (DBH  $\geq 30$  cm), which showed different kinds of relationships or no relationship between mortality and characteristics of soil and topography. Storms apparently contributed to intensify the relationship between tree mortality and characteristics of soil and topography. These disturbances were associated with an increase of the relationship of tree mortality apparently caused by wind and rain with gradients of soil and slope. In a one-year experiment, the wood decomposition of four tree species that vary in wood density (*Manilkara huberi* (Ducke) Standl. - 0.86 g·cm<sup>-3</sup>, *Couratari guianensis* Aubl. - 0.54, *Hura crepitans* L. - 0.32 and *Parkia pendula* Bth. Ex Walp. - 0.29) was independent of characteristics of soil and topography (altitude and slope), fine litter and above-ground tree live biomass, except for *C. guianensis*, which showed a weak association of decomposition with biomass and slope. Wood density and the taxonomic group of neighboring trees (DBH  $\geq 30$  cm) were not related to decomposition. This indicates that this process is more likely to be related to generalist decomposers than specialists associated with nearby trees. Altitude and slope explained  $\sim 10\%$  of the variation in tree mortality. However, none of the variables was useful as a predictor of wood decomposition. Thus, the inclusion of topography probably will contribute little to improve the precision of models to predict carbon flux. However, as the relationship between tree mortality and topography increased with disturbances provoked by storms, topography is likely to be more useful under the unstable climatic conditions foreseen by several climatic models.

Keywords: tree mortality, soil, topography, wood decomposition, substrate specificity, Central Amazonia.

## Introdução Geral

A mortalidade de árvores é utilizada para determinar mudanças estruturais e estimar as perdas do carbono contido na biomassa das florestas (Condit et al., 1995; Phillips et al., 1998, 2009). Ao redor de 48 % da biomassa seca das árvores é composta por carbono (Carvalho et al., 1998; Higuchi et al., 1998). A morte de uma árvore representa a liberação do carbono contido em seus tecidos para a atmosfera, principalmente através do processo de decomposição (Chambers et al., 2000, 2001, 2004). Estimativas precisas da mortalidade de árvores e decomposição de madeira são fundamentais para determinar o fluxo de carbono nas florestas. Como o conteúdo lenhoso de uma árvore contribui com 99 % do seu peso seco (Higuchi et al., 1998), alterações no processo de decomposição de madeira terão maior reflexo no ciclo de carbono e nutrientes do que folhas e frutos. Contudo, em florestas tropicais os processos de mortalidade de árvores e decomposição de madeira ainda são pouco entendidos e existe pouca informação a respeito de sua variabilidade ao longo da paisagem (Chambers et al., 2000, 2001; Rice et al., 2004; Phillips et al., 2004, 2009).

As formações florestais na Amazônia ocupam uma área de 5,46 milhões de km<sup>2</sup> da bacia e estocam cerca de 86 bilhões de toneladas de carbono (Saatchi et al., 2007), que equivale a 10 anos de emissões de carbono por atividades antropogênicas no planeta (Denman et al., 2007). Pequenas alterações nas taxas de mortalidade de árvores e decomposição de madeira nessas florestas podem provocar a liberação de grandes quantidades de carbono para a atmosfera e acelerar o processo de mudanças climáticas (Malhi et al., 2008; Phillips et al., 2009). Como modelos climáticos prevêem um aumento da frequência e intensidade de secas e precipitações extremas na Amazônia (Cox et al., 2008; Marengo et al., 2008, 2009), entender os padrões de variabilidade espacial dos processos de mortalidade de árvores e decomposição de madeira pode ajudar a identificar áreas mais propensas a sofrerem perda de carbono devido a distúrbios climáticos e assim contribuir para melhorar as estimativas de fluxo de carbono.

Na bacia Amazônica, as principais fontes de variabilidade espacial da mortalidade de árvores são a fertilidade do solo e a intensidade do período seco (Phillips et al., 2004). No entanto, diferenças na composição florística e densidade da madeira das árvores estão fortemente associadas a características do solo e clima ao longo da bacia, dificultando a definição de uma variável com efeito causal sobre a mortalidade, pois a mortalidade varia entre espécies e está estreitamente associada ao crescimento e densidade da madeira (Condit et al., 1995; ter Steege et al., 2000, 2006; Baker et al., 2004a; Chao et al., 2008).

Estudos em menores escalas e sob condições climáticas semelhantes são necessários para identificar os fatores que afetam diretamente a mortalidade de árvores. No entanto, a relação entre a mortalidade e características ambientais, em pequena e média escala, foi pouco explorada até o momento na Amazônia (Carey et al., 1994; Korning e Balslev, 1994; Williamson et al., 2000).

Nas florestas tropicais, o efeito de características ambientais sobre a decomposição de madeira foi pouco estudado (Summers, 1998; Genet et al., 2001; Beard et al., 2005; Pauletto, 2006). A maioria dos estudos sobre a decomposição de madeira nos trópicos se limitou em analisar os efeitos de características intrínsecas da madeira, como conteúdo de nutrientes, lignina, umidade, densidade da madeira ou dimensões do tronco sobre a decomposição (Harmon et al., 1995; Martius, 1997; Chambers et al., 2000, 2001; Weedon et al., 2009). Como existe grande variação na densidade da madeira das árvores associada à fertilidade do solo ao longo da bacia Amazônica (Baker et al., 2004a), provavelmente existam diferenças nas taxas de decomposição ao longo do gradiente de solo, porém, a relação entre a decomposição de madeira e características do solo ainda não foi explorada. Na Amazônia Central, pequenas variações das características do solo e topografia foram associadas a mudanças na decomposição da liteira fina e na ciclagem de nutrientes (Luizão et al., 2004, 2007). Essas pequenas variações de solo e topografia podem contribuir para aumentar a variação da decomposição independentemente de características intrínsecas da madeira, sendo uma fonte adicional de variabilidade nas estimativas de fluxo de carbono. A especificidade de organismos decompositores nas florestas tropicais pode ser uma fonte de variação na decomposição de madeira. Embora organismos decompositores de madeira, como os fungos, em sua maioria sejam considerados generalistas (Lodge, 1997; Lindblad, 2000; Gilbert et al., 2002), existem evidências de espécies restritas a determinadas espécies de árvores (Lodge e Laessøe, 1995; Gilbert e Sousa, 2002; Ferrer e Gilbert, 2003). A variação das condições ambientais também pode alterar as taxas de decomposição indiretamente através de mudanças impelidas na comunidade dos organismos decompositores (Genet et al., 2001). Todas essas fontes de variação espacial da decomposição de madeira ainda precisam ser investigadas na Amazônia para fornecer bases a modelos de predição de fluxo de carbono.

A maioria dos resultados obtidos em parcelas permanentes na Amazônia é proveniente da análise de dados de árvores de médio e grande porte, com diâmetro à altura do peito (DAP)  $\geq 10$  cm,  $> 25$  cm ou  $> 30$  cm (Fearnside, 2000; ter Steege et al., 2000, 2006; Houghton et al., 2001; Baker et al., 2004ab; Phillips et al., 2004, 2009; Nogueira et

al., 2008). No entanto, ainda não foi determinado se os padrões oriundos desses dados são dependentes de árvores restritas a certas classes de tamanho. A biomassa de árvores e lianas na Amazônia Central exibiu relação com solo e topografia dependente de algumas classes de tamanho (Castilho et al., 2006; Nogueira, 2006). Padrões observados para mortalidade de árvores (Phillips et al., 2004) também podem ser limitados, principalmente às árvores menores que exercem maior peso nas taxas de mortalidade por apresentarem maior número de indivíduos. Investigar o efeito do tamanho das árvores sobre a relação entre a mortalidade e variáveis ambientais pode ajudar a definir grupos de tamanho de árvores para análises posteriores. A divisão arbitrária de tamanho ( $DAP \geq 10$  e  $< 10$  cm) utilizada na maioria dos estudos pode ser inadequada para identificar ou interpretar padrões, pois os mesmos podem ser dependentes de árvores restritas a algumas classes de tamanho, permanecendo escondidos ou influenciando o restante dos dados no processo de análise. Sendo assim, devem ser utilizados critérios para separação dos tamanhos das árvores a fim de facilitar a interpretação dos resultados.

Na Amazônia Central, variações nas características do solo e topografia influenciam os estoques de biomassa, distribuição de plantas e a variação de processos ecológicos nas florestas de terra-firme (Luizão, 1989; Laurance et al., 1999; Luizão et al., 2004; Kinupp e Magnusson, 2005; Castilho et al., 2006; Nogueira, 2006; Costa et al., 2005; 2009). No entanto, não se sabe se a variação da mortalidade de árvores e a decomposição de madeira estão associadas a diferenças de solo na região; há pouca informação a respeito do efeito da topografia sobre a mortalidade de árvores (Rocha, 2001) e nenhuma sobre a decomposição de madeira. Entender como esses processos variam ao longo da paisagem pode ajudar na extrapolação dos resultados com maior precisão para áreas maiores. As características de solo são fortemente relacionadas com a topografia na Amazônia Central (Chauvel et al., 1987; Laurance et al., 1999; Luizão et al., 2004; Castilho et al., 2006), onde a altitude do terreno é fortemente associada com a textura do solo. Nessa região, áreas mais baixas próximas a corpos d'água possuem solos arenosos que vão sendo substituídos por solos argilosos em direção aos platôs à medida que a altitude aumenta. Castilho et al. (2006) mostraram que um terço da variação espacial da biomassa arbórea foi associada com a textura do solo, altitude e inclinação. Como os solos na Amazônia não são mapeados em alta resolução, os autores sugeriram que altitude e inclinação fossem utilizadas para prever a variação da biomassa em larga escala, pois essas variáveis topográficas podem ser obtidas com maior facilidade através de mapas, ou de

imagens do modelo digital de elevação do terreno derivados do radar interferométrico SRTM (*Shuttle Radar Topographic Mission*), disponibilizadas pela NASA.

Na Reserva Florestal Adolpho Ducke, foram instaladas parcelas permanentes cobrindo uma área de 64 km<sup>2</sup> de floresta de terra-firme. As parcelas foram projetadas para avaliar a influência de características de solo e topografia sobre organismos e processos ecológicos (Magnusson et al., 2005). Desde a instalação das parcelas em 2000, foram realizados dois inventários de mortalidade de árvores permitindo que seja avaliada a influência dos solos e topografia sobre esse processo. A realização de experimentos de decomposição de madeira nas parcelas também permite que seja analisada a dependência desse processo em relação ao solo e à topografia. As variações topográficas encontradas na Reserva Ducke são típicas da formação geológica denominada “Alter do Chão”, que representa 25 % da área da Amazônia Central (Sombroek, 2000), o que permite a utilização de variáveis topográficas para melhorar as estimativas de mortalidade de árvores e decomposição de madeira em escala regional.

Esta tese está dividida em dois capítulos: no primeiro é analisada a relação entre mortalidade de árvores e variáveis de solo e topografia, avaliando a influência do tamanho das árvores, distúrbios climáticos e o modo de morte das árvores sobre essa relação; no segundo capítulo é analisada a relação entre a decomposição de madeira e variáveis de solo, topografia e também a influência indireta da especificidade por substrato sobre o processo de decomposição através de características da árvore mais próxima da madeira em decomposição.



# **1 Influência do solo e topografia sobre a mortalidade de árvores em uma floresta de terra-firme na Amazônia Central**

José Julio de Toledo, William Ernest Magnusson, Carolina Volkmer de Castilho, Henrique Eduardo Mendonça Nascimento

## **1.1 Resumo**

Entender a relação das características do solo e topografia (altitude e inclinação) com a variação espacial da mortalidade de árvores em florestas da Amazônia pode ajudar a melhorar as estimativas de fluxo de carbono em escala regional. Essas relações foram investigadas em 72 parcelas permanentes de 1 ha distribuídas sobre uma área de 64 km<sup>2</sup> de floresta tropical de terra-firme na Reserva Florestal Adolpho Ducke. A taxa de mortalidade de árvores com diâmetro à altura do peito (DAP)  $\geq 10$  cm foi de  $1,39 \pm 0,56 \text{ \%}\cdot\text{ano}^{-1}$  (média  $\pm$  d.p.) em cinco anos (2003 a 2008). Nos primeiros dois anos ( $1,20 \pm 0,59 \text{ \%}\cdot\text{ano}^{-1}$ ) a mortalidade foi menor do que nos últimos três anos ( $1,49 \pm 0,72 \text{ \%}\cdot\text{ano}^{-1}$ ), provavelmente devido à ocorrência de tempestades durante o último intervalo de tempo. Características do solo (textura e nutrientes) e inclinação explicaram cerca de um quinto da variação das taxas de mortalidade de árvores. Terrenos inclinados e áreas com solos arenosos e sujeitos ao encharcamento apresentaram maior mortalidade do que áreas planas com solos argilosos e bem drenados. A relação de solos e topografia com a mortalidade foi dependente do tamanho das árvores. Baseado nessa relação foi possível separar dois grupos: árvores de pequeno e médio porte ( $1 \leq \text{DAP} < 30$  cm), com mortalidade relacionada da mesma forma com as variáveis de solo e topografia; e árvores de grande porte ( $\text{DAP} \geq 30$  cm), com mortalidade sem relação ou relacionada de forma diferenciada com essas variáveis. A ocorrência de tempestades em 2005 aumentou a relação da mortalidade com solos e topografia e parece ter sido responsável por essa relação, pois a mortalidade de árvores aparentemente causada pelo vento e chuva foi relacionada com as variáveis de solo e topografia. Altitude e inclinação explicaram  $\sim 10 \text{ \%}$  variação da mortalidade de árvores. Assim, a utilização dessas variáveis para prever a mortalidade de árvores em escala regional é limitada. No entanto, a relação aumentou com a ocorrência de tempestades, mostrando que variáveis topográficas podem ser úteis sob as condições de maior instabilidade climática previstas por vários modelos climáticos.

Palavras – chave: mortalidade de árvores, solo, topografia, distúrbios climáticos, classes de tamanho, Amazônia Central.

## 1.2 Abstract

**Influence of soil and topography on tree mortality in a *terra-firme* forest in Central Amazonia.** Understand the relationship of soil and topography (altitude and slope) with the spatial variation in tree mortality rates in Amazonian forests may be useful to improve estimates of carbon flux on a regional scale. These relationships were investigated in 72 1-ha permanent plots distributed over 64 km<sup>2</sup> of tropical forest in Reserva Florestal Adolpho Ducke. The mortality rate of trees with diameter at breast height (DBH)  $\geq 10$  cm was  $1.39 \pm 0.56$  %·year<sup>-1</sup> (mean  $\pm$  s.d.) over a period of five years (2003 to 2008). The mortality was lower in the first two years ( $1.20 \pm 0.59$  %·year<sup>-1</sup>) than in the last three years interval ( $1.49 \pm 0.72$  %·year<sup>-1</sup>) probably due to storms that struck the forest in the last time interval. Soil (texture and nutrients) and slope explained around one fifth of the variation found in tree mortality rates. Steep slopes, soils with high sand content and waterlogged soils showed greater mortality rates than flat terrain with well drained clayey soils. The relationship of soil and topography with mortality was dependent on tree size. Using characteristics from this relationship, it was possible to separate trees in two groups: small and medium trees ( $1 \leq \text{DBH} < 30$  cm), which showed similar relationships between mortality rates and characteristics of soil and topography; and large trees (DBH  $\geq 30$  cm), which showed different kinds of relationships or no relationship between mortality and characteristics of soil and topography. Storms occurred in 2005 apparently intensified the relationship between tree mortality and characteristics of soil and topography. This disturbance was associated with an increase in the relationship of tree mortality apparently caused by wind and rain with variables of soil and topography. Altitude and slope explained  $\sim 10\%$  of the variation in tree mortality. Thus, the use of topography to predict tree mortality variation on a regional scale is limited. However, as there appeared to be an intensification of the relationship between tree mortality and topography due to disturbances provoked by storms, topography is likely to be more useful under the unstable climatic conditions foreseen by several climatic models.

Keywords: tree mortality, soil, topography, climatic disturbances, size classes, Central Amazonia.

## 1.3 Introdução

Características do solo e topografia explicam cerca de um terço da variação espacial da biomassa arbórea na Amazônia Central, que varia de 211 a 492 Mg·ha<sup>-1</sup> (Laurance et al., 1999; Castilho et al., 2006). A densidade de lianas (Nogueira, 2006), e a distribuição de espécies de palmeiras (Costa et al., 2009) e ervas de sub-bosque (Costa et al., 2005; Kinupp e Magnusson, 2005) também estão relacionados com solos e topografia na região. Em várias florestas tropicais, a distribuição espacial de muitas espécies de árvores de

dossel também é dependente de condições edáficas e fatores associados à topografia (Clark et al., 1999; Harms et al., 2001; Potts et al., 2002; Russo et al., 2005; John et al., 2007). Solos e topografia também estão relacionados com a mortalidade de árvores (Bellingham e Tanner, 2000; Nakagawa et al., 2000; Rocha, 2001; Aiba e Kitayama, 2002; Phillips et al., 2004) e com a formação de clareiras (Kapos et al., 1990; Poorter et al., 1994; Gale, 2000) em muitas florestas tropicais. No entanto, a maioria dos estudos que tentaram relacionar a mortalidade de árvores com variáveis de solo e topografia utilizaram unidades amostrais de tamanho pequeno ou com poucas repetições. Além disso, não dispunham de dados detalhados e contínuos de solo e topografia que possibilitassem a determinação da magnitude do efeito dessas variáveis sobre a mortalidade.

Conhecer a variação espacial da mortalidade de árvores na Amazônia é necessário para melhorar as estimativas de emissão de carbono através da perda de biomassa (Phillips e Gentry, 1994; Phillips et al., 2009). Na bacia Amazônica, a mortalidade de árvores exhibe grande variação espacial relacionada com a fertilidade do solo e intensidade do período seco (Phillips et al., 2004). A mortalidade de árvores é duas vezes maior em solos ricos da parte sul e oeste do que em solos pobres da parte central e leste da bacia. As florestas da parte noroeste da bacia, onde a intensidade do período seco é menor (menos de um mês por ano com menos de 100 mm de chuva) apresentam mortalidade ligeiramente maior do que o restante da bacia, onde o período da seca é mais intenso. Contudo, mudanças na composição de espécies (ter Steege et al., 2000, 2006) e na densidade da madeira (Baker et al., 2004a) estão relacionadas à variação de solos e precipitação ao longo da bacia. Como a mortalidade é dependente da espécie (Condit et al., 1995) e da densidade da madeira (Chao et al., 2008), a relação entre solos e mortalidade pode ser indireta. Estudar a variação da mortalidade em escalas menores, sob mesmas condições climáticas e com menos variação florística, pode ajudar a determinar se variações de solos e topografia são capazes de influenciar diretamente a mortalidade de árvores. No entanto, na Amazônia, a relação entre mortalidade e características do solo e topografia em pequena e meso escala ainda é pouco entendida (Carey et al., 1994; Korning e Balslev, 1994; Williamson et al., 2000).

Na Amazônia, a maioria dos padrões de distribuição da mortalidade de árvores, biomassa, diversidade florística e densidade da madeira foram obtidos através da análise de dados de árvores com diâmetro à altura do peito (DAP)  $\geq 10$  cm (ter Steege et al., 2000; Baker et al., 2004ab; Phillips et al., 2004, 2009). Estimativas de biomassa e de diversidade florística também foram realizadas com base em grandes inventários (como os da FAO e do Projeto RadamBrasil) utilizando somente árvores com DAP  $> 25$  cm ou  $> 30$  cm

(Fearnside, 2000; Houghton et al., 2001; ter Steege et al., 2006; Nogueira et al., 2008). Geralmente, as árvores com  $DAP < 10$  cm são excluídas das análises de padrões de mortalidade e diversidade florística e sua biomassa é estimada através de relações conhecidas com as árvores maiores (Fearnside, 2000; Houghton et al., 2001; Nogueira et al., 2008). No entanto, ainda não foi determinado se todas as árvores com  $DAP \geq 10$ ,  $> 25$  ou  $> 30$  cm são responsáveis pelos padrões de mortalidade, biomassa, diversidade florística e densidade da madeira. Há pouca informação se esses padrões são dependentes de árvores que estão restritas a algumas classes de tamanho. Na floresta do Tapajós (Pará), Nepstad et al. (2007) mostraram que as árvores de médio e de grande porte ( $10 \leq DAP < 30$  cm e  $DAP \geq 30$  cm, respectivamente) sofreram maior mortalidade do que árvores de pequeno porte ( $2 \leq DAP < 10$  cm) em períodos de seca prolongada experimentalmente. Em áreas de floresta próximas à Manaus, a mortalidade de árvores não apresentou diferenças relacionadas ao tamanho (Williamson et al., 2000; Laurance et al., 2001), porém, somente foram analisadas árvores com  $DAP \geq 10$  cm. Baseados em dados de mortalidade, Coomes et al. (2003) dividiram arbitrariamente as árvores em  $DAP < 18$  e  $DAP \geq 18$  cm, argumentando que a competição determina a mortalidade das árvores menores enquanto distúrbios externos são responsáveis pela mortalidade das árvores maiores. No entanto, essa divisão provavelmente não se aplica a todas as florestas tropicais, pois a mortalidade ao longo das classes de diâmetro é alterada dependendo do estágio de regeneração da floresta e de características climáticas (Muller-Landau et al., 2006). Na Amazônia Central, a relação de biomassa de árvores e lianas com solos e topografia é dependente do tamanho (Castilho et al., 2006; Nogueira, 2006). No entanto, ainda não foram realizadas análises para determinar grupos de tamanho de acordo com as relações entre biomassa e características do solo e topografia. Uma análise da relação entre a mortalidade em diversas classes de tamanho com gradientes ambientais pode ajudar a definir grupos que provavelmente sejam responsáveis por padrões de mortalidade como os obtidos por Phillips et al. (2004).

Vários modelos de mudanças climáticas prevêm um aumento da frequência e intensidade de secas e precipitações extremas na Amazônia (Christensen et al., 2007; Cox et al., 2008; Marengo et al., 2008, 2009). A seca ocorrida em 2005 pode ser considerada como um evento frequente de cenários futuros. Em grande parte da bacia Amazônica essa seca causou aumento na mortalidade de árvores, provocando a liberação de grande quantidade de carbono para a atmosfera (Phillips et al., 2009). Na Amazônia Central, também em 2005, foram registradas tempestades convectivas conhecidas como *blowdowns* (Guimarães, 2007), que podem ter contribuído para um aumento da mortalidade de árvores

na região. Embora estudos tenham sido realizados para determinar o efeito de secas extremas sobre a mortalidade de árvores na Amazônia (Williamson et al., 2000; Laurance et al., 2001), pouco se conhece sobre as mudanças nos padrões espaciais de mortalidade decorrentes de secas e tempestades. Em outras florestas tropicais, existem evidências de que secas e furacões afetam os padrões espaciais de mortalidade e distribuição de espécies de árvores em pequena e média escala (Condit et al., 1995; Aiba e Kitayama, 2002; Uriarte et al., 2004; Engelbrecht et al., 2007; Garrido-Pérez et al., 2008). Determinar se os eventos ocorridos em 2005 são capazes de influenciar os padrões espaciais de mortalidade pode ajudar na identificação de áreas mais propensas a apresentarem maior mortalidade de árvores num futuro com maior instabilidade climática.

Entender a relação entre o modo de morte das árvores e características do solo e topografia pode ajudar a explicar os padrões espaciais de mortalidade de árvores. Contudo, existem poucos estudos que relacionaram o modo de morte das árvores com características do solo e topografia na Amazônia (Korning e Balslev, 1994; Carey et al., 1994; Gale e Barfod, 1999). Existem evidências de que áreas com maior estabilidade climática tendem a apresentar maior proporção de árvores mortas em pé (Carey et al., 1994). Por outro lado, a ocorrência de distúrbios climáticos como os *blowdowns* (Nelson et al., 1994; Guimarães, 2007), podem alterar esse padrão, aumentando o número de árvores mortas quebradas e desenraizadas. No entanto, ainda não existem estudos que determinem as mudanças causadas por distúrbios climáticos nas proporções dos modos de morte e sua relação com solos e topografia.

Características do solo estão fortemente relacionadas com topografia na Amazônia Central (Chauvel et al., 1987; Laurance et al., 1999; Luizão et al., 2004; Castilho et al., 2006), principalmente porque a textura do solo é altamente relacionada com a altitude. Nessa região, solos argilosos geralmente ocorrem em áreas mais altas e são substituídos por solos arenosos nos vales (Chauvel et al., 1987). Por essa razão, a variação espacial da biomassa arbórea explicada por características do solo e inclinação pode ser prevista por topografia (Castilho et al., 2006). Na Amazônia, dados topográficos podem ser adquiridos com maior facilidade do que dados de solo, pois a altitude pode ser calculada através de imagens do modelo digital de elevação do terreno derivados do radar interferométrico SRTM (*shuttle radar topographic mission*). Assim, se características de solo e topografia forem relacionadas com a mortalidade de árvores, dados de topografia poderão ser utilizados para melhorar as estimativas de mortalidade em escala regional. No presente

estudo, utilizamos dados de mortalidade de árvores, solos e topografia de 72 parcelas de 1 ha na Reserva Ducke para responder às seguintes questões:

- (1) Características do solo e topografia influenciam as taxas de mortalidade de árvores na Reserva Ducke?
- (2) A relação entre a mortalidade de árvores e características do solo e topografia difere entre períodos com diferentes intensidades de distúrbios climáticos?
- (3) Existem categorias de tamanho de árvores que mostram a mesma relação entre suas taxas de mortalidade com características do solo e topografia?
- (4) A relação entre características do solo e topografia e a taxa de mortalidade difere entre as causas de mortalidade?
- (5) Altitude e inclinação podem substituir as características do solo para prever a variação espacial da taxa de mortalidade de árvores?

## 1.4 Material e Métodos

### 1.4.1 Área de Estudo

Realizamos o estudo na Reserva Florestal Adolpho Ducke (Fig. 1.1) pertencente ao Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA). A reserva cobre uma área de 10.000 ha (10 x 10 km) de floresta tropical úmida de terra-firme na periferia da cidade de Manaus – AM, Brasil (02° 55' S e 59° 59' W). A floresta possui dossel fechado com árvores de 30 a 37 m, e emergentes de 40 a 45 m (Ribeiro et al., 1999). As famílias de árvores dominantes são Fabaceae, Burseraceae, Sapotacea, Lecythidaceae, Chrysobalanaceae, Moraceae e Lauraceae. As espécies mais frequentes são *Protium hebetatum*, *Eschweilera coriaceae*, *E. truncata*, *E. wachenheimii*, *Duguetia flagellaris* e *Oenocarpus bataua* (C.V. Castilho, dados não publicados). O sub-bosque é pouco iluminado com abundância de palmeiras acaules do gênero *Astrocaryum* e *Attalea* (Guillaumet e Kahn, 1982).

A média anual de temperatura é de 26 °C (Ribeiro e Villa Nova, 1979) e a média anual de precipitação entre 1979 e 2008 foi de 2.524 mm, com uma estação seca de julho a setembro, geralmente com menos de 100 mm mensais de chuva (Coordenação de Pesquisas em Clima e Recursos Hídricos – INPA, dados não publicados). O Latossolo Amarelo distrófico (Oxisol) é o tipo de solo predominante nas áreas mais altas (platôs), o Argissolo Vermelho Amarelo distrófico (Ultisol) ocorre nas áreas inclinadas (vertentes) e o Espodossolo Cárbico Hidromórfico (Spodosol) ocorre na base de vertentes mais suaves e no fundo de vales (baixios), geralmente associados a corpos d'água (Chauvel et al., 1987).

Esses solos são ácidos, pobres em nutrientes, como fósforo, cálcio, magnésio, sódio e potássio, e altas concentrações de alumínio ocorrem nos Latossolos (Chauvel et al., 1987; Fearnside e Leal Filho, 2001). A topografia da área é ondulada com altitude variando de 40 a 140 m s.n.m. (Ribeiro et al., 1999). A altitude está altamente relacionada (Correlação de Pearson = 0,94) com o conteúdo de argila do solo (Castilho et al., 2006).

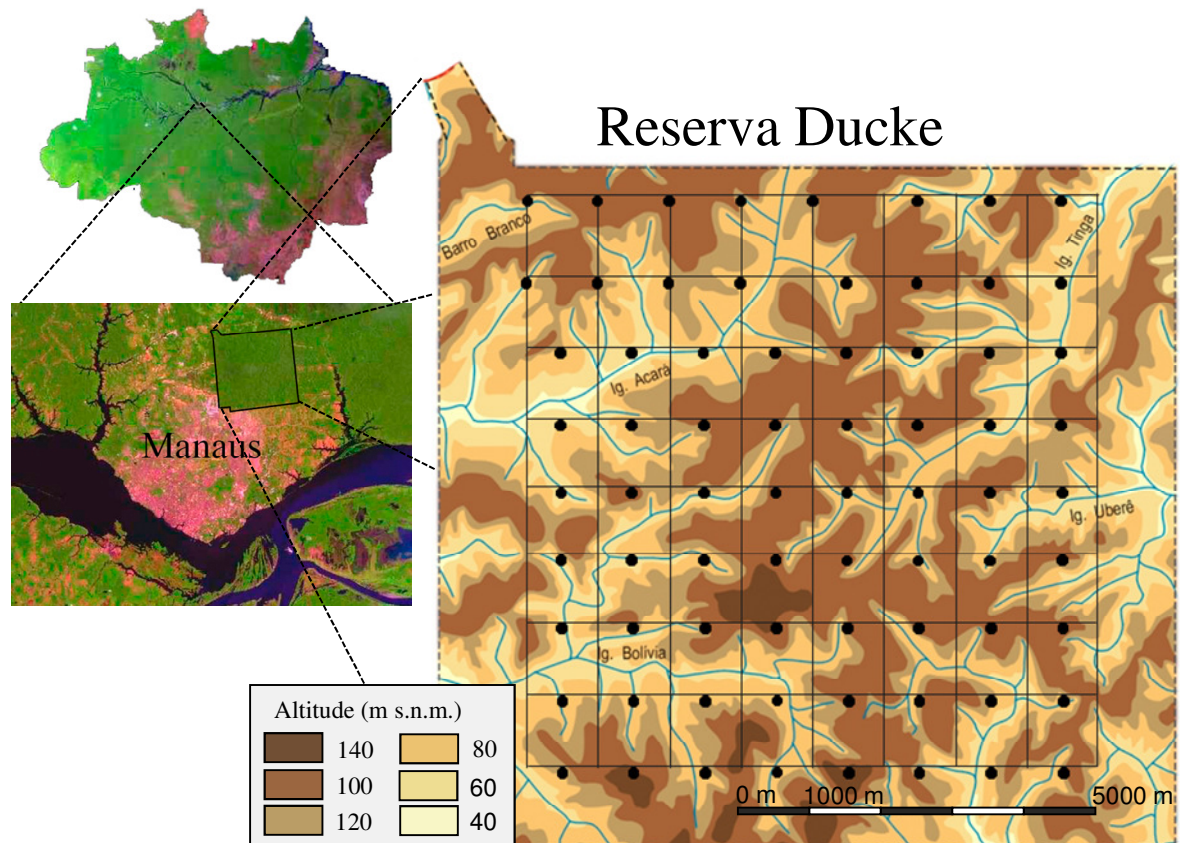


Fig. 1.1. Localização da Reserva Florestal Adolpho Ducke e das parcelas (pontos) instaladas ao longo das trilhas de acesso.

#### 1.4.2 Delineamento amostral

Uma grade de nove trilhas no sentido Norte – Sul e nove no sentido Leste – Oeste foi instalada na Reserva Ducke durante 2000 e 2001. As trilhas possuem 8 km de comprimento e se cruzam em intervalos de 1 km cobrindo uma área de 64 km<sup>2</sup>. Nas trilhas Leste – Oeste foram instaladas 72 parcelas permanentes de 1 ha distanciadas no mínimo 1 km entre si (Fig. 1.1). As parcelas são estreitas (40 m) e longas (250 m) seguindo a curva de nível do terreno para minimizar a variação interna das características do solo e topografia (Magnusson et al., 2005). Nessas parcelas, as variáveis ambientais podem ser

estimadas com maior precisão do que em parcelas quadradas que captam maior variação interna de solos e topografia.

O tamanho das árvores e palmeiras foi utilizado para definir a dimensão da área amostrada (Castilho et al., 2006). Os indivíduos com  $DAP \geq 30$  cm foram amostrados numa faixa de 40 x 250 m (~ 1 ha). Árvores com  $10 \text{ cm} \leq DAP < 30$  cm foram medidas numa faixa de 20 x 250 m (~ 0,5 ha) e aquelas com  $1 \text{ cm} \leq DAP < 10$  cm em uma faixa estreita de 4 x 250 m (~ 0,1 ha). O DAP foi medido a 1,3 m acima do solo em troncos sem deformidades ou 50 cm acima de raízes tabulares ou irregularidades em árvores que os apresentaram. As árvores foram mapeadas, marcadas com placas de alumínio e amostras foram coletadas para identificação botânica.

### ***1.4.3 Dados de mortalidade***

A instalação das parcelas, mapeamento, marcação e medição das árvores foram realizadas concomitantemente durante o período de dezembro de 2000 a fevereiro de 2003. Em seguida, foram realizados dois levantamentos para estimar a mortalidade. O primeiro durante o período de fevereiro de 2003 a fevereiro de 2005, após um intervalo de 1,98 a 2,21 anos ( $2 \pm 0,03$ , média  $\pm$  desvio padrão das 72 parcelas) e o segundo durante o período de agosto de 2006 a fevereiro de 2008, após um intervalo de 2,9 a 3,6 anos ( $3,1 \pm 0,2$ ) após o término do primeiro levantamento. O período todo, desde a instalação das parcelas até o término do segundo levantamento, compreendeu um intervalo de 4,9 a 5,6 anos ( $5,1 \pm 0,2$ ).

A morte de uma árvore foi identificada pela ausência de folhas, de seiva e desprendimento da casca. As árvores desaparecidas e aquelas que quebraram ou secaram abaixo do ponto de medição do diâmetro foram consideradas como mortas mesmo quando apresentaram brotos. As árvores foram remeidas durante o primeiro levantamento da mortalidade para inclusão de recrutas. No segundo levantamento, além da determinação da mortalidade, identificamos o modo de morte das árvores incluindo as definidas como mortas no primeiro levantamento. As árvores mortas desenraizadas ou quebradas, caídas ou ancoradas, que não morreram em pé ou pela ação de outras árvores, foram classificadas como aparentemente mortas pelo vento e chuva. O termo aparentemente foi utilizado porque o vento e a chuva podem ter sido somente as causas proximais da morte (Brokaw, 1985). Infecção por fungos, doenças e ataque de insetos possivelmente são verdadeiros fatores causais da morte das árvores encontradas com tronco quebrado. As árvores desenraizadas podem ter sido mortas pelo peso das chuvas e pelo vento, porém seus sistemas radiculares provavelmente foram enfraquecidos previamente pelo movimento



lento dos solos em áreas de vertente (Harker, 1996; Sasaki et al., 2000). Em solos propensos ao alagamento, o sistema radicular também pode ser enfraquecido devido à baixa oxigenação (Drew, 1997; Kozlowski, 1997). Além disso, nessas áreas as raízes estão freqüentemente na superfície, o que diminui a capacidade ancoragem da árvore e sua resistência à ação do vento e chuva. As árvores mortas em pé que subseqüentemente caíram foram identificadas por apresentarem tronco fragmentado em cilindros com ausência de farpas proeminentes, galhos quebrados ao redor do tronco, ausência de copa e danos na vegetação circundante mais recente que a idade aparente do tronco (Gale e Barfod, 1999). As árvores mortas desenraizadas ou quebradas (caídas ou ancoradas) encontradas sob outras árvores mortas (que caíram aparentemente no mesmo período), ou mortas em pé possivelmente devido aos danos visíveis no tronco ou na copa causados pela queda de árvores ou galhos, foram classificadas como mortas pela queda de outras árvores. As árvores mortas em pé devido à queda de outras árvores não foram incluídas na categoria de mortas em pé. Árvores com DAP < 5 cm não foram classificadas devido a dificuldades na identificação do modo de morte decorrente do estágio avançado de decomposição em que a maioria dos troncos se encontrava.

A taxa de mortalidade foi calculada como  $m = 1 - [1 - (N_0 - N_t)/N_0]^{1/t}$ , onde  $N_0$  é o número inicial de indivíduos,  $N_t$  é o número de sobreviventes e  $t$  é o intervalo entre levantamentos em anos (Sheil et al., 1995). Calculamos a taxa de mortalidade para cada parcela utilizando três intervalos de tempo: da instalação até o segundo levantamento (período todo); da instalação até o primeiro levantamento (primeiro período); e do primeiro até o segundo levantamento (segundo período). Os recrutamentos foram incluídos somente para o cálculo da taxa de mortalidade no segundo período.

#### ***1.4.4 Características de solo e topografia***

Ao longo do centro de cada parcela, seis amostras superficiais de solo (0 – 5 cm de profundidade abaixo do folhíço) foram coletadas em intervalos de 50 m. As amostras foram misturadas e transformadas em uma amostra composta para cada parcela. Após secagem em estufa a 105 °C, pequenas pedras e raízes foram removidas e as amostras foram passadas através de uma peneira com malha de 2 mm. Foram determinadas 23 variáveis de solo. O método de coleta e as análises físicas e químicas foram detalhados por Mertens (2004) e Castilho et al. (2006). As análises de textura e pH foram realizadas no Laboratório de Solos do Departamento de Agronomia do INPA e as análises químicas no laboratório de solos da EMBRAPA (Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária) –

Manaus. Nós utilizamos 15 variáveis de solo: argila (%); silte (%); areia (%), pH do solo em água, fósforo disponível (P);  $K^+$ ;  $Ca^{2+}$ ;  $Mg^{2+}$ ;  $Na^+$ ;  $Cu^+$ ;  $Fe^{2+}$ ;  $Mn^{2+}$ ;  $Zn^{2+}$ ;  $Al^{3+}$  e  $Al^{3+} + H^+$ . Embora existam dados disponíveis de nitrogênio e carbono, esses elementos não foram incluídos nas análises por serem derivados da vegetação. Os cátions no solo superficial também são derivados da vegetação, pois os solos mais profundos na área apresentam concentrações muito baixas desses elementos (Chauvel et al., 1987). Contudo, carbono e nitrogênio são processados diretamente da atmosfera para o solo através da vegetação e não são derivados do solo a qualquer profundidade.

Altitude e inclinação foram utilizadas como variáveis topográficas. A altitude foi estimada no ponto inicial de cada parcela com um teodolito. A inclinação foi medida ao longo do centro da parcela em cinco pontos distanciados por intervalos de 50 m. A média das medidas foi utilizada para representar a inclinação da parcela (Castilho et al., 2006). Os dados e metadados das variáveis de solo e topografia são disponibilizados pelo Programa de Pesquisa em Biodiversidade (PPBio) na Internet (<http://ppbio.inpa.gov.br/Eng/inventarios/ducke/pterrestre>).

#### ***1.4.5 Análise de dados***

Utilizamos uma Análise de Componentes Principais (PCA) para reduzir a dimensionalidade das 15 variáveis de solo. Testamos o efeito dos gradientes de solo (eixos da PCA) e topografia sobre a taxa de mortalidade através de regressões múltiplas. Avaliamos a colinearidade entre as variáveis através de correlação de Pearson. Altitude foi altamente correlacionada com o eixo 1 da PCA e foi excluída das análises com os gradientes de solo. Utilizamos altitude e inclinação para determinar se somente a topografia é capaz de prever a variação espacial da taxa de mortalidade.

Realizamos as análises com a taxa de mortalidade calculada para duas classes de tamanho ( $1 \leq DAP < 10$  cm e com  $DAP \geq 10$  cm) freqüentemente utilizadas para permitir comparações com outros estudos. Calculamos os intervalos de confiança (IC) de 95 % para as médias das taxas de mortalidade deste estudo. Para facilitar comparações, em estudos em que o IC não foi fornecido, o calculamos a partir de uma distribuição normal gerada através da média, desvio padrão e número de amostras informado. Utilizamos o teste t pareado para determinar diferenças nas taxas de mortalidade entre períodos. Visando determinar se a relação entre os gradientes e a taxa de mortalidade é dependente do tamanho das árvores, as separamos em várias classes de DAP ( $\geq 1$  e  $< 10$  cm;  $\geq 10$  e  $< 20$ ;  $\geq 20$  e  $< 30$ ;  $\geq 30$  e  $< 40$ ;  $\geq 40$  e  $< 50$ ;  $\geq 50$  e  $< 60$ ; e  $\geq 60$ ) e calculamos a taxa de

mortalidade para cada uma delas. Testamos o efeito dos gradientes de solo e inclinação sobre a taxa de mortalidade de cada classe e utilizamos os coeficientes angulares padronizados de cada gradiente para definir novos grupos de tamanho para as árvores. Os coeficientes angulares padronizados mostram a magnitude e a natureza (negativa ou positiva) do efeito das variáveis independentes sobre a variável resposta. Relacionamos os coeficientes dos gradientes obtidos em todas as classes de tamanho, para identificar as classes cuja mortalidade foi relacionada de forma semelhante com os gradientes de solo e inclinação. Agrupamos as classes de árvores de acordo com esse critério, recalculamos as taxas para esses novos grupos e repetimos as análises. Calculamos a taxa de mortalidade dentro dos novos grupos para cada modo de morte (aparentemente pelo vento e chuva, quebrada ou desenraizada, em pé e por queda de outras árvores) e realizamos novamente as análises com os gradientes de solo e topografia. Aplicamos a correção de Bonferroni para reduzir a chance de erro tipo I (rejeitar a hipótese nula quando ela é verdadeira) quando múltiplos testes foram realizados com a mesma variável dependente. As análises foram realizadas no programa R 2.8.1 (R Development Core Team, 2008).

## 1.5 Resultados

### 1.5.1 *Gradientes de solo e sua relação com topografia*

Foram reconhecidos dois gradientes representativos de solo através da ordenação (Tabela 1). O eixo 1 (PCA1) explicou 37 % da variação dos dados e descreveu um gradiente de textura do solo, de parcelas com alta concentração de argila a parcelas com alta concentração de areia. Esse eixo foi positivamente relacionado com a concentração de  $K^+$ ,  $Na^+$ ,  $Fe^{2+}$ ,  $Al^{3+}$  e  $Al^{3+} + H^+$  e negativamente com o pH. O eixo 2 (PCA2) explicou 22 % da variação dos dados e descreveu um gradiente da concentração de nutrientes, sendo positivamente relacionado com o pH, P,  $K^+$ ,  $Ca^{2+}$ ,  $Mg^{2+}$  e  $Mn^{2+}$ .

A altitude foi altamente correlacionada ( $r = 0,82$ ,  $P < 0,001$ ) com o gradiente de textura do solo (PCA1), mas não exibiu correlação ( $r = -0,15$ ,  $P = 0,21$ ) com o gradiente de nutrientes do solo (PCA2). A inclinação foi correlacionada com o PCA1 ( $r = -0,26$ ,  $P = 0,03$ ), PCA2 ( $r = -0,36$ ,  $P = 0,002$ ) e altitude ( $r = -0,35$ ,  $P = 0,002$ ).

Tabela 1

*Loadings* das 15 variáveis de solo nos dois eixos gerados pela Análise de Componentes Principais.

Variável	Eixo 1	Eixo 2
Argila	0,90	-0,23
Silte	0,30	-0,08
Areia	-0,90	0,23
pH (H <sub>2</sub> O)	-0,58	0,50
P	-0,36	0,53
K <sup>+</sup>	0,57	0,73
Ca <sup>2+</sup>	0,20	0,72
Mg <sup>2+</sup>	0,34	0,81
Na <sup>+</sup>	0,79	0,17
Fe <sup>2+</sup>	0,60	-0,48
Zn <sup>2+</sup>	-0,05	0,47
Mn <sup>2+</sup>	0,34	0,62
Cu <sup>+</sup>	0,36	-0,08
Al <sup>3+</sup>	0,93	-0,13
Al <sup>3+</sup> + H <sup>+</sup>	0,88	0,23
Variância explicada	36,89	21,94

### ***1.5.2 Mortalidade de árvores e sua relação com solo e topografia***

A média da taxa de mortalidade das árvores de pequeno porte ( $1 \leq \text{DAP} < 10$  cm) foi de 1,97 %. $\text{ano}^{-1}$  (IC 95 %: 1,82 – 2,11) e a das árvores de médio e grande porte ( $\text{DAP} \geq 10$  cm) foi de 1,39 %. $\text{ano}^{-1}$  (IC 95 %: 1,26 – 1,52) para o período todo. A taxa de mortalidade das árvores de pequeno porte foi menor (t pareado = -4,84, gl = 71,  $P < 0,001$ ) no primeiro período (1,65 %. $\text{ano}^{-1}$ , IC 95 %: 1,49 – 1,81) do que no segundo período (2,18 %. $\text{ano}^{-1}$ , IC 95 %: 1,99 – 2,37). As árvores de médio e grande porte também apresentaram menor taxa de mortalidade (t pareado = -3,07, gl = 71,  $P = 0,003$ ) no primeiro (1,20 %. $\text{ano}^{-1}$ , IC 95 %: 1,06 – 1,34) do que no segundo período (1,49 %. $\text{ano}^{-1}$ , IC 95 %: 1,32 – 1,66).

Os gradientes de solo (textura e nutrientes) e inclinação juntos foram associados com 19 % da variação na taxa de mortalidade das árvores de médio e grande porte para o período todo ( $F_{3;68} = 5,41$ ,  $P_{\text{Bonf.}} = 0,004$ , ajustado pela correção de Bonferroni). O gradiente de textura do solo foi negativamente relacionado com a taxa de mortalidade ( $t = -2,41$ ,  $P = 0,019$ ) indicando que houve diminuição da mortalidade com o aumento do conteúdo de argila e diminuição da concentração de areia no solo (Fig. 1.2a). A taxa de mortalidade foi relacionada positivamente com o gradiente de nutrientes do solo ( $t = 2,47$ ,  $P = 0,016$ ) indicando que a mortalidade foi maior em locais em que os solos apresentaram maior concentração de nutrientes (Fig. 1.2b). Houve também, uma tendência de maior mortalidade em terrenos inclinados ( $t = 1,83$ ,  $P = 0,07$ ).

Solos e inclinação juntos foram associados com 15 % da variação da taxa de mortalidade das árvores de pequeno porte ( $F_{3;68} = 4,12$ ,  $P_{\text{Bonf.}} = 0,02$ ). O gradiente de nutrientes do solo foi a única variável relacionada significativamente ( $t = 2,83$ ,  $P = 0,006$ ) com a taxa de mortalidade. Árvores de pequeno porte apresentaram maior taxa de mortalidade em solos com maior concentração de nutrientes (Fig. 1.2d).

Altitude e inclinação foram associadas com 10 % da variação da taxa de mortalidade das árvores de médio e grande porte ( $F_{2;69} = 3,73$ ,  $P_{\text{Bonf.}} = 0,06$ ). A altitude apresentou uma relação negativa ( $t = -2,18$ ,  $P = 0,03$ ) com a taxa de mortalidade (Fig. 1.2c), indicando que essa variável pode ser utilizada para predizer ao menos parte do efeito do gradiente de textura do solo. A topografia não contribuiu significativamente para predição da variação da mortalidade das árvores de pequeno porte ( $F_{2;69} = 1,9$ ,  $P_{\text{Bonf.}} = 0,32$ ).

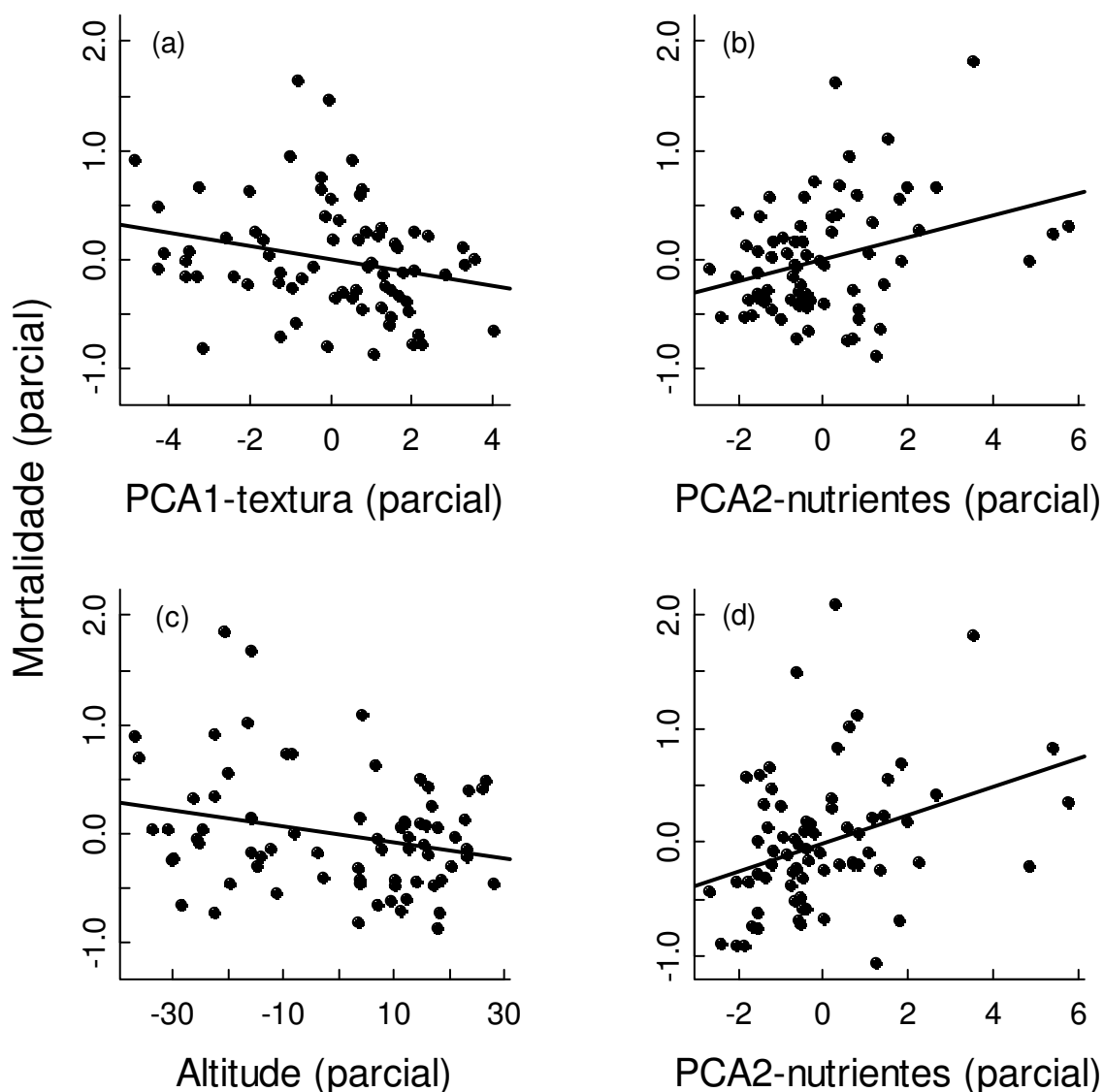


Fig. 1.2. Regressões parciais derivadas de regressões múltiplas relacionando os gradientes de (a) textura (PCA1), (b) nutrientes (PCA2) e (c) altitude sobre a taxa de mortalidade de árvores com  $DAP \geq 10$  cm. Inclinação (não mostrada nos gráficos) não foi significativa ( $P > 0,05$ ) no modelo com PCA1 e PCA2 e no modelo separado com altitude. (d) Regressão parcial relacionando o PCA2 com a mortalidade das árvores com  $1 \leq DAP < 10$  cm derivada do modelo com PCA1 e inclinação (ambas não significativas,  $P > 0,05$ ).

A relação entre a taxa de mortalidade e os gradientes de solo e topografia diferiu entre os períodos. No primeiro período, 13 % da variação da taxa de mortalidade das árvores de médio e grande porte foi explicada pelos gradientes de solo e inclinação (Apêndice 1.A). O gradiente de textura do solo foi a principal variável relacionada com a

mortalidade nesse período ( $t = -2,16$ ,  $P = 0,034$ ). No segundo período, maior quantidade de variação (16 %) foi explicada, mas o gradiente de nutrientes do solo foi a principal variável relacionada com a taxa de mortalidade ( $t = 2,75$ ,  $P = 0,007$ ). Para as árvores de pequeno porte, a taxa de mortalidade no primeiro período não foi relacionada com os gradientes de solo e inclinação. Porém, no segundo período, 18 % da variação da taxa de mortalidade foi associada com os gradientes. Nesse período, o gradiente de nutrientes do solo foi a única variável relacionada significativamente ( $t = 3,18$ ,  $P = 0,002$ ) com a taxa de mortalidade.

Altitude e inclinação explicaram menos de 10 % da variação da taxa de mortalidade nos dois períodos (Apêndice 1.A). A inclinação não foi relacionada com a mortalidade. Contudo, no segundo período, a altitude foi relacionada negativamente com a taxa de mortalidade das árvores de pequeno porte ( $t = -2,14$ ,  $P = 0,036$ ) e de médio e grande porte ( $t = -2,01$ ,  $P = 0,049$ ). Essa variável refletiu o efeito do gradiente de textura sobre a taxa de mortalidade, principalmente no segundo período. Contudo, com os ajustes das probabilidades através da correção de Bonferroni, os modelos utilizando somente variáveis topográficas não foram significativos.

### ***1.5.3 Efeito do solo e topografia dependente da classe de tamanho***

A taxa de mortalidade foi dependente do tamanho das árvores (Apêndice 1.B). As taxas de mortalidade mais altas ocorreram nas classes com  $1 \leq \text{DAP} < 10$  cm ( $1,97 \text{ \%.ano}^{-1}$ , IC 95 %: 1,82 – 2,11) e  $50 \leq \text{DAP} < 60$  cm ( $1,89 \text{ \%.ano}^{-1}$ , IC 95 %: 1,48 – 2,30); o restante das classes apresentaram taxas de mortalidade similares, variando de  $1,33 \text{ \%.ano}^{-1}$  (IC 95 %: 1,20 – 1,45) a  $1,58 \text{ \%.ano}^{-1}$  (IC 95%: 1,25 – 1,92) para árvores com  $10 \leq \text{DAP} < 20$  cm e  $40 \leq \text{DAP} < 50$  cm, respectivamente.

A relação entre a taxa de mortalidade e os gradientes de solo e inclinação (Fig. 1.3) foi dependente do tamanho das árvores (Apêndice 1.C). As taxas de mortalidade de árvores nas três primeiras classes de tamanho ( $1 \leq \text{DAP} < 30$  cm) foram relacionadas de forma semelhante com os gradientes de solo e inclinação. O gradiente de textura do solo foi negativamente associado com as taxas de mortalidade, e os gradientes de nutrientes do solo e inclinação foram positivamente relacionados com as taxas mortalidade dessas árvores. As

taxas de mortalidade das árvores nas quatro classes de tamanho com  $DAP \geq 30$  cm apresentaram relações fracas e diferenciadas com os gradientes de solo e inclinação. Baseado nestas relações com as variáveis ambientais (Fig. 1.3), árvores com  $1 \leq DAP < 30$  cm formam um grupo natural, e árvores com  $DAP \geq 30$  cm constituem um grupo com características diferentes e com variação muito maior que as árvores menores, ou formam mais de um grupo que não podem ser distinguidos com os dados disponíveis. Esses grupos de tamanho de árvores, de pequeno e médio porte ( $1 \leq DAP < 30$  cm) e de grande porte ( $DAP \geq 30$  cm), foram utilizados nas análises subsequentes.

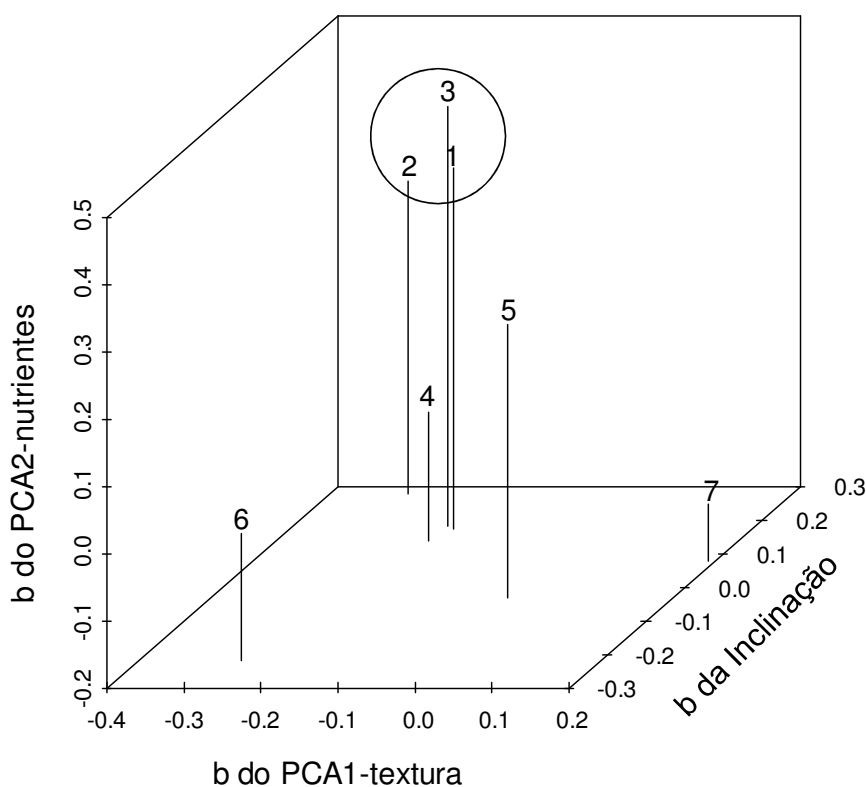


Fig. 1.3. Relação entre os coeficientes angulares padronizados dos gradientes de textura (PCA1), nutrientes (PCA2) do solo e inclinação. Os coeficientes foram gerados através de regressões múltiplas entre a mortalidade de árvores em várias classes de DAP com os gradientes de solo e inclinação (classes de DAP: 1 =  $\geq 1$ ,  $< 10$  cm; 2 =  $\geq 10$ ,  $< 20$ ; 3 =  $\geq 20$ ,  $< 30$ ; 4 =  $\geq 30$ ,  $< 40$ ; 5 =  $\geq 40$ ,  $< 50$ ; 6 =  $\geq 50$ ,  $< 60$ ; e 7 =  $\geq 60$ ).



A taxa de mortalidade das árvores de pequeno e médio porte foi de 1,74  $\% \cdot \text{ano}^{-1}$  (IC 95 %: 1,61 – 1,87) e a das árvores de grande porte foi de 1,52  $\% \cdot \text{ano}^{-1}$  (IC 95 %: 1,31 – 1,73) para o período todo. A taxa de mortalidade das árvores de pequeno e médio porte foi menor (t pareado = -4,57, gl = 71,  $P < 0,001$ ) no primeiro período (1,49  $\% \cdot \text{ano}^{-1}$ , IC 95 %: 1,36 – 1,62) do que no segundo período (1,89  $\% \cdot \text{ano}^{-1}$ , IC 95 %: 1,72– 2,06). As árvores de grande porte também apresentaram menor taxa de mortalidade (t pareado = -2,37, gl = 71,  $P = 0,02$ ) no primeiro (1,23  $\% \cdot \text{ano}^{-1}$ , IC 95 %: 0,96 – 1,49) do que no segundo período (1,69  $\% \cdot \text{ano}^{-1}$ , IC 95 %: 1,40 – 1,98).

Os gradientes de solo e inclinação explicaram 22 % da variação da taxa de mortalidade para as árvores de pequeno e médio porte para o período todo ( $F_{3;68} = 6,45$ ,  $P_{\text{Bonf.}} = 0,001$ ). A taxa de mortalidade dessas árvores foi relacionada negativamente com o gradiente de textura do solo ( $t = -2,32$ ,  $P = 0,02$ , Fig. 1.4a) e positivamente com os gradientes de nutrientes do solo ( $t = 3,15$ ,  $P = 0,002$ , Fig. 1.4b) e inclinação ( $t = 1,92$ ,  $P = 0,06$ , Fig. 1.4c). A mortalidade calculada para as árvores de grande porte não foi relacionada com os gradientes de solo e inclinação ( $F_{3;68} = 0,91$ ,  $P_{\text{Bonf.}} = 0,88$ ).

Mesmo para as árvores de pequeno e médio porte, a utilização somente da altitude e inclinação para prever a taxa de mortalidade foi limitada. Essas variáveis explicaram 10 % da variação da taxa de mortalidade das árvores de pequeno e médio porte ( $F_{2;69} = 3,76$ ,  $P_{\text{Bonf.}} = 0,06$ ), menos da metade da variação explicada por solos e inclinação. Altitude apresentou relação negativa ( $t = -2,33$ ,  $P = 0,03$ , Fig. 1.4d) com a taxa de mortalidade. A taxa de mortalidade das árvores de grande porte não foi associada com topografia ( $F_{2;69} = 0,97$ ,  $P_{\text{Bonf.}} = 0,77$ ).

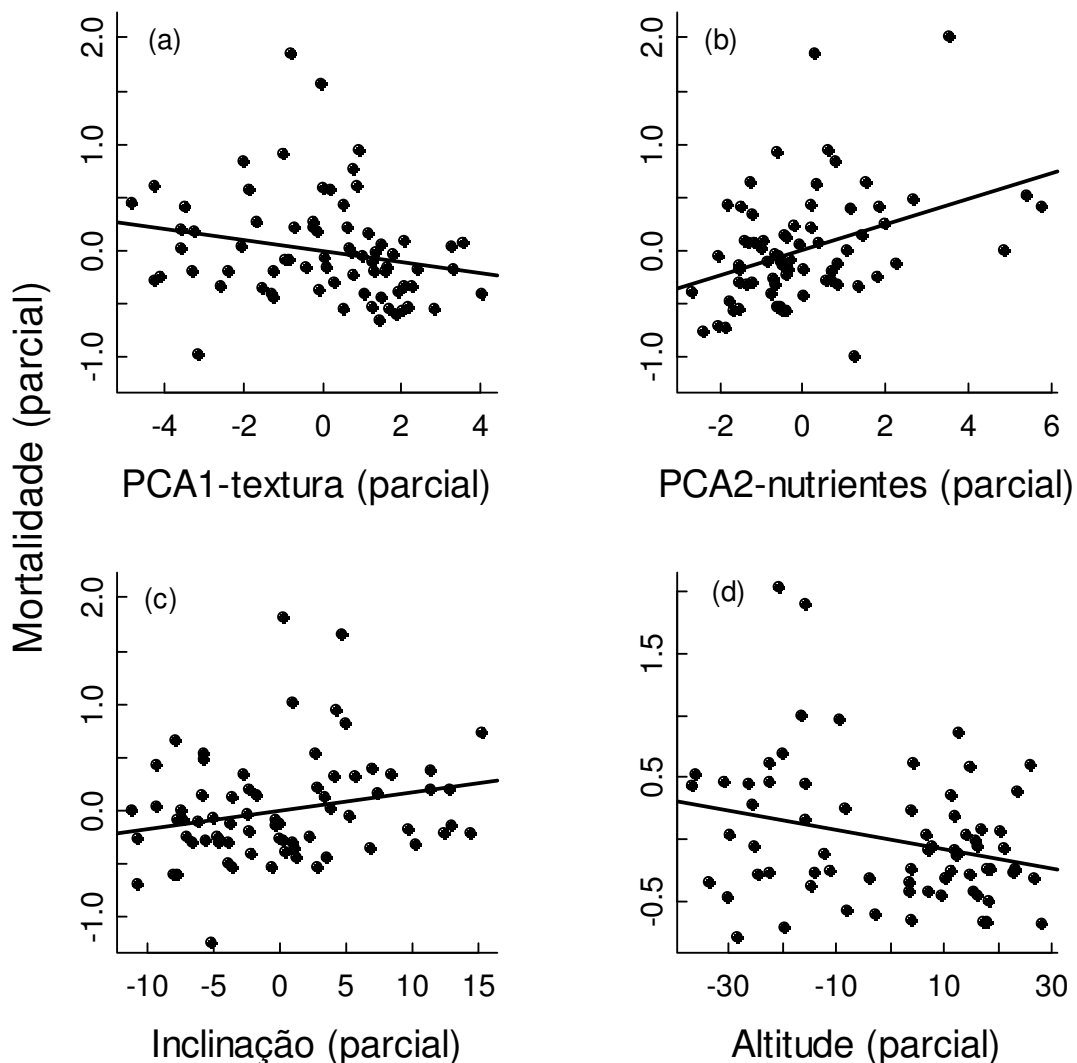


Fig. 1.4. Regressões parciais relacionando (a) o gradiente de textura, (b) nutrientes do solo, (c) inclinação e (d) altitude com a taxa de mortalidade das árvores com  $1 \leq \text{DAP} < 30$  cm. As parciais de altitude são de um modelo somente com inclinação, que não foi significativa ( $P > 0,05$ ). As parciais apresentadas para inclinação são do modelo com os gradientes de solo.

No primeiro período, a taxa de mortalidade das árvores de pequeno e médio porte não foi relacionada com os gradientes de solo e inclinação (Apêndice 1.D). Contudo, no segundo período, 25 % da variação da taxa de mortalidade dessas árvores foi explicada pelos gradientes de solo e inclinação ( $F_{3;68} = 7,55$ ,  $P_{\text{Bonf.}} < 0,001$ ). A taxa de mortalidade foi negativamente relacionada com o gradiente de textura do solo ( $t = -2,23$ ,  $P = 0,03$ , Fig. 1.5a) e positivamente relacionada com os gradientes de nutrientes do solo ( $t = 3,67$ ,  $P < 0,001$ , Fig. 1.5b) e inclinação ( $t = 2,12$ ,  $P = 0,04$ , Fig. 1.5c), indicando que terrenos arenosos e com maior concentração de nutrientes nos baixios e áreas inclinadas

apresentaram maior mortalidade que platôs com solos argilosos. A taxa de mortalidade das árvores de grande porte não foi relacionada com as variáveis no primeiro ou segundo períodos separadamente (Apêndice 1.D). As variáveis topográficas foram associadas somente com a mortalidade das árvores de pequeno e médio porte no segundo período ( $F_{2;69} = 4,7$ ,  $P_{Bonf.} = 0,02$ ). Altitude apresentou relação negativa ( $t = -2,71$ ,  $P = 0,008$ ) com a taxa de mortalidade desse grupo de árvores (Fig. 1.5d).

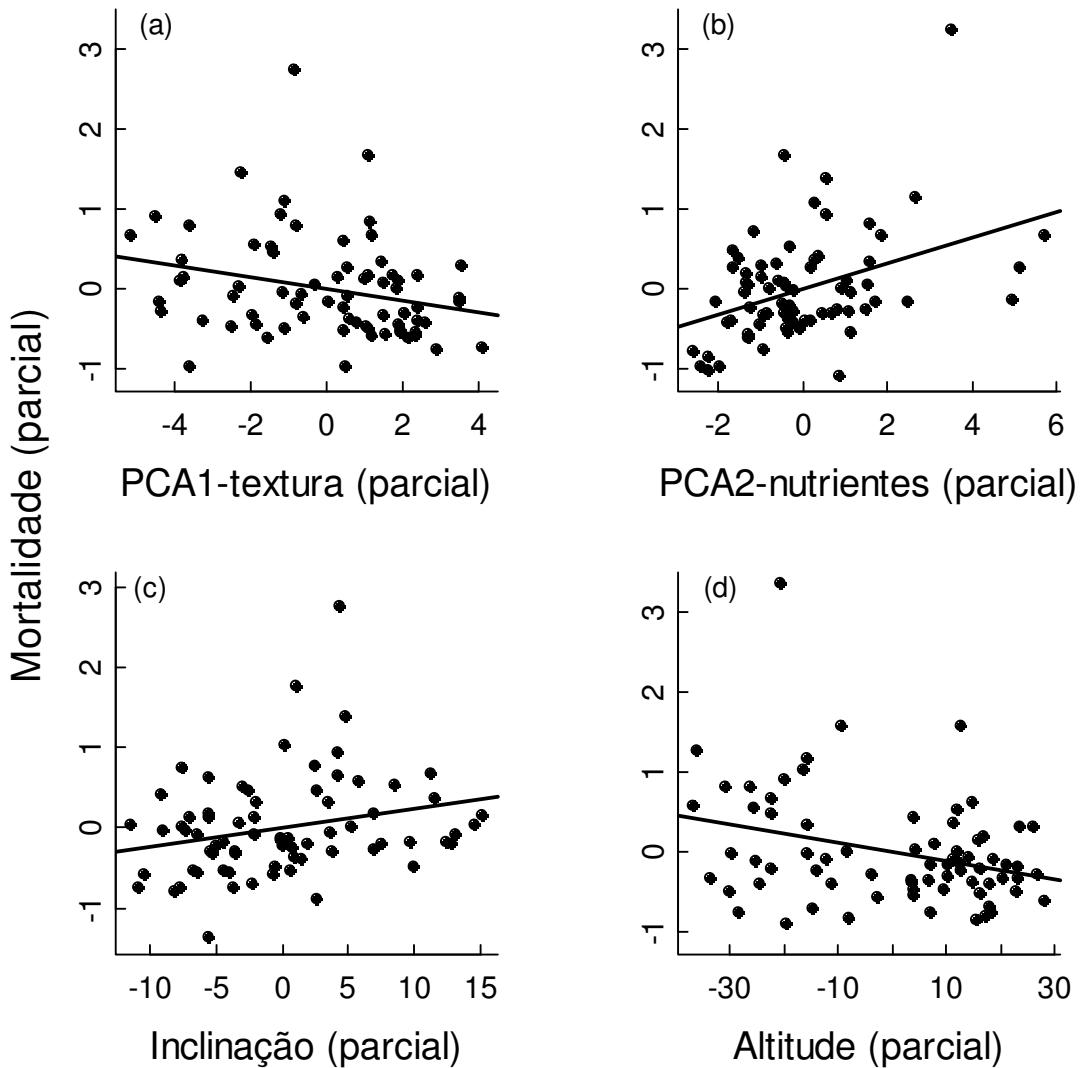


Fig. 1.5. Regressões parciais relacionando (a) o gradiente de textura, (b) nutrientes do solo, (c) inclinação e (d) altitude com a taxa de mortalidade das árvores com  $1 \leq \text{DAP} < 30$  cm calculada para o segundo período. As parciais apresentadas para inclinação são do modelo com os gradientes de solo. As parciais de altitude são de um modelo que inclui somente esta variável e inclinação.

#### ***1.5.4 Modo de morte sua relação com solos e inclinação***

As árvores mortas aparentemente por vento e chuva contribuíram com uma pequena proporção (16 %) do total das árvores mortas de pequeno e médio porte ( $5 \leq \text{DAP} < 30$  cm). Dessas árvores, 31 % morreram desenraizadas e 69 % quebradas. A maioria das árvores morreu em pé (53 %) ou devido à queda de outras árvores (23 %); somente 8 % não foram classificadas. A proporção de árvores de grande porte ( $\text{DAP} \geq 30$  cm) mortas aparentemente pelo vento e chuva foi alta (43 %), sendo que 42 % morreram desenraizadas e 58 % quebradas. Ainda assim, as árvores mortas em pé contribuíram com a maior proporção (48 %). Poucas árvores grandes (7 %) morreram devido à queda de outras árvores e 2 % não foram classificadas quanto ao modo de morte.

Os gradientes de solo e inclinação explicaram 20 % da variação da taxa de mortalidade aparentemente causada pelo vento e chuva das árvores com  $5 \leq \text{DAP} < 30$  cm para o período todo ( $F_{3,68} = 5,78$ ,  $P = 0,001$ ). A taxa de mortalidade foi relacionada positivamente com os gradientes de nutrientes do solo ( $t = 3,24$ ,  $P = 0,002$ ) e inclinação ( $t = 2,3$ ,  $P = 0,03$ ) indicando que as árvores que crescem em solos com maior concentração de nutrientes e locais inclinados estão precariamente fixadas ao solo (Fig. 1.6a e b). Inesperadamente, a taxa de mortalidade das árvores de grande porte aparentemente causada pelo vento e chuva também foi relacionada com os gradientes de solo e inclinação ( $F_{3,68} = 2,65$ ,  $P = 0,056$ ,  $R^2 = 0,10$ ). Os gradientes de nutrientes do solo ( $t = 1,93$ ,  $P = 0,057$ ) e inclinação ( $t = 2,03$ ,  $P = 0,047$ ) foram relacionados positivamente com a mortalidade dessas árvores (Fig. 1.6c e d). Dentre as árvores que aparentemente morreram pelo vento e chuva, somente as desenraizadas, que apresentam maior probabilidade de terem caído durante chuvas, foram relacionadas com os gradientes de solo e inclinação ( $F_{3,68} = 7,55$ ,  $P < 0,001$ ,  $R^2 = 0,25$  para árvores com  $5 \leq \text{DAP} < 30$  cm e  $F_{3,68} = 4,04$ ,  $P = 0,01$ ,  $R^2 = 0,15$  para árvores com  $\text{DAP} \geq 30$  cm). Houve relação positiva com os gradientes de nutrientes e inclinação como obtido para todas as árvores mortas aparentemente pelo vento e chuva. As árvores mortas quebradas, que apresentam maior probabilidade de terem caído devido ao vento, não foram relacionadas com os gradientes de solo ou inclinação ( $F_{3,68} = 1,35$ ,  $P = 0,27$  para árvores com  $5 \leq \text{DAP} < 30$  cm e  $F_{3,68} = 0,76$ ,  $P = 0,52$  para árvores com  $\text{DAP} \geq 30$  cm).

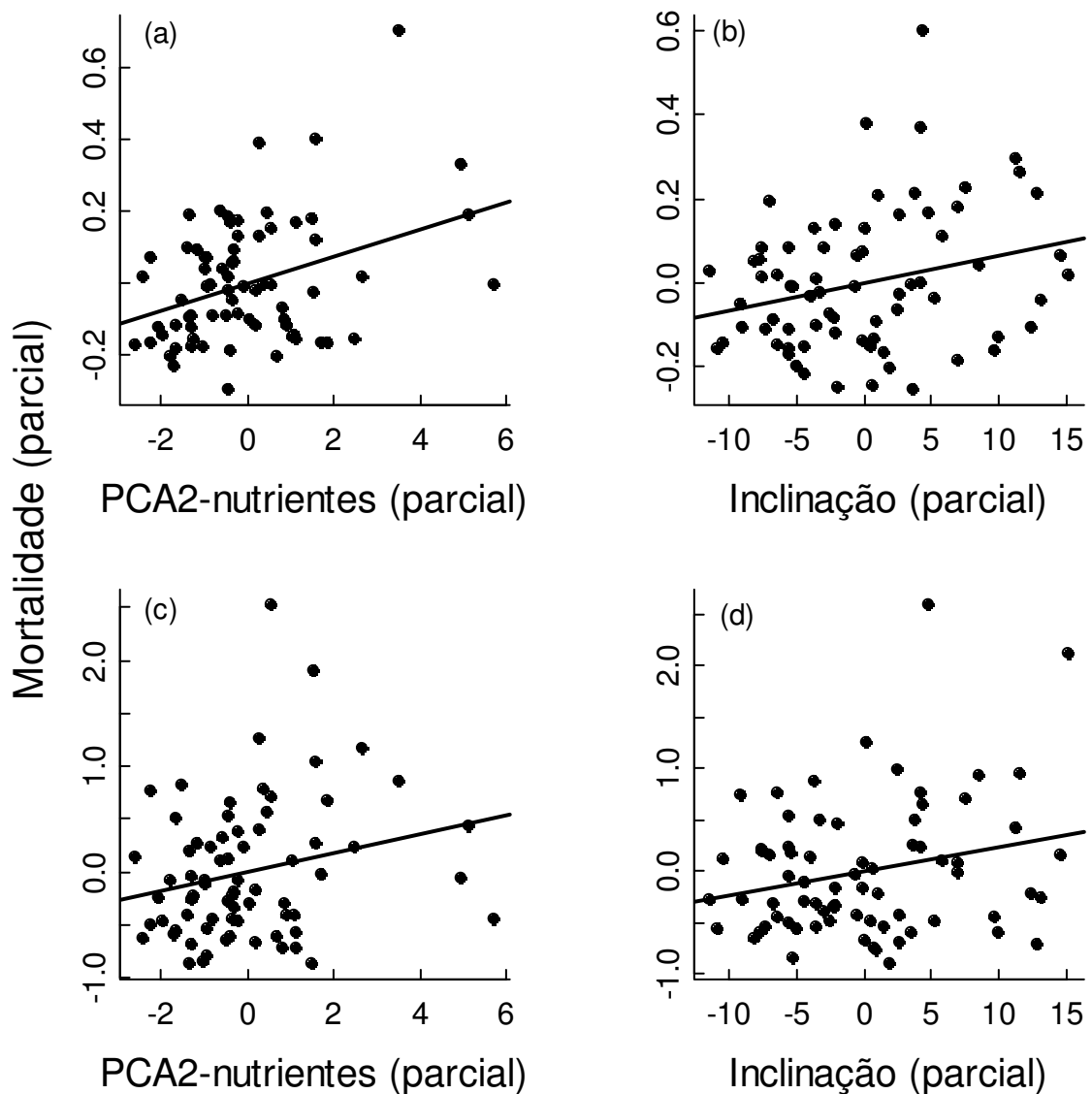


Fig. 1.6. Regressões parciais relacionando gradientes de nutrientes do solo (a e b) e inclinação (b e d) com a mortalidade das árvores aparentemente causada pelo vento e chuva para árvores com  $5 \leq \text{DAP} < 30$  cm (a e b) e com  $\text{DAP} \geq 30$  cm (c e d).

A taxa de mortalidade para árvores mortas em pé não foi relacionada com os gradientes de solo e inclinação ( $F_{3,68} = 1,84$ ,  $P = 0,15$  para as árvores com  $5 \leq \text{DAP} < 30$  cm e  $F_{3,68} = 1,35$ ,  $P = 0,27$  para as árvores com  $\text{DAP} \geq 30$  cm). A mortalidade devido à queda de outras árvores também não foi relacionada com os gradientes de solo e inclinação ( $F_{3,68} = 1,82$ ,  $P = 0,15$  para as árvores com  $5 \leq \text{DAP} < 30$  cm e  $F_{3,68} = 0,34$ ,  $P = 0,80$  para as árvores com  $\text{DAP} \geq 30$  cm).

No primeiro período, a mortalidade calculada para todos os modos de morte nas duas classes de tamanho não foi relacionada com os gradientes de solo ou inclinação (Apêndice 1.E). No entanto, no segundo período, a mortalidade de árvores com  $5 \leq \text{DAP} < 30$  cm aparentemente causada pelo vento e chuva foi relacionada com esses gradientes ( $F_{3;68} = 6,61$ ,  $P < 0,001$ ,  $R^2 = 0,23$ ). A taxa de mortalidade para esse modo de morte foi positivamente relacionada com a inclinação ( $t = 2,91$ ,  $P = 0,005$ ) e com o gradiente de nutrientes do solo ( $t = 3,41$ ,  $P = 0,001$ ). No entanto, a mortalidade das árvores de grande porte aparentemente causada pelo vento e chuva não foi relacionada com os gradientes nesse período. A mortalidade para árvores mortas pé foi relacionada negativamente com a inclinação do terreno no segundo período ( $t = -2,01$ ,  $P = 0,048$ ), indicando que menos árvores morrem em pé em terrenos inclinados.

## 1.6 Discussão

### 1.6.1 Mortalidade de árvores e sua relação com solos e topografia

A forma da parcela aparentemente influenciou pouco a estimativa das taxas de mortalidade. A taxa de mortalidade de árvores de médio a grande porte ( $\text{DAP} \geq 10$  cm), estimada em 20 parcelas quadradas de 1 ha em florestas de terra-firme, distantes da borda, na região de Manaus, foi de  $1,32 \text{ \%}\cdot\text{ano}^{-1}$  (IC 95 %:  $\sim 1,10 - 1,55$ ) em intervalos de 10 a 19 anos (Nascimento e Laurance, 2004). Valores inferiores ( $1,12 \text{ \%}\cdot\text{ano}^{-1}$ , IC 95 %:  $\sim 0,71 - 1,52$  e  $1,13 \text{ \%}\cdot\text{ano}^{-1}$ , IC 95 %:  $\sim 0,86 - 1,41$ ), calculados em intervalos de 5 a 17 anos, foram obtidos nessa área antes da seca associada ao El – Niño em 1997 (Williamson et al., 2000; Laurance et al., 2001). Nossa estimativa em 72 parcelas de 1 ha foi de  $1,39 \text{ \%}\cdot\text{ano}^{-1}$  (IC 95 %:  $1,26 - 1,52$ ) em um intervalo de tempo de 5 anos. Embora o presente estudo tenha sido realizado em parcelas estreitas e longas que seguem a curva de nível do terreno, e tenha abrangido maior variação das características de solo e topografia entre as parcelas, as estimativas foram próximas considerando que os intervalos de confiança se sobrepõem. A forma das parcelas também não afetou as estimativas de biomassa de árvores em florestas da Amazônia Central (Castilho et al., 2006) e da América Central (Clark e Clark, 2000).

As características de solo e topografia explicaram cerca de um quinto da variação da mortalidade de árvores na Reserva Ducke. O gradiente de textura do solo (eixo 1 da PCA) apresentou relação negativa com a mortalidade de árvores, mostrando que em locais

com solos arenosos a mortalidade tende a ser mais elevada do que em solos argilosos. Rocha (2001) mostrou resultados contrastantes em uma floresta próxima, onde a mortalidade foi maior nos platôs com solos argilosos do que nos vales com solos arenosos. Em outro estudo na Amazônia Central, Williamson et al. (2000) não encontrou relação entre a percentagem de argila no solo e a mortalidade de árvores. No entanto, a variação da percentagem de argila foi bem menor (30 – 66 %) do que a registrada em nosso estudo (2 – 88 %), provavelmente devido à exclusão de áreas próximas aos corpos d'água.

O gradiente de nutrientes do solo (eixo 2 da PCA) foi a principal variável relacionada com a mortalidade. No entanto, é improvável que a variação na concentração de nutrientes na camada superficial do solo seja capaz de afetar fortemente a dinâmica florestal na área. Os solos profundos na Reserva Ducke são inférteis independentemente do tipo de solo e posição topográfica. Phillips et al. (2004) mostraram que existe uma variação regional da mortalidade de árvores dependente da fertilidade do solo. A mortalidade foi quase o dobro nos solos mais ricos em nutrientes da parte sul e oeste do que em solos pobres da porção oriental e central da bacia Amazônica. No entanto, o estudo de Phillips et al. (2004) englobou desde Spodosols arenosos pobres até Inceptisols férteis, captando alta variação de fertilidade do solo profundo ao longo da bacia. Portanto, a dinâmica florestal pode ser afetada, tendo em vista que a maior fertilidade do solo profundo permite um aporte líquido de nutrientes para a vegetação. Na Reserva Ducke, a maior concentração de nutrientes foi encontrada em solos arenosos dos baixios (frequentemente associados a cursos d'água). Isso pode ter ocorrido em função do maior tempo de residência dos nutrientes na matéria orgânica devido às condições anóxicas geradas por alagamentos frequentes na estação chuvosa que retardam o processo de decomposição. Contudo, a concentração de matéria orgânica, que é um indicador da capacidade de retenção de nutrientes (Fearnside e Leal Filho, 2001), foi negativamente relacionada com a concentração de areia no solo da área ( $r = -0,57$ ,  $P < 0,001$ ). Isso indica que os solos dos baixios têm menor capacidade de retenção de nutrientes em comparação aos solos argilosos dos platôs. A lixiviação dos solos das vertentes e a entrada de nutrientes através do alagamento podem ser processos que expliquem a maior concentração de nutrientes nos solos superficiais de algumas áreas de baixio.

Na Reserva Ducke, parcelas que exibiram alta percentagem de areia no solo e apresentaram as maiores concentrações de nutrientes também estão próximas a corpos d'água. Portanto, a alta mortalidade pode estar relacionada com a baixa profundidade do lençol freático. A disponibilidade de água e nutrientes são fatores que determinam a

profundidade e a biomassa de raízes em florestas tropicais úmidas (Schenk e Jackson, 2002; Speleta e Clark, 2007). A biomassa e a profundidade alcançada por raízes finas são muito menores em solos com maior disponibilidade de água e nutrientes. Assumindo que a biomassa de raízes seja diretamente proporcional a biomassa arbórea acima do solo, na Reserva Ducke a biomassa de raízes será maior em solos argilosos dos platôs do que em solos arenosos nos baixios, pois esse é o padrão encontrado para a biomassa das árvores (Castilho et al., 2006). Portanto, é esperado que as árvores apresentem fixação precária nas áreas de baixio. Além disso, como as áreas de baixio sofrem alagamentos que encharcam o solo, o sistema radicular pode sofrer enfraquecimento ou morte devido à diminuição dos níveis oxigênio no solo (Drew, 1997; Kozlowski, 1997). Mesmo espécies adaptadas a essas condições podem sofrer diminuição do metabolismo com o alagamento (Fernandez et al., 1999; Herrera, 2008) acarretando no enfraquecimento do sistema radicular e aumentando a propensão ao desenraizamento. A qualidade de ancoragem para as raízes em solos encharcados também pode ser muito menor do que em solos bem drenados. Maior frequência de quedas de árvores e formação de clareiras em La Selva (Costa Rica) e na Ilha de Barro Colorado (Panamá) ocorrem na estação das chuvas, quando os solos permanecem constantemente úmidos (Brokaw, 1985; Brandani et al., 1988; Denslow e Hartshorn, 1994). A chuva pode influenciar a queda através do impacto da água nas superfícies da árvore, diminuindo da aderência entre as raízes e o solo e aumentando o peso da copa devido à água que permanece nas folhas e galhos; reduzindo a habilidade da árvore em manter sua posição vertical. Como o peso da copa aumenta e a fixação das raízes se enfraquece nos solos encharcados, os ventos exercem a última força necessária para derrubar as árvores (Brokaw, 1985).

Ao longo da bacia Amazônica, variações na composição florística (ter Steege et al., 2000, 2006) e na densidade da madeira (Baker et al., 2004a; Chao et al., 2008) estão associadas à fertilidade do solo. Portanto, as variações na composição florística e na densidade da madeira podem ter gerado diferenças nas taxas de mortalidade observadas por Phillips et al. (2004). No presente estudo, mostramos que a textura e concentração de nutrientes em solos pobres (Oxisols, Ultisols e Spodosols), provavelmente associadas ao encharcamento, são capazes de influenciar a mortalidade de árvores em meso escala (64 km<sup>2</sup>). Embora exista variação florística de árvores em meso escala associadas a características de solo e topografia (Clark et al., 1999; Harms et al., 2001; Potts et al., 2002; Russo et al., 2005; John et al., 2007), as diferenças observadas são ao nível de espécie. A variação florística em escala regional na Amazônia é muito maior se considerado que os



padrões atuais foram estabelecidos ao nível de família (ter Steege et al., 2000, 2006). Além disso, a variação de solos e topografia que determinou a substituição de espécies de árvores em meso escala em outros estudos (Clark et al., 1999; Russo et al., 2005; John et al., 2007) foi maior que a observada na Reserva Ducke. Apesar de existirem diferenças na composição de espécies de ervas de sub-bosque, palmeiras (Kinupp e Magnusson, 2005; Costa et al., 2005, 2009) e árvores (C.V. Castilho, dados não publicados) associadas a características de solo e topografia na área, essas diferenças são sutis e provavelmente, características ambientais exerçam maior efeito sobre a mortalidade que a mudança na composição de espécies. No entanto, estudos mais detalhados são necessários para determinar até qual ponto a relação entre mortalidade e as características ambientais é independente da substituição de espécies.

As variáveis topográficas foram fracamente relacionadas às taxas mortalidade de árvores. A altitude refletiu a relação entre o gradiente de textura com a taxa de mortalidade. No entanto, a relação entre inclinação e a taxa de mortalidade indicou que as árvores se tornam mais vulneráveis em locais inclinados. A movimentação lenta dos solos nas vertentes, causando inclinação das árvores, pode ser uma das causas da mortalidade de árvores nessas áreas (Harker, 1996; Sasaki et al., 2000). Embora áreas inclinadas frequentemente apresentem solos argilosos, com boas condições de ancoragem para raízes (Dupuy et al., 2005, 2007), o lençol freático permanece próximo da superfície na transição do baixio para vertente (Tomasella et al., 2008). A baixa profundidade do lençol freático não permite o enraizamento profundo e diminui a adesão das raízes ao solo devido à umidade alta, deixando às árvores mais propensas ao desenraizamento. Além disso, as vertentes podem estar mais expostas ao vento. Bellingham e Tanner (2000) observaram uma relação positiva entre mortalidade de árvores e inclinação dependente do grau de exposição ao vento. No presente estudo, não foi possível avaliar a exposição ao vento, pois várias parcelas instaladas em locais inclinados circundam parte da elevação topográfica. Assim, a mesma parcela pode sofrer diferentes intensidades de exposição. A despeito disso, uma maior proporção de clareiras em florestas tropicais também está associada à inclinação (Poorter et al., 1994; Gale, 2000), indicando que maior mortalidade de árvores ocorre nesses locais. Porém, a mortalidade e formação de clareiras também podem ser independentes da inclinação do terreno (Kapos et al., 1990; Condit et al., 1995; Nakagawa et al., 2000). A contradição sobre a existência ou não do efeito da inclinação pode ser devido ao delineamento amostral inapropriado. No presente estudo, foi empregado um desenho experimental especialmente para determinar os efeitos do solo e topografia sobre a

distribuição de organismos e processos ecológicos, que facilitou a identificação da relação entre a taxa de mortalidade e inclinação.

A taxa de mortalidade das árvores de pequeno porte ( $1 \leq \text{DAP} < 10 \text{ cm}$ ) não foi relacionada com os gradientes de altitude e inclinação possivelmente devido à estabilidade pluviométrica durante o período estudado. Embora em 2005 tenha ocorrido uma das maiores secas do século na Amazônia, a parte central da bacia, onde se insere a Reserva Ducke, não foi afetada fortemente (Marengo et al., 2008). No Monte Kinabalu (Bornéu), Aiba e Kitayama (2002) mostraram que a mortalidade de árvores de pequeno porte aumentou com a altitude devido ao maior déficit hídrico. Na ilha de Barro Colorado, na América Central, as árvores localizadas em áreas inclinadas sofrem menor déficit hídrico durante períodos secos devido à percolação de água das áreas mais altas (Daws et al., 2002; Engelbrecht et al., 2007). No entanto, em uma área de floresta de terra-firme na região de Manaus, a umidade do solo foi menor em áreas inclinadas do que em áreas planas mais altas (Luizão et al., 2004), sugerindo que, as árvores pequenas poderiam estar mais susceptíveis à escassez de água nos terrenos inclinados durante períodos de estiagem severa. Em Sarawak (Malásia), as árvores de pequeno porte foram mais susceptíveis à seca extrema de 1997-1998 associada ao El Niño (Nakagawa et al., 2000). Contudo, no Panamá e no oeste de Kalimantan (Indonésia), a seca afetou principalmente as árvores de grande porte (Condit et al., 1995; Van Nieuwstadt e Sheil, 2005). Após três anos seguidos de exclusão de 60 % das chuvas na floresta do Tapajós (Amazônia Central-Oriental), as árvores de médio e grande porte sofreram maior mortalidade que as árvores de pequeno porte (Nepstad et al., 2007). No entanto, na Amazônia Central, a mortalidade de árvores foi igualmente distribuída entre classes de tamanho (Williamson et al., 2000; Laurance et al., 2001).

### ***1.6.2 Relação da mortalidade com gradientes de solo e topografia dependente do tamanho das árvores***

A relação entre a taxa de mortalidade com solos e topografia foi dependente do tamanho das árvores. Através da magnitude e natureza dessa relação, foi possível dividir as árvores em dois grupos de tamanho: pequeno e médio porte ( $1 \leq \text{DAP} < 30 \text{ cm}$ ); e grande porte ( $\text{DAP} \geq 30 \text{ cm}$ ). As taxas de mortalidade das árvores de pequeno e médio porte foram relacionadas com solos e topografia, mas a mortalidade das árvores de grande porte não, indicando que os padrões de distribuição da mortalidade, biomassa, diversidade florística e densidade da madeira descritos para a bacia Amazônica (ter Steege et al., 2000, 2006;

Baker et al., 2004ab; Phillips et al., 2004, 2009) podem estar sendo indevidamente interpretados para todas as árvores. Padrões em que o número de indivíduos tem peso nas análises (mortalidade, densidade da madeira e diversidade florística) podem ser restritos às árvores de médio porte ( $10 \leq \text{DAP} < 30$  cm). Padrões obtidos com a análise de dados de árvores com  $\text{DAP} > 25$  cm ou  $> 30$  cm (Fearnside, 2000; Houghton et al., 2001; ter Steege et al., 2006; Nogueira et al., 2008) também podem ser severamente restritos, pois as árvores menores podem apresentar tendências completamente diferentes das árvores grandes. A estimativa da biomassa das árvores de pequeno e médio porte através de um fator de expansão da biomassa das árvores de grande porte (Fearnside, 2000; Houghton et al., 2001; Nogueira et al., 2008), pode contribuir para maiores incertezas na estimativa da biomassa total se a relação entre a biomassa de árvores pequenas e médias com as grandes variar de acordo com solos e topografia. Apesar de ser utilizado um fator de expansão diferente para cada região (ex. Nogueira et al., 2008), sua variação em meso escala não é contabilizada. Novas análises considerando o tamanho das árvores podem ser necessárias para avançar na compreensão dos padrões de mortalidade, biomassa, densidade da madeira e diversidade florística de árvores ao longo da bacia Amazônica. Nossos resultados sugerem que a divisão das árvores em  $1 \leq \text{DAP} < 30$  cm e  $\geq 30$  cm pode ser mais apropriada para determinar os padrões de distribuição da mortalidade em meso escala do que a divisão arbitrária em árvores com  $\text{DAP} < 10$  cm e  $\geq 10$  cm. No entanto, análises com a biomassa, diversidade florística e densidade da madeira são necessárias para definir se essa divisão pode ser generalizada.

As árvores de pequeno e médio porte apresentaram maior taxa de mortalidade em locais com solos arenosos e com maior concentração de nutrientes. Nesses locais, a floresta apresentou menor densidade e área basal de lianas do que em solos argilosos (Nogueira, 2006). As lianas podem minimizar o efeito dos ventos conectando as árvores umas às outras e mantendo suas copas estáveis (Putz, 1984). Garrido-Pérez et al. (2008) mostraram experimentalmente que a presença de lianas em florestas secundárias de pequeno porte diminuiu a mortalidade de árvores causada por um furacão. Como existem menos lianas nos baixios, as árvores de pequeno e médio porte podem estar fracamente conectadas umas às outras. A menor densidade de árvores de grande porte nos baixios (C.V. Castilho, dados não publicados) permite que os ventos incidam diretamente sobre as árvores de pequeno e médio porte. Talvez por essa razão, os gradientes de solo foram relacionados principalmente com a mortalidade das árvores estimada após a ocorrência de tempestades em 2005. No entanto, a presença de lianas aumenta a mortalidade de árvores em florestas

de maior porte (Garrido-Pérez et al., 2008). Várias árvores conectadas por lianas podem ser derrubadas devido à queda de uma só árvore, o que contribuiria para o aumento da mortalidade das árvores de menor porte. Embora as florestas em solos argilosos (platôs) tenham mais lianas e árvores de grande porte, a densidade de lianas grandes ( $\geq 10$  cm de diâmetro), que poderiam conectar fortemente as árvores grandes, é baixa e não é agrupada nos solos argilosos (Nogueira, 2006). Além disso, os solos argilosos permitem melhor fixação das raízes das árvores (Dupuy et al., 2005, 2007). A mortalidade das árvores de grande porte não foi relacionada com os gradientes de solo, mas isso pode ser devido à alta variação dos dados decorrente do menor número de indivíduos. No entanto, a diminuição do número de indivíduos das árvores de médio porte ( $10 \leq \text{DAP} < 30$  cm) a patamares similares ao das árvores grandes ( $\text{DAP} \geq 30$  cm), através da divisão em classes com intervalos de tamanho menor, não alterou a relação entre a mortalidade dessas árvores e as variáveis de solo e topografia (resultados não apresentados). Aiba e Kitayama (2002) mostraram que a mortalidade em todas as classes de tamanho foi relacionada com o tipo de solo e topografia, mas as diferenças das características dos solos e da altitude (700 a 3100 m s.n.m.) foram muito maiores que na Reserva Ducke.

Tempestades parecem intensificar a relação entre os gradientes de solo e topografia com a mortalidade de árvores. No primeiro período, o gradiente de textura do solo foi a principal variável relacionada com a taxa de mortalidade. Porém, no segundo período, que incluiu as tempestades ocorridas em 2005, o gradiente de nutrientes do solo foi a variável com maior magnitude de efeito. Na Amazônia, os *blowdowns* (tempestades convectivas) são um dos principais distúrbios naturais causadores de grande mortalidade de árvores (Nelson et al., 1994; Guimarães, 2007). Em 2005, foram registrados *blowdowns* em uma área de floresta de terra-firme próxima (Guimarães, 2007) e, queda de várias árvores emergentes ( $> 100$  cm de DAP) formando grandes clareiras na Reserva Ducke (J.J. Toledo, observação pessoal). A ocorrência de tempestades aparentemente contribuiu para o aumento da taxa de mortalidade, principalmente nos solos arenosos com maior concentração de nutrientes nos baixios e terrenos inclinados, provavelmente devido à menor qualidade de ancoragem para as raízes das árvores (Ruel, 2000; Dupuy et al., 2005, 2007) e maior exposição ao vento nesses locais. Como a seca de 2005 não afetou fortemente a Amazônia Central (Marengo et al., 2008), as tempestades ocorridas no mesmo período provavelmente foram o principal distúrbio causador das alterações nas taxas de mortalidade das árvores. Na Reserva Ducke, a soma da precipitação durante os meses mais secos (junho a outubro) de 2005 foi de 478 mm, cerca de 20 % abaixo da

média (616 mm) dos últimos 30 anos (Coordenação de Pesquisas em Clima e Recursos Hídricos – INPA, dados não publicados). A seca de 2005 foi moderada se comparada à seca de 1997, quando choveu 40 % abaixo da média na Reserva Ducke. Em florestas de terra-firme próximas, foi registrado um aumento de 40 % na mortalidade de árvores com  $DAP \geq 10$  cm em 1997 (Williamson et al., 2000; Laurance et al., 2001). O aumento da mortalidade do primeiro para o segundo período na Reserva Ducke foi bem menor, 19 % para as árvores com  $DAP \geq 10$  cm e de 25 % para as árvores com  $1 \leq DAP < 30$  cm.

### ***1.6.3 Modo de morte e sua relação com solos e inclinação***

No nordeste da Amazônia, sob ausência de maiores distúrbios climáticos (como *blowdowns*), a morte das árvores por senescência (parte das árvores mortas em pé) é predominante (Carey et al., 1994, Chao et al., 2008). A alta densidade da madeira (Baker et al., 2004a) e os solos pobres que induzem à produção de grande quantidade de raízes finas (Speleta e Clark, 2007) provavelmente contribuem para esse padrão (Chao et al., 2008). Na Reserva Ducke, aproximadamente metade das árvores de todos os tamanhos morreram em pé. Contudo, quase um terço das árvores de pequeno porte morreu devido à queda de outras árvores e boa parte das árvores de grande porte (43 %) morreu aparentemente pelo vento e chuva. Nossos resultados diferem dos encontrados por Chambers et al. (2000) na mesma região para árvores ( $\geq 10$  cm de DAP) que morreram em pé (~ 13 %), mas são similares para árvores que morreram aparentemente pela ação do vento e chuva (~ 54 %) e devido à queda de outras árvores (~ 33 %). Na floresta dinâmica de La Selva, Costa Rica, 26 % das árvores morreram em pé (Lieberman et al., 1985). Árvores mortas em pé contribuíram com menor porção da necromassa em florestas do sul (11 %) e leste (13 %) da Amazônia (Palace et al., 2007). No sudoeste da Amazônia (Peru), as árvores mortas em pé contribuíram com 24,3 % da necromassa (Baker et al., 2007) e no oeste do Equador, Gale e Barfod (1999) mostraram que uma pequena proporção das árvores ( $\geq 20$  cm de DAP) morreu em pé (15 %) enquanto a maior parte morreu aparentemente pelo vento e chuva (48 %) ou devido à queda de outras árvores (30 %). Na Venezuela, em áreas com solos pobres e poucos distúrbios climáticos, a proporção de árvores mortas em pé foi de 68 % (Carey et al., 1994). Como o vento e a chuva podem ser somente as causas proximais da morte das árvores (Brokaw, 1985), fatores estocásticos podem ter menor importância para a dinâmica das florestas da Amazônia Central. A movimentação lenta de solos nas encostas (Harker, 1996; Sasaki et al., 2000), alagamentos periódicos (Drew, 1997; Kozlowski, 1997), ataque de fungos, insetos e doenças, possivelmente são os fatores causais da morte

da maioria das árvores aparentemente quebradas e desenraizadas pelo vento e chuva. Sendo assim, a utilização de modelos de distribuição de mortalidade de árvores ao longo da paisagem, que atribuam toda a mortalidade a eventos estocásticos (Fisher et al., 2008), estarão superestimando o efeito de distúrbios climáticos sobre a dinâmica das florestas na Amazônia Central.

Na Fig. 1.7 estão descritos os modos de morte de árvores em compartimentos topográficos na Reserva Ducke. A mortalidade das árvores aparentemente causada pelo vento e chuva foi relacionada com os gradientes de solo e inclinação. A mortalidade foi superior em áreas com baixa qualidade de ancoragem para raízes. As áreas de vertente e solos com maior concentração de nutrientes na camada superficial, com lençol freático raso e sujeitos ao encharcamento, apresentaram alta mortalidade de árvores para esse modo de morte. Gale e Barfod (1999) encontraram resultados semelhantes no Equador, onde maior proporção de árvores que morreram desenraizadas ocorreu em terrenos inclinados e solos pouco drenados dos vales. No entanto, árvores que morreram quebradas ocorreram principalmente em locais inclinados e terrenos bem drenados. Em nosso estudo, somente as árvores que morreram desenraizadas foram relacionadas com solo e topografia. A fixação precária das árvores nos solos arenosos e pouco drenados (Dupuy et al., 2005, 2007) provavelmente explica a maior mortalidade nesses locais. Nas áreas inclinadas, embora os solos argilosos proporcionem melhor fixação, as árvores desenraizam devido à alta exposição ao vento, movimento lento dos solos (Harker, 1996; Sasaki et al., 2000) e baixa profundidade do lençol freático na transição do baixio para vertente (Tomasella et al., 2008). A falta de relação entre as árvores mortas quebradas com os gradientes de solo e inclinação pode ser devido à independência dos fatores que mais contribuam para a quebra dos troncos com o gradiente de exposição ao vento. A distribuição das árvores com troncos ocos (Nogueira et al., 2006), a presença de térmitas (Apolinário e Martius, 2004) e patógenos que enfraquecem a madeira, podem ser melhores preditores dos padrões de distribuição espacial das árvores mortas quebradas.

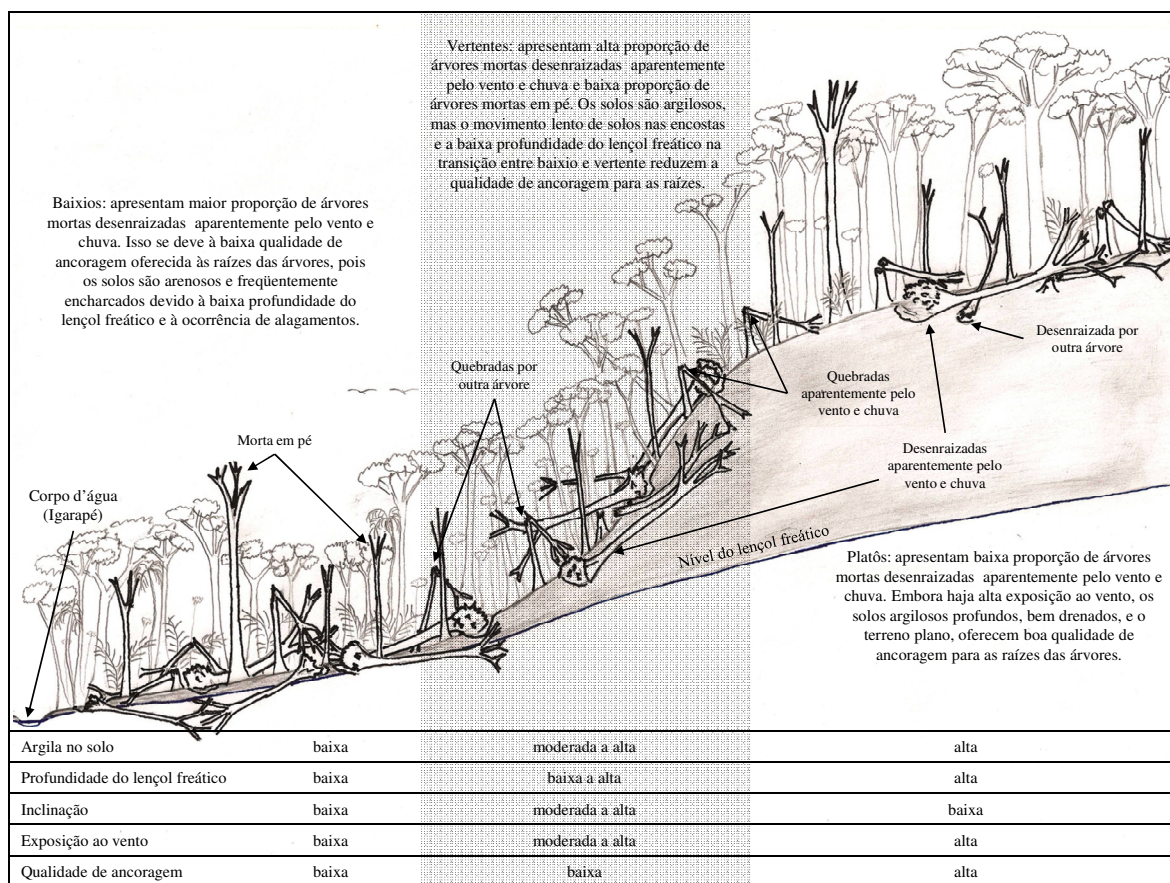


Fig. 1.7. Modos de morte de árvores em compartimentos topográficos de acordo com características de solo e topografia na Reserva Ducke. A profundidade do lençol freático, exposição ao vento e qualidade de ancoragem não foram medidos diretamente, mas são inferidos através da altitude, inclinação e características do solo.

A despeito de sua maior proporção, as árvores mortas em pé foram pouco relacionadas com os gradientes de solo e topografia na Reserva Ducke. No entanto, a mortalidade para esse modo de morte foi menor em áreas inclinadas (Fig. 1.7), provavelmente porque as árvores tendem a cair precocemente devido ao movimento lento dos solos (Harker, 1996; Sasaki et al., 2000) e à alta exposição ao vento. No entanto, a relação entre a morte das árvores em pé e os gradientes de solo e inclinação foi fraca, possivelmente devido à independência da maioria dos fatores causadores de mortalidade (parasitas, doenças, raios, competição) das características do solo e topografia. Contudo, Gale e Barfod (1999) mostraram que a proporção de árvores mortas em pé aumentou com a altitude (dos vales em direção aos platôs), sugerindo que secas e melhores condições para fixação das raízes contribuíram para esse padrão. A escassez de água poderia aumentar o número de árvores de pequeno e médio porte mortas em pé em solos argilosos das áreas

mais altas, pois a profundidade do lençol freático aumenta com a altitude (Rennó et al., 2008; Tomasella et al., 2008). No entanto, como Williamson et al., (2000) não encontraram relação entre a mortalidade e textura do solo em florestas de terra-firme próximas durante a seca extrema de 1997, é improvável que secas moderadas, como a ocorrida durante nosso estudo, determinem padrões fortes de distribuição das árvores mortas em pé relacionados com características do solo.

#### ***1.6.4 Previsão da mortalidade através da topografia***

Somente 10 % da variação da mortalidade pôde ser explicada por altitude e inclinação. Castilho et al. (2006) mostraram que ao redor de um terço da variação espacial da biomassa de árvores pôde ser explicada por essas variáveis. A relação foi dependente do tamanho; árvores de pequeno e médio porte ( $1 \leq \text{DAP} < 30$  cm) e parte das árvores de grande porte ( $40 \leq \text{DAP} < 60$  cm e  $\geq 70$  cm de DAP) apresentaram valores de biomassa relacionados à altitude e inclinação. Essas árvores contribuem com 76 % da biomassa total das árvores. Como dados topográficos podem ser obtidos com maior facilidade (através de SRTM) do que dados de solo, as estimativas de biomassa podem ser feitas com melhor precisão em escala regional empregando a altitude e inclinação para prever sua variação. A biomassa das árvores foi principalmente relacionada com o gradiente de textura do solo, ao passo que no presente estudo, o gradiente de nutrientes do solo foi o principal fator associado com a mortalidade. A textura exibe forte relação com altitude, mas o gradiente de nutrientes não exibe relação com altitude e está fracamente relacionado com a inclinação. Portanto, somente parte da variação da mortalidade, que é explicada pelo gradiente de textura do solo, pode ser explicada por altitude.

Somente a mortalidade das árvores de pequeno e médio porte foi relacionada significativamente com os gradientes de solo e topografia. Embora essas árvores contribuam com 98 % dos troncos, elas representam somente 40 % da biomassa das árvores acima do solo (Castilho et al., 2006). A variação da mortalidade das árvores de grande porte ( $\geq 30$  cm de DAP) que contribuem com a maior parte da biomassa (60 %) não foi explicada pelos gradientes de solo e topografia. Qualquer tentativa de utilização da topografia para melhorar as estimativas de mortalidade (e perda de biomassa) em escala regional deve ser feita com cautela.

A variação da mortalidade explicada por solos e topografia parece ter aumentado com a ocorrência das tempestades. Os gradientes de nutrientes e inclinação foram relacionados com a mortalidade das árvores que morreram aparentemente pelo vento e



chuva. Como um aumento na frequência e intensidade de secas e precipitações extremas está previsto para cenários futuros na Amazônia (Cox et al., 2008; Marengo et al., 2008, 2009), dados de topografia podem ser úteis na identificação de áreas de floresta mais propensas a sofrerem incremento na taxa de mortalidade no futuro. Assim, a quantidade de carbono que será liberada para atmosfera decorrente da mortalidade de árvores pode ser determinada com maior precisão se dados de topografia forem incluídos para ajudar a prever a variação espacial da mortalidade.

## **1.7 Conclusões**

Solos e topografia explicaram cerca de um quinto da variação das taxas de mortalidade de árvores na Reserva Ducke. Áreas com solos arenosos, férteis e terrenos inclinados apresentaram maior mortalidade do que platôs com solos argilosos.

A ocorrência de tempestades parece intensificar a relação entre a mortalidade de árvores e características do solo e topografia aumentando a mortalidade principalmente em solos arenosos, com maior concentração de nutrientes (sujeitos ao encharcamento) e terrenos inclinados.

Solos e topografia foram relacionados principalmente com a mortalidade das árvores de pequeno e médio porte. A mortalidade das árvores grandes foi pouco relacionada com as variáveis preditoras usadas neste estudo. Foi possível definir dois grupos de árvores baseado em padrões de mortalidade: árvores de pequeno e médio porte ( $1 \leq \text{DAP} < 30$  cm), com mortalidade relacionada da mesma forma com as variáveis de solo e topografia; e árvores de grande porte ( $\text{DAP} \geq 30$  cm), com mortalidade sem relação ou relacionada de forma diferenciada com as variáveis ambientais.

A mortalidade de árvores aparentemente causada pelo vento e chuva foi a mais relacionada com solos e topografia. Árvores mortas em pé ou pela queda de outras árvores foram pouco relacionadas com essas variáveis.

Altitude e inclinação explicaram metade da variação da mortalidade explicada por solos e inclinação. Portanto, a utilização somente de variáveis topográficas para prever a variação da mortalidade de árvores é limitada. No entanto, como a variação da mortalidade explicada por topografia aumentou após a ocorrência de tempestades, a utilização dessas variáveis sob condições de maior instabilidade climática pode ser promissora.

### Apêndice 1.A

Resultados das regressões múltiplas relacionando gradientes de textura (PCA1), nutrientes do solo (PCA2) e topografia (altitude e inclinação) com a mortalidade de árvores em duas classes de tamanho no primeiro e segundo períodos.

Classe de DAP (cm)	Período	Coeficiente b padronizado				F	P	P <sub>Bonf.</sub> <sup>†</sup>	R <sup>2</sup>
		PCA1	PCA2	Inclinação	Altitude				
≥ 1, < 10	1 <sup>o</sup>	-0,06	0,05	0,04		0,16	0,92	1,84	0,01
				0,04	0,01	0,05	0,95	1,90	0,00
	2 <sup>o</sup>	-0,18	0,38**	0,20		4,97	0,004	0,007	0,18
				0,02	-0,27*	2,74	0,07	0,14	0,07
≥ 10	1 <sup>o</sup>	-0,26*	0,12	0,20		3,30	0,025	0,05	0,13
				0,16	-0,19	3,01	0,06	0,11	0,08
	2 <sup>o</sup>	-0,21	0,33**	0,19		4,48	0,006	0,01	0,16
				0,04	-0,25*	2,6	0,08	0,16	0,07

\*: P < 0,05; \*\*: P < 0,01; †: P ajustado pela correção de Bonferroni.

### Apêndice 1.B

Médias e limites dos intervalos de confiança (IC 95 %) das taxas de mortalidade de árvores calculadas para o período todo em várias classes de tamanho.

Classe de DAP (cm)	Média (%.ano <sup>-1</sup> )	IC 95 % (%.ano <sup>-1</sup> )
≥ 1, < 10	1,97	1,82 – 2,11
≥ 10, < 20	1,33	1,20 – 1,45
≥ 20, < 30	1,42	1,19 – 1,65
≥ 30, < 40	1,46	1,21 – 1,70
≥ 40, < 50	1,58	1,25 – 1,92
≥ 50, < 60	1,89	1,48 – 2,30
≥ 60	1,43	0,97 – 1,89

### Apêndice 1.C

Resultados das regressões múltiplas relacionando gradientes de textura (PCA1), nutrientes do solo (PCA2) e inclinação com a mortalidade de árvores calculada para o período todo em várias classes de tamanho.

---

Classe de DAP (cm)	Coeficiente b padronizado			F	P	R <sup>2</sup>
	PCA1	PCA2	Inclinação			
≥ 1, < 10	-0,19	0,34**	0,17	4,12	0,01	0,15
≥ 10, < 20	-0,30*	0,27*	0,28*	6,58	< 0,001	0,22
≥ 20, < 30	-0,20	0,42***	0,18	6,24	< 0,001	0,22
≥ 30, < 40	-0,20	-0,01	0,14	1,80	0,16	0,07
≥ 40, < 50	-0,01	0,21	-0,03	1,14	0,34	0,05
≥ 50, < 60	-0,27*	-0,01	-0,22	2,10	0,11	0,09
≥ 60	0,19	-0,12	0,08	1,06	0,37	0,05

---

\*: P < 0,05; \*\*: P < 0,01; \*\*\*: P < 0,001.

### Apêndice 1.D

Resultados das regressões múltiplas relacionando gradientes de textura (PCA1), nutrientes do solo (PCA2) e topografia (altitude e inclinação) com a mortalidade de árvores em duas classes de tamanho no primeiro e segundo períodos.

Classe de DAP (cm)	Período	Coeficiente b padronizado				F	P	P <sub>Bonf.</sub> <sup>†</sup>	R <sup>2</sup>
		PCA1	PCA2	Inclinação	Altitude				
≥ 1, < 30	1º	-0,15	0,10	0,11		1,10	0,36	0,71	0,05
				0,09	-0,08	0,65	0,53	1,05	0,02
	2º	-0,24*	0,42***	0,25*		7,55	< 0,001	< 0,001	0,25
				0,05	-0,33**	4,70	0,01	0,02	0,12
≥ 30	1º	-0,13	0,05	0,12		0,88	0,46	0,92	0,04
				0,09	-0,12	1,12	0,33	0,67	0,03
	2º	-0,10	0,06	-0,01		0,30	0,83	1,65	0,01
				-0,04	-0,09	0,24	0,79	1,58	0,01

\*: P < 0,05; \*\*: P < 0,01; \*\*\*: P < 0,001; †: P ajustado pela correção de Bonferroni.

Apêndice 1.E

Resultados das regressões múltiplas relacionando gradientes de textura (PCA1), nutrientes do solo (PCA2) e inclinação com a mortalidade de árvores em duas classes de tamanho de acordo com o modo de morte no primeiro e segundo períodos.

Classe de DAP (cm)	Modo de morte	Período	Coeficiente b padronizado			F	P	R <sup>2</sup>
			PCA1	PCA2	Inclinação			
≥ 1, < 30	Vento e	1º	-0,18	0,18	-0,02	1,52	0,22	0,06
	Chuva	2º	-0,15	0,39***	0,35**	6,61	< 0,001	0,23
	Em pé	1º	-0,11	0,00	-0,03	0,25	0,86	0,01
		2º	-0,20	0,22	0,16	2,66	0,06	0,11
	Queda <sup>††</sup>	1º	-0,15	-0,06	0,20	2,17	0,10	0,09
		2º	-0,06	0,24	0,14	1,54	0,21	0,06
≥ 30	Vento e	1º	-0,07	0,08	0,15	0,70	0,56	0,03
	Chuva	2º	-0,08	0,23	0,22	1,99	0,12	0,08
	Em pé	1º	-0,05	-0,07	0,04	0,30	0,82	0,01
		2º	-0,08	-0,21	-0,26*	1,68	0,18	0,07
	Queda <sup>††</sup>	1º	-0,07	0,02	0,01	0,13	0,94	0,01
		2º	-0,02	0,03	-0,19	0,90	0,44	0,04

\*: P < 0,05; \*\*: P < 0,01; \*\*\*: P < 0,001; ††: Árvores mortas devido à queda de outras árvores.

## 2 Influência do solo, topografia e substratos sobre a decomposição de madeira na Amazônia Central

José Julio de Toledo, William Ernest Magnusson, Carolina Volkmer de Castilho

### 2.1 Resumo

Realizamos um experimento para avaliar o efeito do solo, topografia (altitude e inclinação), liteira fina, biomassa arbórea e características da árvore mais próxima sobre a decomposição de madeira de quatro espécies de árvores que variam em densidade da madeira (*Manilkara huberi* (Ducke) Standl. – 0,86 g.cm<sup>-3</sup>, *Couratari guianensis* Aubl. – 0,54, *Hura crepitans* L. – 0,32 e *Parkia pendula* Bth. Ex Walp. – 0,29). Uma amostra de madeira de cada espécie (30 x 5 x 2,5 cm) foi depositada em 72 parcelas distribuídas sistematicamente sobre uma área de 64 km<sup>2</sup> de floresta tropical de terra-firme na Reserva Florestal Adolpho Ducke. Após um ano, recolhemos as amostras e determinamos a porcentagem de madeira decomposta. O efeito da especificidade de decompositores foi avaliado através da associação entre a decomposição das amostras e a densidade da madeira e grupo taxonômico da árvore mais próxima com diâmetro altura do peito  $\geq 30$  cm. Gradientes de solo (textura e nutrientes), inclinação, liteira fina e biomassa arbórea não foram relacionados com a decomposição de madeira, com exceção da decomposição de *C. guianensis*, que foi maior em locais com maior biomassa arbórea ou maior inclinação. A densidade da madeira e o grupo taxonômico da árvore mais próxima não mostraram relação com a decomposição de madeira. Em geral, nenhuma das variáveis foi útil para prever a decomposição de madeira. Assim, a aplicação de modelos que incluam características de solo e topografia para melhorar as estimativas de liberação de carbono através da decomposição é limitada, pois a decomposição de madeira não segue o mesmo padrão de distribuição da decomposição de liteira fina e da biomassa arbórea. Os resultados também indicam que a decomposição de madeira está provavelmente mais associada com decompositores generalistas do que com especialistas associados às árvores mais próximas; ou diferentes comunidades de decompositores apresentam taxas similares de decomposição.

Palavras – chave: decomposição de madeira, solo, topografia, especificidade por substrato, Amazônia Central.

## 2.2 Abstract

**Influence of soil, topography and substrates on wood decomposition in Central Amazonia.** An experiment was carried out to test the influence of soil, topography (altitude and slope), fine litter, above-ground tree live biomass (biomass) and characteristics of neighboring trees on wood decomposition in four species of tropical trees that vary in wood density (*Manilkara huberi* (Ducke) Standl. – 0.86 g.cm<sup>-3</sup>, *Couratari guianensis* Aubl. – 0.54, *Hura crepitans* L. – 0.32 and *Parkia pendula* Bth. Ex Walp. – 0.29). A wood sample from each species (30 x 5 x 2.5 cm) was placed in each of 72 plots within the 64 km<sup>2</sup> *terra-firme* forest of the Reserva Florestal Adolpho Ducke. One year later, samples were collected and weighed. The effects of specificity of decomposers was measured by the association between the decomposition of the sample and the wood density and the taxonomic group of the nearest tree with diameter at breast height  $\geq 30$  cm. Soil (texture and nutrients), slope, biomass and fine litter were independent of decomposition, except for *C. guianensis*, which showed greater decomposition in locations with greater biomass or higher slope. Decomposition was also independent of wood density and taxonomic group of nearby large trees. In general, none of the variables was useful as a predictor of wood decomposition. Thus, the use of models that include soil and topography to improve estimates of carbon releasing through wood decomposition is limited because wood decomposition does not follow similar patterns to that of fine litter decomposition and biomass. Also, the results indicate that wood decomposition is more likely to be associated with generalist decomposers than with specialists associated with neighboring trees; or different decomposer communities show similar rates of decomposition.

Keywords: wood decomposition, soil, topography, substrate specificity, Central Amazonia.

## 2.3 Introdução

Estimativas do fluxo de carbono dependem da determinação do carbono liberado através da decomposição assim como da sua absorção e do seu estoque na biomassa (Fearnside, 2000; Chambers et al., 2004). Embora o material lenhoso ( $\geq 2,5$  cm de diâmetro) compreenda 82% do estoque de liteira (Nascimento e Laurance, 2002) e possa gerar 22% das emissões anuais através da respiração heterotrófica (Chambers et al., 2000, 2001, 2004), a maioria dos estudos que estimaram o fluxo de carbono na Amazônia não

considerou a variação espacial da decomposição de madeira (Phillips et al., 1998, 2009; Baker et al., 2004b).

Características de solo estão fortemente associadas com a topografia na Amazônia Central (Chauvel et al., 1987; Luizão et al., 2004). Enquanto mapas de solo são imprecisos para a Amazônia, variáveis topográficas (altitude e inclinação) podem ser obtidas de imagens do modelo digital de elevação do terreno derivadas do radar interferométrico SRTM (*shuttle radar topographic mission*). Essas imagens têm uma resolução horizontal de 0,8 ha (Rennó et al., 2008), que permite a extrapolação de resultados obtidos em parcelas de 1 ha para grandes áreas. Se a decomposição de madeira for relacionada com solos e topografia na escala de 1 ha, tais variáveis poderão ser incluídas em modelos para prever o carbono liberado através da decomposição de madeira em escalas maiores.

Solo e topografia afetam a estrutura e composição das florestas tropicais de terra-firme na Amazônia Central. A distribuição espacial da biomassa arbórea (Laurance et al., 1999; Castilho et al., 2006) e da biomassa de lianas (Nogueira, 2006), a distribuição de espécies de plantas de sub-bosque, palmeiras e fungos (Kinupp e Magnusson, 2005; Costa et al., 2005, 2009; Braga-Neto et al., 2008) estão relacionadas com a textura do solo e inclinação do terreno. A produção de liteira fina (folhas, frutos e galhos  $\leq 2,5$  cm de diâmetro) é maior em florestas sobre solos argilosos (Luizão, 1989), e os processos de decomposição e ciclagem de nutrientes são mais rápidos em solos argilosos do que arenosos (Luizão et al., 2004, 2007). Entretanto, a variação espacial da decomposição de madeira ainda não foi bem investigada. Até o momento somente a densidade, umidade e as dimensões do tronco foram relacionados com a decomposição de madeira nas florestas tropicais (Harmon et al., 1995; Martius, 1997; Chambers et al., 2000, 2001; Weedon et al., 2009). Existe pouca informação sobre o efeito de condições edáficas, topográficas e microclimáticas sobre a decomposição de madeira (Summers, 1998; Genet et al., 2001; Beard et al., 2005; Pauletto, 2006).

A especificidade de fungos pela liteira fina de determinadas espécies de árvores contribui para acelerar o processo de decomposição (Lodge, 1997; Santana et al., 2005). A composição de espécies de fungos de liteira fina varia de acordo com o conteúdo de argila no solo da floresta de terra-firme (Braga-Neto et al., 2008), o que pode ser um efeito indireto, devido à textura do solo influenciar a distribuição das espécies de árvores que produzem a liteira (C.V. Castilho, dados não publicados). Fungos decompositores de madeira são, em maioria, considerados generalistas (Lodge, 1997; Lindblad, 2000; Gilbert et al., 2002), porém, existem estudos que evidenciam especificidade por substrato nas



florestas tropicais (Lodge e Laessøe, 1995; Gilbert e Sousa, 2002; Ferrer e Gilbert, 2003). A especificidade dos fungos pode estar relacionada a características físicas e químicas da madeira, como a forma, tamanho, arquitetura do xilema, densidade, umidade, conteúdo de carbono, nutrientes, celulose, hemicelulose, lignina e a presença de polifenóis (Chambers et al., 2001; Weedon et al., 2009). O grupo taxonômico das árvores próximas ao local onde a madeira se decompõe pode ser um determinante da composição das espécies de fungos (Ferrer e Gilbert, 2003), pois a queda de galhos ao longo dos anos propiciaria o estabelecimento de espécies de fungos especializadas em um substrato com as características da madeira da árvore que produziu a liteira grossa (galhos).

Realizamos um experimento para determinar se características do solo, topografia (altitude e inclinação), liteira fina, biomassa arbórea e características da árvore mais próxima influenciam a decomposição de madeira numa floresta de terra-firme na Amazônia Central. Também determinamos se somente variáveis topográficas (altitude e inclinação) podem ser utilizadas para prever a variação espacial da decomposição, pois podem ser adquiridas com maior facilidade para áreas maiores do que dados de solos.

Nossas hipóteses são que, a decomposição de madeira será mais rápida em solos argilosos e locais com maior biomassa devido à manutenção de condições adequadas para os decompositores (Zhang e Zak, 1995; Kurzatkowski et al., 2004; Martius et al., 2004; Sariyildiz, 2008; Weedon et al., 2009). A decomposição também será mais rápida sobre solos mais férteis porque maior proporção de nutrientes permanece disponível para os decompositores (Crews et al., 1995; Takyu et al., 2003; Wang et al., 2008). Contudo, esperamos que a decomposição seja inversamente relacionada com a inclinação e com a quantidade de liteira fina sobre o solo; devido à baixa umidade do solo e baixa fertilidade esperada para as áreas inclinadas (Takyu et al., 2003; Luizão et al., 2004) e devido à baixa atividade de decompositores esperada para locais com grande quantidade de liteira fina (Olson, 1963). Como as características das árvores produtoras de liteira provavelmente estruturam a composição de espécies de fungos, nossa hipótese é de que a decomposição de madeira seja mais rápida quando a árvore mais próxima apresentar características similares à da madeira das amostras em decomposição.

## **2.4 Materiais e Métodos**

### **2.4.1 Área de Estudo**

Uma descrição detalhada da área de estudo foi apresentada no Capítulo 1.

#### 2.4.2 Coleta e análise de dados

Adquirimos madeira de quatro espécies de árvores comercializadas em Manaus (*Manilkara huberi* (Ducke) Standl., *Couratari guianensis* Aubl., *Hura crepitans* L. e *Parkia pendula* Bth. Ex Walp.). A identificação das espécies foi realizada através de comparação de tecido xilêmico com material da coleção botânica (xilotéca) do Laboratório de Anatomia da Madeira do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA). Retiramos pequenas amostras (~ 5 x 3 x 2,5 cm) de cada espécie para determinação da gravidade específica da madeira (aquí chamada somente de densidade da madeira). Deixamos as amostras submersas em água por 15 dias para re-hidratação (Nogueira et al., 2005) e determinamos o volume de cada uma através do deslocamento de água causado pela imersão da amostra em um recipiente sobre uma balança. O peso acrescido pela imersão da amostra (g) equivale a seu volume (cm<sup>3</sup>). Depois, secamos as amostras em estufa ventilada a 105 °C até peso constante e calculamos a densidade da madeira. A média e desvio padrão da densidade da madeira de *M. huberi*, *C. guianensis*, *H. crepitans* e *P. pendula* foi de  $0,86 \pm 0,01 \text{ g.cm}^{-3}$  (N = 4),  $0,54 \pm 0,02 \text{ g.cm}^{-3}$  (4),  $0,32 \pm 0,09 \text{ g.cm}^{-3}$  (12) e  $0,29 \pm 0,09 \text{ g.cm}^{-3}$  (4), respectivamente.

Não foi possível confirmar se as amostras foram somente do cerne ou do aubúrbeo dos troncos, porém, comparando a densidade das amostras com as médias calculadas do banco de dados de Chave et al. (2006), foi possível inferir que a madeira de *M. huberi*, *C. guianensis* e *P. pendula* foi em maior parte proveniente do cerne. As médias para *M. huberi* ( $0,93 \text{ g.cm}^{-3}$ ), *C. guianensis* ( $0,51 \text{ g.cm}^{-3}$ ) e *H. crepitans* ( $0,37 \text{ g.cm}^{-3}$ ) de Chave et al. (2006) foram similares às estimativas de densidade para nossas amostras. Contudo, para *P. pendula*, a maioria da madeira foi provavelmente originária do aubúrbeo, pois a média ( $0,53 \text{ g.cm}^{-3}$ ) de Chave et al. (2006) foi quase o dobro mais densa que a estimativa para nossas amostras.

Extraímos 72 amostras de madeira (~ 30 x 5 x 2,5 cm) de cada espécie e secamos em estufa ventilada a 105 °C até peso constante. Depositamos uma amostra de cada espécie em cada uma das 72 parcelas da Reserva Ducke (descritas no Capítulo 1) em março a abril de 2007. As amostras foram deixadas sempre a 10 m do ponto inicial de cada parcela.

Após 360 a 370 dias recolhemos as amostras e as secamos novamente para calcular a percentagem do peso original perdido por decomposição. Não encontramos as amostras em uma das parcelas. Para avaliar o efeito das variáveis ambientais sobre a decomposição em geral, também calculamos uma média da percentagem de decomposição ponderada pela densidade da madeira das espécies.

Nós utilizamos os dados de biomassa viva acima do solo de árvores e palmeiras (biomassa arbórea) estimada por Castilho et al. (2006) durante 2001 e 2002. As árvores e palmeiras foram amostradas em áreas de tamanhos distintos dentro de cada parcela de acordo com a classe de diâmetro à altura do peito (DAP), como descrito no Capítulo 1. As medidas de DAP das árvores foram convertidas em biomassa através de equações alométricas desenvolvidas para florestas da região (Higuchi et al., 1998; Nascimento e Laurance, 2002). A biomassa de palmeiras foi estimada por uma equação desenvolvida por Saldarriaga et al. (1988) em florestas do alto Rio Negro.

Amostras de liteira fina foram coletadas a cada 50 m (cinco pontos) ao longo da trilha central da parcela com um quadrado de madeira (0,25 m<sup>2</sup>) por N. O. Aguiar, T. L. Gualberto e E. Franklin. As amostras foram secas em estufa ventilada a 45 °C até peso constante (E. Franklin, comunicação pessoal). A média do peso seco por amostra foi utilizada para representar a liteira fina sobre o solo na parcela. Duas parcelas foram coletadas no período seco (setembro de 2001) e o restante no período chuvoso durante dezembro de 2001 a maio de 2002 (Aguiar et al., 2006). Utilizamos os dados de solo e topografia (altitude e inclinação) apresentados no Capítulo 1.

Nós identificamos em cada parcela a árvore ou palmeira com DAP  $\geq$  30 cm e com menor distância em relação ao local onde as amostras de madeira foram depositadas. Calculamos a distância através de dados de C.V. Castilho (não publicados) que mapeou todos os indivíduos em relação à trilha central da parcela. Todas as árvores e palmeiras mapeadas nas parcelas foram identificadas e material botânico foi depositado no herbário do INPA. Utilizamos o banco de dados de espécies do neotrópico compilado por Chave et al. (2006) para determinar a densidade da madeira das árvores mais próximas. Quando não

foi disponível informação ao nível de espécie, calculamos a média da densidade da madeira por gênero ou família.

Utilizamos uma Análise de Componentes Principais (PCA) para reduzir a dimensionalidade das 15 variáveis de solo. Regressões múltiplas foram utilizadas para testar o efeito conjunto dos dois primeiros componentes principais (PCA1 e PCA2), inclinação, liteira fina e biomassa arbórea sobre a percentagem de madeira decomposta. Empregamos Correlação de Pearson para testar a colinearidade entre as variáveis independentes. Como a biomassa arbórea foi fortemente relacionada com a altitude e com o gradiente de textura do solo (PCA1), essas variáveis não foram incluídas na mesma análise. Analisamos também a relação da decomposição de madeira somente com altitude e inclinação para determinar se a topografia é eficiente na previsão da variação da decomposição de madeira. Como a densidade da madeira variou entre amostras da mesma espécie (principalmente para *H. crepitans* e *P. pendula*), inserimos a densidade da madeira das amostras nas análises de regressão múltipla. No entanto, como a relação com os outros gradientes foi a mesma com e sem a densidade, apresentamos somente os resultados das análises sem a densidade das amostras. Aplicamos a correção de Bonferroni quando múltiplos testes foram realizados com a mesma variável dependente. Testamos a relação entre a densidade da madeira da árvore mais próxima e a percentagem de madeira decomposta de cada espécie através de regressão linear simples. Também analisamos a influência do grupo taxonômico (família) da árvore mais próxima sobre a decomposição através de análise de variância (ANOVA). Nessa análise, utilizamos somente as famílias que ocorrem no mínimo em três parcelas. Uma amostra de *M. huberi* foi identificada como destoante (*outlier*), porém os resultados das análises com e sem ela foram os mesmos. Assim, apresentamos apenas os resultados em que essa amostra foi excluída. As análises foram realizadas no programa R 2.8.1 (R Development Core Team, 2008).

## 2.5 Resultados

A exclusão de uma parcela (em que não foram encontradas as amostras de madeira) da ordenação, não gerou *loadings* diferentes dos apresentados no Capítulo 1. O primeiro e

segundo eixos (PCA1 e PCA2) da ordenação descreveram gradientes de textura e nutrientes do solo, respectivamente. Uma descrição detalhada desses gradientes foi apresentada no Capítulo 1.

A biomassa arbórea foi correlacionada com o PCA1 ( $r = 0,42$ ,  $P < 0,001$ ), altitude ( $r = 0,39$ ,  $P < 0,001$ ) ou inclinação ( $r = -0,32$ ,  $P = 0,007$ ), mas não foi correlacionada com o PCA2 ( $r = 0,12$ ,  $P = 0,31$ ) ou liteira fina ( $r = 0,03$ ,  $P = 0,78$ ). A liteira fina não foi correlacionada com o PCA1 ( $r = 0,17$ ,  $P = 0,16$ ), PCA2 ( $r = -0,01$ ,  $P = 0,96$ ), altitude ( $r = 0,05$ ,  $P = 0,66$ ) ou inclinação ( $r = 0,07$ ,  $P = 0,56$ ). Após a exclusão de uma parcela, as correlações entre os gradientes de solo e topografia não diferiram daquelas apresentadas no Capítulo 1.

A percentagem de madeira decomposta foi inversamente correlacionada com a densidade da madeira das espécies. A espécie com madeira mais densa, *M. huberi*, apresentou a menor percentagem de madeira decomposta ( $5,6 \pm 1,0$  %,  $3,5 - 8,2$  %; média  $\pm$  desvio padrão, mínimo - máximo). A percentagem de madeira decomposta de *C. guianensis*, que possui densidade da madeira média a baixa, foi de  $24,7 \pm 11,9$  % ( $5,6 - 64,1$  %). *H. crepitans* e *P. pendula*, que possuem densidade da madeira baixa, apresentaram  $28,3 \pm 20,7$  % ( $6,6 - 87,9$  %) e  $39,5 \pm 23,7$  % ( $9,3 - 100$  %) de madeira decomposta, respectivamente. A média ponderada da percentagem de madeira decomposta entre as quatro espécies foi de  $19,2 \pm 6,6$  % ( $8,6 - 37,3$  %).

A percentagem de madeira decomposta de *M. huberi* ( $F_{4;65} = 0,95$ ,  $P_{\text{Bonf.}} = 1,33$ , ajustado pela correção de Bonferroni), *C. guianensis* ( $F_{4;66} = 2,01$ ,  $P_{\text{Bonf.}} = 0,31$ ), *H. crepitans* ( $F_{4;66} = 0,38$ ,  $P_{\text{Bonf.}} = 2,46$ ), *P. pendula* ( $F_{4;66} = 0,08$ ,  $P_{\text{Bonf.}} = 2,96$ ) e da média ponderada ( $F_{4;65} = 0,20$ ,  $P_{\text{Bonf.}} = 1,95$ ) não foi relacionada com os gradientes de solo (PCA1 e PCA2), inclinação e liteira fina. A substituição do PCA1 pela biomassa arbórea resultou em um modelo de regressão significativo ( $F_{4;66} = 3,5$ ,  $P_{\text{Bonf.}} = 0,04$ ) que explicou 18 % da variação da percentagem de madeira decomposta de *C. guianensis*. A decomposição de madeira de *C. guianensis* foi maior ( $t = 2,35$ ,  $P = 0,02$ ) em locais com maior biomassa arbórea (Fig. 2.1a), sugerindo que a decomposição pode estar relacionada com o microclima. Sozinha, a biomassa arbórea explicou 11 % da variação espacial da percentagem de madeira decomposta de *C. guianensis* (madeira decomposta =  $-6,88 + 0,097 \times$  biomassa arbórea,  $F_{1;69} = 8,40$ ,  $P = 0,005$ ). A percentagem de madeira decomposta não foi relacionada com o PCA2, inclinação e liteira fina para *C. guianensis* (Fig. 2.1b-d).

O modelo, com biomassa arbórea substituindo o PCA1, não foi significativo para *M. huberi* ( $F_{4;65} = 0,76$ ,  $P_{\text{Bonf.}} = 1,67$ ), *H. crepitans* ( $F_{4;66} = 0,20$ ,  $P_{\text{Bonf.}} = 2,81$ ), *P. pendula* ( $F_{4;66} = 0,14$ ,  $P_{\text{Bonf.}} = 2,90$ ) ou para a média ponderada ( $F_{4;65} = 0,62$ ,  $P_{\text{Bonf.}} = 1,95$ ), indicando que a decomposição de madeira é independente dessas variáveis (Fig. 2.2a-d).

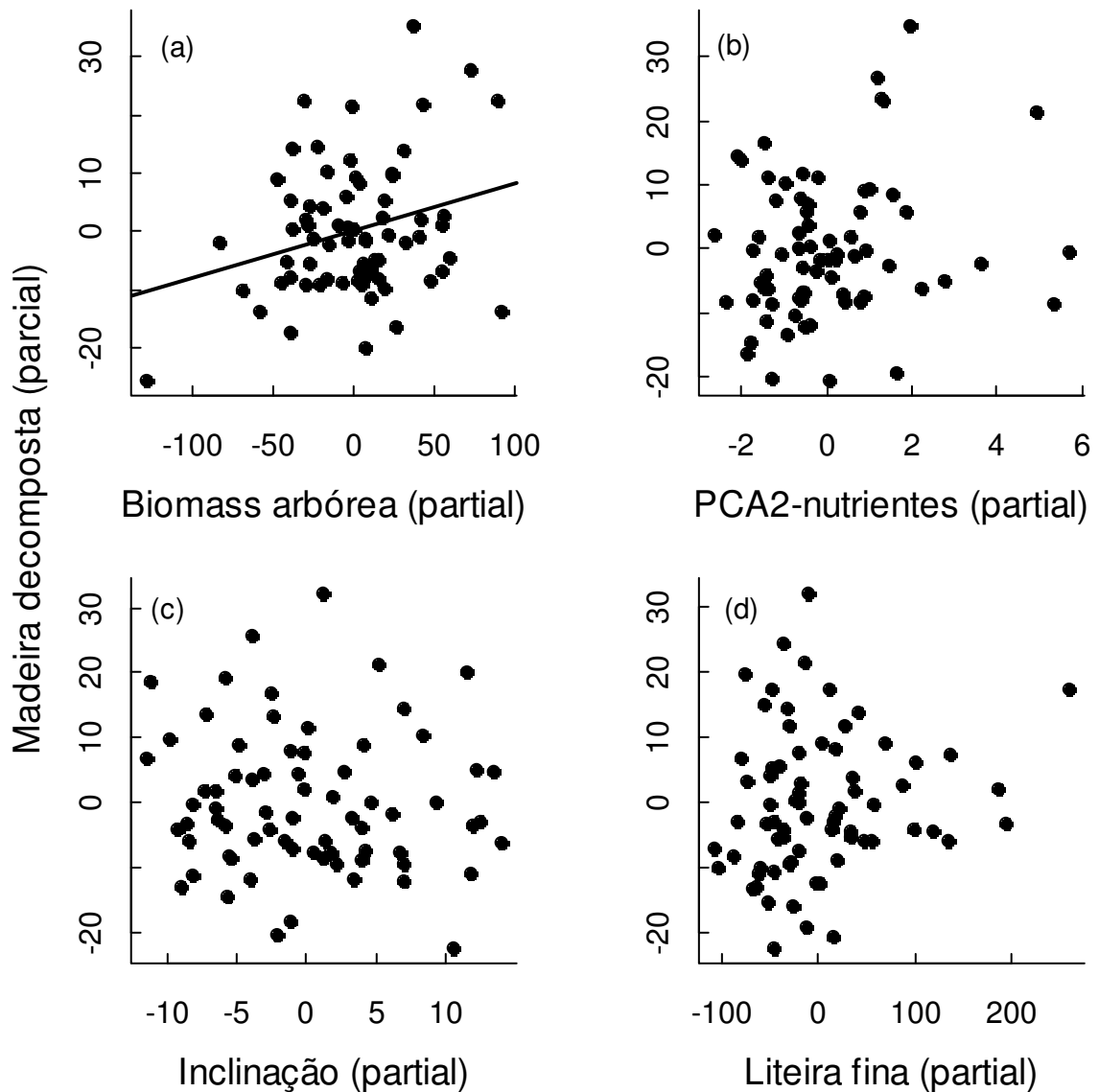


Fig. 2.1. Regressões parciais relacionando a (a) biomassa arbórea, (b) gradiente de nutrientes do solo, (c) inclinação e (d) liteira fina com a percentagem de madeira decomposta de *Couratari guianensis*.

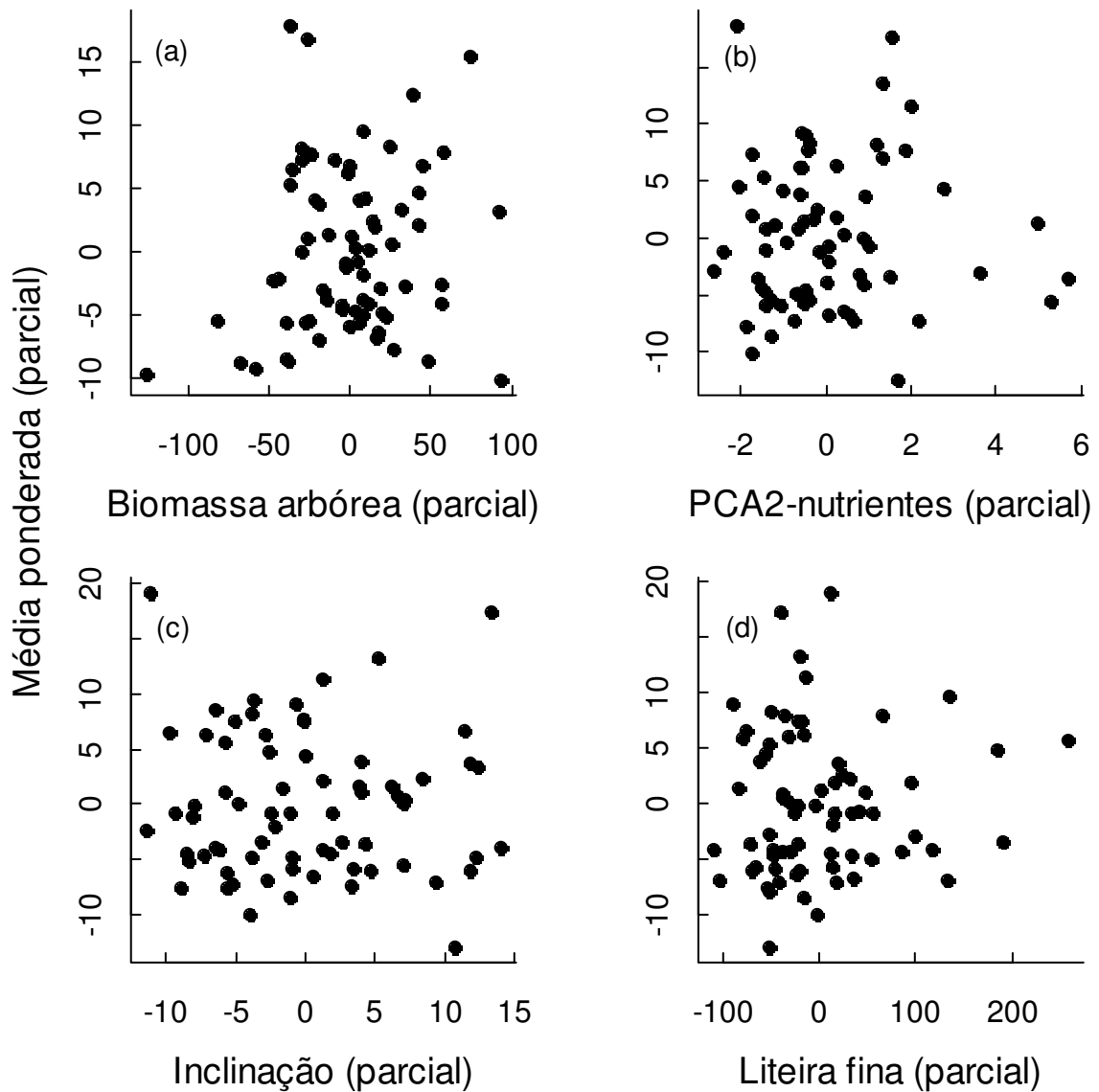


Fig. 2.2. Regressões parciais relacionando a (a) biomassa arbórea, (b) gradiente de nutrientes do solo, (c) inclinação e (d) liteira fina com a média da percentagem de madeira decomposta ponderada pela densidade da madeira das espécies.

Altitude e inclinação não foram relacionadas com a percentagem de madeira decomposta de *M. huberi* ( $F_{2;67} = 0,82$ ,  $P_{\text{Bonf.}} = 1,34$ ), *H. crepitans* ( $F_{2;68} = 0,32$ ,  $P_{\text{Bonf.}} = 2,18$ ), *P. pendula* ( $F_{2;68} = 0,38$ ,  $P_{\text{Bonf.}} = 2,06$ ) ou com a média ponderada ( $F_{2;67} = 0,30$ ,  $P_{\text{Bonf.}} = 2,23$ ). A percentagem de madeira decomposta de *C. guianensis* foi relacionada negativamente com a inclinação ( $t = -2,02$ ,  $P = 0,05$ ), indicando que houve menor decomposição em terrenos inclinados. No entanto, somente 6 % da variação dos dados foi

associada com altitude e inclinação e o modelo não foi significativo ( $F_{2;68} = 2,04$ ,  $P_{\text{Bonf.}} = 0,41$ ).

A média de distância entre as amostras e a árvore ou palmeira mais próxima foi de  $6,2 \text{ m} \pm 5,4 \text{ m}$  ( $1,2 - 37,5 \text{ m}$ ) e a média de DAP foi de  $42,2 \pm 11,9 \text{ cm}$  ( $30 - 87,6 \text{ cm}$ ). As árvores mais próximas compreenderam 24 famílias, 61 indivíduos foram identificados até espécie, seis até gênero e quatro até família. A densidade da madeira foi estimada para 41 árvores até o nível de espécie, 25 até gênero e cinco até o nível de família. A média da densidade da madeira da árvore mais próxima foi de  $0,71 \pm 0,14 \text{ g.cm}^{-3}$  ( $0,33 - 0,96 \text{ g.cm}^{-3}$ ). As famílias encontradas em mais de três parcelas foram Chrysobalanaceae ( $N = 4$ ), Fabaceae (10), Goupiaceae (3), Lauraceae (3), Lecythidaceae (11), Malvaceae (4), Myristicaceae (3) e Sapotaceae (14).

Embora a porcentagem de madeira decomposta de todas as espécies tenha sido independente da densidade da madeira da árvore mais próxima (Fig. 2.3a-d), para *M. huberi* ela foi associada com o grupo taxonômico dessas árvores (Fig. 2.4a). A menor (4,2 %) e a maior (6,7 %) média de porcentagem de madeira decomposta foram próximas de árvores das famílias Goupiaceae e Malvaceae, respectivamente. Contudo, a ocorrência dessas famílias foi baixa (Goupiaceae = 3, Malvaceae = 4) em comparação com a família de *M. huberi*, Sapotaceae ( $N = 14$ ). A média da porcentagem de madeira decomposta das amostras próximas de Sapotaceae (5,5 %) foi similar a de todas as famílias (5,6 %). Excluindo Goupiaceae e Malvaceae as outras famílias também apresentaram medias similares (ANOVA,  $F_{5;38} = 1,05$ ,  $P = 0,40$ ). A porcentagem de madeira decomposta de *C. guianensis*, *H. crepitans* e *P. pendula* foi independente do grupo taxonômico da árvore mais próxima (Fig. 2.4b-d).



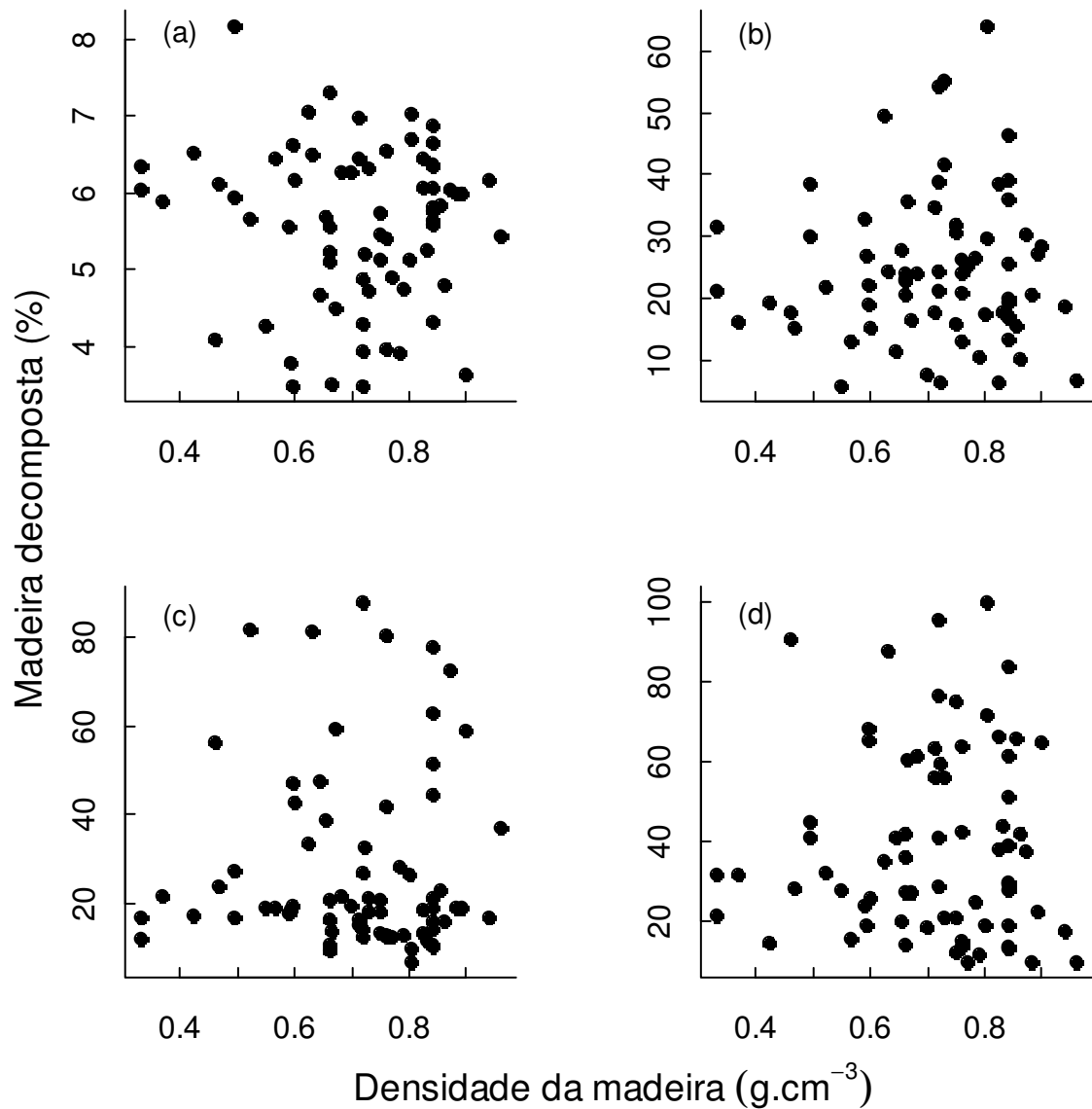


Fig. 2.3. Regressões simples testando o efeito da densidade da madeira da árvore mais próxima sobre a percentagem de madeira decomposta de quatro espécies de árvores: (a) *Manilkara huberi* ( $F_{1;68} = 0,27$ ,  $P = 0,59$ ); (b) *Couratari guianensis* ( $F_{1;69} = 0,11$ ,  $P = 0,74$ ); (c) *Hura crepitans* ( $F_{1;69} = 0,02$ ,  $P = 0,90$ ); e (d) *Parkia pendula* ( $F_{1;69} = 0,004$ ,  $P = 0,95$ ).

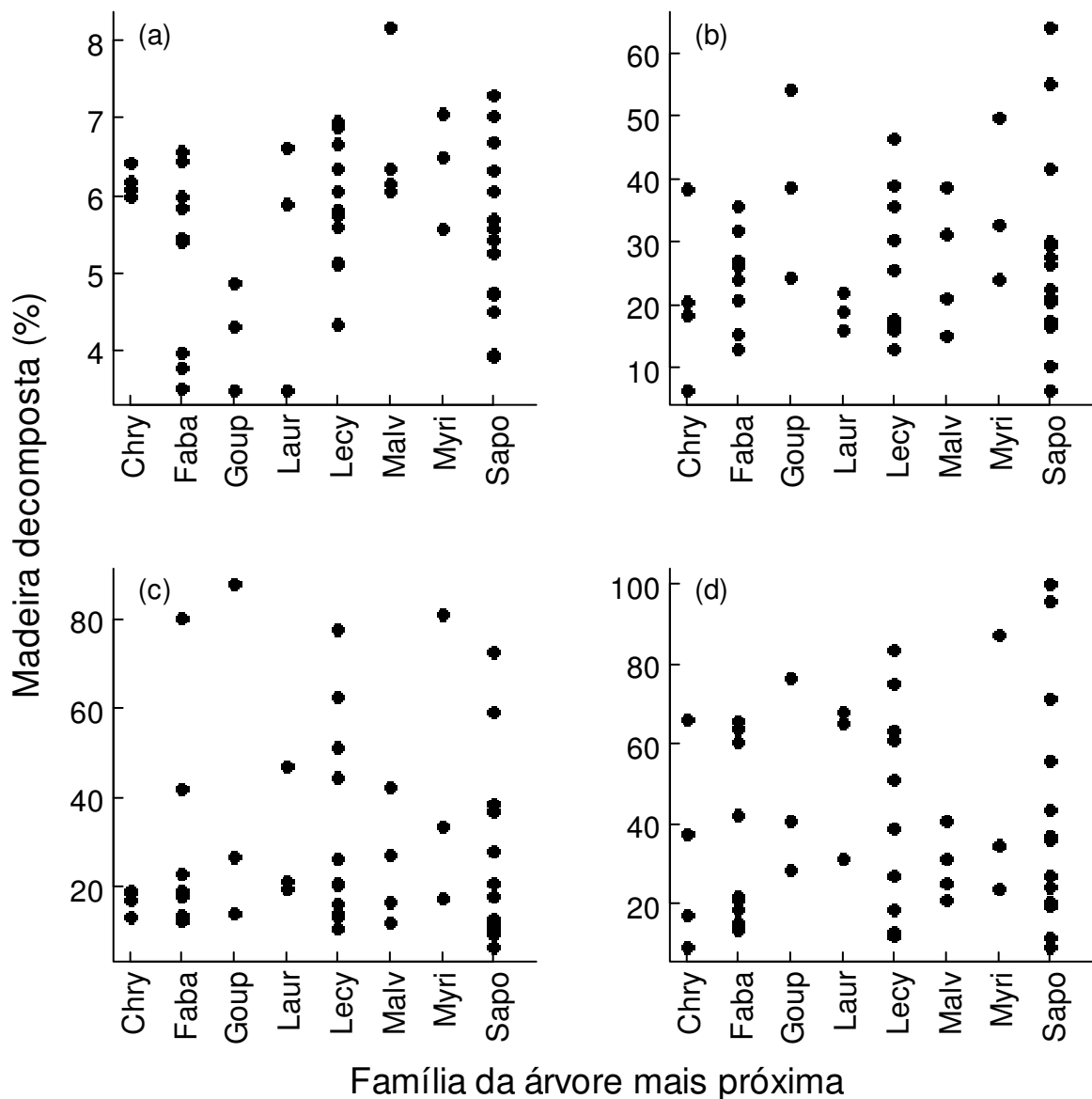


Fig. 2.4. Influência do grupo taxonômico (família) da árvore mais próxima sobre a porcentagem de madeira decomposta de quatro espécies de árvores: (a) *Manilkara huberi* ( $F_{7;43} = 2,25$ ,  $P = 0,05$ ); (b) *Couratari guianensis* ( $F_{7;44} = 1,07$ ,  $P = 0,40$ ); (c) *Hura crepitans* ( $F_{7;44} = 0,73$ ,  $P = 0,65$ ); e (d) *Parkia pendula* ( $F_{7;44} = 0,49$ ,  $P = 0,84$ ). Famílias: Chry = Chrysobalanaceae; Faba = Fabaceae; Goup = Goupiaceae; Laur = Lauraceae; Lecy = Lecythidaceae; Malv = Malvaceae; Myri = Myristicaceae; e Sapo = Sapotaceae.

## 2.6 Discussão

Apesar da ampla variação de textura do solo na área (2 a 88 % de argila, Castilho et al., 2006), esse gradiente (PCA1) não afetou a decomposição da madeira das espécies. A textura determina a capacidade do solo em reter cátions ( $\text{Ca}^{2+}$ ,  $\text{Mg}^{2+}$ ,  $\text{K}^+$  e  $\text{Na}^+$ ), matéria

orgânica e água (Silver et al., 2000; Fearnside e Leal Filho, 2001). Provavelmente, por essas razões a argila influencia a quantidade de biomassa arbórea (Laurance et al., 1999; Zarin et al., 2001; Castilho et al., 2006), a distribuição de plantas (Kinupp e Magnusson, 2005; Costa et al., 2005, 2009), fungos (Braga-Neto et al., 2008) e possivelmente a decomposição de liteira fina (Luizão et al., 2004). A instabilidade na umidade provavelmente contribuiu para a ausência de efeito do gradiente de textura do solo sobre a decomposição de madeira. Como o conteúdo de água influencia a decomposição de madeira (Martius, 1997; Chambers et al., 2001; Weedon et al., 2009), este processo pode apresentar uma grande variação temporal em locais com umidade variável. Na Reserva Ducke, os solos argilosos nos platôs sofrem déficit de água no período das secas e isso possivelmente resulta em um decréscimo da atividade de decompositores; menos espécies de fungos se reproduzem em solos argilosos sob poucas chuvas (Braga-Neto et al., 2008). As florestas no baixio apresentam maior mortalidade de árvores que nos platôs (Capítulo 1). Assim, os baixios provavelmente apresentam mais clareiras, que podem gerar diversas condições micro-climáticas independentemente da umidade advinda dos corpos d'água próximos.

A decomposição de liteira geralmente é mais rápida sobre solos mais férteis (Crews et al., 1995; Takyu et al., 2003; Wang et al., 2008). A ausência de relação entre o gradiente de nutrientes no solo (PCA2) e a decomposição de madeira possivelmente está ligada à pequena amplitude de variação da fertilidade do solo, à falta de precisão dos métodos utilizados para determinação de nutrientes e à variabilidade temporal das principais variáveis de fertilidade (fósforo, pH e cátions trocáveis) dos solos tropicais (Sollins, 1998). Outro fator que pode ter causado essa falta de relação é a atividade de fungos rizomórficos ou formadores de cordas (Boddy et al., 2009). Esses fungos formam um extensivo sistema de hifas capazes de interconectar recursos (madeira ou liteira fina) sobre o solo da floresta e transportar nutrientes do solo para a madeira ou entre pedaços de madeira (Wells e Boddy, 1990; Wells et al., 1999; Boddy et al., 2009). Nutrientes estocados em um pedaço colonizado previamente podem suprir o crescimento do micélio e processos metabólicos para a decomposição de pedaços de madeira recentemente atacados. Como esses fungos não são dependentes do solo como fonte de nutrientes para iniciarem a decomposição, esse processo pode ocorrer de forma constante ao longo do gradiente de fertilidade.

A inclinação do terreno foi associada com a decomposição de madeira somente de uma espécie (*C. guianensis*), porém de forma fraca. A decomposição foi mais lenta em áreas inclinadas (vertentes) do que em áreas planas (platôs e baixios). Platôs podem ser

considerados mais favoráveis ao processo de decomposição devido à maior capacidade de retenção de água e matéria orgânica no solo que as áreas de vertente (Luizão et al., 2004). Deslizamento da liteira para áreas mais baixas adjacentes, lixiviação mais intensa dos nutrientes e da matéria orgânica provavelmente exerçam efeito redutor na fertilidade do solo e diminuam a atividade dos organismos decompositores. A formação de clareiras também é mais freqüente em locais inclinados (Poorter et al., 1994; Gale, 2000). Geralmente, em clareiras a decomposição é mais lenta do que dentro da floresta com dossel fechado devido a mudanças na temperatura, oscilação da umidade do ar e do solo, redução da atividade microbiana e do pH do solo (Zhang e Zak, 1995; Sariyildiz, 2008). No entanto, Luizão et al. (2004) não encontraram diferenças na nitrificação e mineralização do nitrogênio entre os solos das áreas de platô e vertente, sugerindo que esses ambientes podem apresentar atividade microbiológica semelhante. Possivelmente as diferenças entre áreas inclinadas e planas não sejam grandes o bastante para produzirem padrões fortemente distintos de decomposição de madeira.

A quantidade de liteira é regulada pela produtividade e decomposição (Olson, 1963). Como a acumulação de liteira pode ser um resultado de decomposição lenta, esperava-se uma relação inversa entre a decomposição de madeira e a quantidade de liteira fina sobre o solo. A falta dessa relação sugere que a decomposição da liteira fina está fracamente associada com características de solo e topografia. Os estudos que tentaram relacionar a decomposição de liteira fina ou produtividade com solos e topografia usaram poucas unidades amostrais, que podem restringir as conclusões (Luizão, 1989; Luizão et al., 2004, 2007). Outra limitação está relacionada às mudanças na distribuição espacial da liteira fina ao longo do tempo, pois os dados dessa variável foram coletados alguns anos antes do experimento.

A relação positiva entre a biomassa arbórea e a decomposição da madeira de *C. guianensis* pode ser devido às condições microclimáticas favoráveis criadas para os decompositores em manchas de floresta com alta biomassa. Essas manchas freqüentemente possuem dossel fechado que limita a penetração de radiação solar, mantendo a umidade alta e temperatura constante na camada de liteira (Zhang e Zak, 1995; Kurzatkowski, et al., 2004; Martius et al., 2004; Sariyildiz, 2008; Weedon et al., 2009). Pauletto (2006) mostrou que a taxa de decomposição de madeira foi maior em áreas de floresta intacta do que em áreas submetidas à exploração madeireira, provavelmente devido à abertura de clareiras que provocam maior instabilidade microclimática. A fragmentação florestal também pode retardar o processo de decomposição de madeira (Genet et al., 2001), possivelmente pela

diminuição da umidade nas bordas da floresta. No entanto, a relação entre biomassa arbórea e decomposição de madeira ocorreu unicamente para uma espécie e explicou somente uma pequena porção da variação da decomposição. Portanto, essa relação não é indicativo suficiente de que os mesmos fatores que influenciam a biomassa e produtividade de liteira fina na floresta atuem como determinantes da decomposição de madeira.

A decomposição de madeira não foi relacionada com a densidade da madeira e com o grupo taxonômico da árvore mais próxima. A densidade da madeira é uma característica que afeta diretamente a decomposição de madeira em florestas tropicais (Harmon et al., 1995; Martius, 1997; Chambers et al., 2000; Weedon et al., 2009). Madeiras densas tendem a apresentar taxa de decomposição mais lenta. Na Amazônia Central, existe uma ampla variação na densidade da madeira ( $0,27 - 0,96 \text{ g.cm}^{-3}$ ) e a maioria das árvores possui madeira de média e alta densidade (Nogueira et al., 2005). É provável que exista especificidade de organismos decompositores de acordo com as características físicas e químicas da madeira. No entanto, a ausência de relação entre a decomposição de madeira das espécies nesse estudo com a densidade da madeira das árvores mais próximas pode ser devido à existência de outras árvores próximas. Isso propiciaria o desenvolvimento de um maior número de espécies de fungos aptos a decompor madeiras de diferentes densidades dependendo da densidade da madeira das árvores existentes no local. Além disso, a maioria das espécies de fungos decompositores de madeira é generalista (Lodge, 1997; Lindblad, 2000; Gilbert et al., 2002), o que tornaria a decomposição independente da espécie de fungo presente. As taxas de decomposição também poderiam ser iguais mesmo com comunidades de decompositores diferentes. A realização de experimentos que utilizem madeira da mesma espécie (ou grupo taxonômico) da árvore próxima talvez possa ajudar a determinar se a especificidade por substrato contribui para explicar a variação da decomposição de madeira em florestas tropicais.

A decomposição de madeira de *H. crepitans* e *P. pendula* variou muito, possivelmente devido à heterogeneidade dos blocos de madeira que tiveram partes do cerne e do aubúrneo. Contudo, a ausência de relação ou relação fraca entre a decomposição de madeira e as variáveis preditivas ocorreu para todas as espécies. Além disso, a inserção da densidade da madeira das amostras nas análises, para controlar o efeito da heterogeneidade interna, não alterou a relação entre os gradientes ambientais e a decomposição de madeira (resultados não apresentados). Outra fonte de variação na decomposição de madeira pode ser a variação em microescala das variáveis preditivas. A textura e a fertilidade do solo podem variar devido à atividade de invertebrados como os

térmitas, que aglomeram matéria orgânica e nutrientes em manchas. O ataque de térmitas também foi detectado em algumas amostras, o que pode ter aumentado a variabilidade na perda de material independentemente das condições ambientais. A mortalidade de árvores também pode resultar em variações microclimáticas decorrentes do aumento da abertura do dossel, oscilação na umidade, temperatura, pH do solo e atividade microbiana (Zhang e Zak, 1995; Kurzatkowski, et al., 2004; Martius et al., 2004; Sariyildiz, 2008). Essas microvariações ambientais podem ocorrer numa escala menor que 1 ha, não podendo ser testada sobre a decomposição usando os dados deste estudo.

As características do solo e topografia explicam cerca de 30 % da variação da biomassa arbórea sobre o solo na Reserva Ducke (Castilho et al., 2006). A relação entre solos e topografia com a biomassa arbórea permite que as estimativas de biomassa sejam melhoradas numa escala regional. A falta de relação entre a decomposição de madeira e as variáveis que afetam a distribuição da biomassa arbórea nesse estudo, indica que pode haver uma assimetria entre a produtividade de liteira grossa e a ciclagem de carbono e nutrientes na área. A produção de liteira grossa aparentemente segue um padrão inverso ao da acumulação de biomassa arbórea; maior mortalidade de árvores ocorre nos baixios (Capítulo 1) ao passo que maior quantidade de biomassa é encontrada nos platôs (Castilho et al., 2006). Assim, áreas de baixios podem acumular maior quantidade de liteira grossa que platôs, pois o processo de decomposição de madeira não está relacionado com solos e topografia. Como a liteira não se acumula indefinidamente (Luizão, 1989), as taxas de decomposição devem ser iguais às taxas de produção em longo prazo. Contudo, taxas iniciais de decomposição afetam a quantidade de carbono estocado na biomassa morta. Também, se as condições mudarem rapidamente, como esperado em vários modelos climáticos (Christensen et al., 2007; Cox et al., 2008; Marengo et al., 2008, 2009), a produção pode estar desbalanceada com o processo de decomposição em algum período. Baseados na relação entre biomassa arbórea com solos e topografia, inicialmente acreditamos que a decomposição de madeira pudesse seguir padrões similares, permitindo uma modelagem relativamente simples do fluxo de carbono. Entretanto, os fatores que afetam a decomposição de madeira parecem ser mais complexos do que o esperado, e nossos resultados indicam que dados de solo e topografia contribuirão muito pouco na previsão da variação da decomposição de madeira em áreas similares à Reserva Ducke.

## 2.7 Conclusões

A variação espacial da decomposição de madeira não está associada com características do solo, topografia, quantidade de liteira fina e biomassa arbórea. Assim, a aplicação de modelos que incluam características de solo e topografia para melhorar as estimativas de fluxo de carbono é limitada, pois a decomposição de madeira não segue o mesmo padrão de distribuição da decomposição de liteira fina e da biomassa arbórea.

A densidade da madeira e o grupo taxonômico das árvores mais próximas não foram relacionados com a decomposição de madeira, indicando que a decomposição de madeira está provavelmente mais associada com decompositores generalistas do que com especialistas associados às árvores mais próximas, ou diferentes comunidades de decompositores apresentam taxas similares de decomposição.

## Discussão Geral

A taxa de mortalidade de árvores desse estudo foi semelhante à de outros estudos na Amazônia Central (Williamson et al., 2000; Laurance et al., 2001; Nascimento e Laurance, 2004) indicando que a forma estreita e longa das parcelas não influenciou as estimativas.

As características de solo e topografia explicaram um quinto da variação da mortalidade de árvores na Reserva Ducke. O gradiente de nutrientes do solo foi a principal variável associada com as taxas de mortalidade. No entanto, é improvável que a variação na concentração de nutrientes na camada superficial do solo tenha afetado a mortalidade de árvores. A relação negativa entre o gradiente de textura do solo com a taxa de mortalidade de árvores indicou que houve maior mortalidade em solos arenosos. As parcelas com solos arenosos geralmente encontram-se próximas a corpos d'água e também exibiram maior concentração de nutrientes no solo superficial. A concentração de nutrientes no solo superficial possivelmente refletiu um gradiente de qualidade de ancoragem das partes mais profundas do solo (Ruel, 2000). As parcelas que apresentaram altas concentrações de nutrientes e maior mortalidade de árvores ocorreram nas áreas de baixo, que oferecem uma baixa qualidade de ancoragem devido aos solos encharcados e arenosos (Dupuy et al., 2005, 2007). Esses locais sofrem freqüentes alagamentos, tornando a oxigenação dos solos precária e impedindo o enraizamento profundo.

Phillips et al. (2004) mostraram que a mortalidade foi quase o dobro nos solos mais ricos em nutrientes da parte sul e oeste do que em solos pobres da porção oriental e central

da bacia Amazônica. No entanto, ao longo da bacia, a composição florística e densidade da madeira (ter Steege et al., 2000, 2006; Baker et al., 2004a; Chao et al., 2008) estão associadas à fertilidade do solo. Porém, em nosso estudo as parcelas estão sob o mesmo clima, em solos pobres e a variação florística é mais sutil do que em escala regional. Portanto, a textura e a concentração de nutrientes, possivelmente refletindo um gradiente de qualidade de ancoragem, são capazes de influenciar a taxa de mortalidade de árvores em meso escala.

A relação positiva entre a inclinação e a taxa de mortalidade indicou que as árvores em terrenos inclinados estão mais vulneráveis. Apesar das contradições existentes a respeito do efeito da inclinação sobre a mortalidade de árvores (Kapos et al., 1990; Condit et al. 1995; Nakagawa et al., 2000), o delineamento experimental utilizado nesse estudo facilitou identificar o efeito dessa variável, mostrando que em florestas de terra-firme a inclinação pode aumentar a taxa de mortalidade de árvores. A exposição ao vento, o movimento lento dos solos (Harker, 1996; Sasaki et al., 2000) e a baixa profundidade do lençol freático na transição entre as vertentes e os baixios (Tomasella et al., 2008) podem estar diretamente ligados à mortalidade de árvores nessas áreas.

Utilizando características das relações entre a taxa de mortalidade das árvores em várias classes de tamanho e variáveis de solo e topografia, foi possível distinguir dois grupos: árvores de pequeno e médio porte ( $1 \leq \text{DAP} < 30 \text{ cm}$ ); e árvores de grande porte ( $\text{DAP} \geq 30 \text{ cm}$ ). A taxa de mortalidade das árvores de pequeno e médio porte foi associada com os gradientes de solo e topografia, ao passo que a taxa de mortalidade das árvores de grande porte exibiram relações muito fracas ou diferenciadas com esses gradientes. Nossos resultados sugerem que essa divisão de tamanho pode ser mais adequada para detectar e interpretar padrões de mortalidade de árvores do que as divisões usuais arbitrárias ( $\text{DAP} < 10 \text{ cm}$  e  $\geq 10 \text{ cm}$ ,  $> 25 \text{ cm}$  ou  $> 30 \text{ cm}$ ). Contudo, análises semelhantes devem ser realizadas com dados de biomassa, diversidade florística e densidade da madeira para determinar se essa nova divisão pode ser generalizada.

A relação entre a taxa de mortalidade de árvores e os gradientes de solo e topografia foi influenciada por tempestades. Antes da ocorrência desses distúrbios em 2005, a taxa de mortalidade de árvores foi relacionada com o gradiente de textura do solo, contudo, após as tempestades, o gradiente de nutrientes do solo (que pode refletir a qualidade de ancoragem) foi a principal variável associada com a taxa de mortalidade. Houve maior mortalidade em solos com maior concentração de nutrientes, provavelmente porque restrições na fixação das árvores nesses solos aumentaram o risco de morte pela



ação do vento. A taxa de mortalidade de árvores aparentemente causada pelo vento e chuva foi mais relacionada com o gradiente de nutrientes do solo. Além disso, a mortalidade de árvores desenraizadas também foi relacionada com esse gradiente, indicando que as raízes das árvores são pouco profundas nesses solos, oferecendo menor resistência aos fatores como a chuva e o vento.

Áreas mais altas com solos bem drenados podem apresentar maior proporção de árvores mortas em pé (Gale e Barfod, 1999). No entanto, não encontramos relação entre a taxa de mortalidade de árvores para esse modo de morte com os gradientes de solo e topografia. Embora tenha ocorrido uma grande seca na Amazônia em 2005, ela foi fraca na parte central da bacia (Marengo et al., 2008); por essa razão, as tempestades parecem ser o principal distúrbio climático responsável pelas mudanças ocorridas com as taxas de mortalidade de árvores durante o estudo. No entanto, mais da metade das árvores morreu em pé indicando que fatores estocáticos podem desempenhar um papel de menor importância na dinâmica das florestas da Amazônia Central. Assim, modelos de distribuição de mortalidade de árvores como o desenvolvido por Fisher et al. (2008), que atribuem toda a mortalidade a eventos estocáticos, estarão superestimando a influência de distúrbios climáticos sobre a dinâmica das florestas da região.

A decomposição de madeira não foi relacionada com os gradientes de solo, inclinação e liteira fina. Somente a decomposição de madeira de uma espécie (*C. guianensis*) foi relacionada com a biomassa arbórea e com a inclinação. Como as taxas de mortalidade de árvores foram relacionadas com os gradientes de solo e topografia, é possível que ocorra acúmulo diferenciado de material lenhoso ao longo desses gradientes, pois o processo de decomposição parece ocorrer na mesma velocidade a despeito das diferenças de solo e topografia. Considerando um cenário de mudanças rápidas e extremas previsto pela maioria dos modelos climáticos (Christensen et al., 2007; Cox et al., 2008; Marengo et al., 2008, 2009), a mortalidade de árvores pode acarretar a um acúmulo de liteira grossa em áreas de baixio, pois o processo de decomposição não exhibe diferenças entre os compartimentos topográficos, tornando mais difícil a previsão do fluxo de carbono através dos gradientes de solo e topografia. O processo de decomposição também foi independente da densidade da madeira e do grupo taxonômico da árvore mais próxima, indicando que provavelmente a decomposição de madeira está mais relacionada a decompositores generalistas do que com especialistas associados às árvores mais próximas. Diferentes comunidades de decompositores também poderiam apresentar taxas de decomposição similares. No entanto, são necessários estudos mais detalhados utilizando

madeira da mesma espécie das árvores mais próximas para determinar se a especificidade por substrato influencia a decomposição de madeira.

Altitude e inclinação explicaram metade da variação espacial das taxas de mortalidade explicada por solos e inclinação juntos. Isso limita a utilização somente de variáveis topográficas para melhorar as estimativas de mortalidade de árvores em larga escala. No entanto, a relação entre as taxas de mortalidade de árvores com gradientes de solo e topografia foi mais forte após as tempestades de 2005. Como vários modelos de mudanças climáticas prevêem um aumento da frequência de precipitações e secas extremas na Amazônia (Christensen et al., 2007; Cox et al., 2008; Marengo et al., 2008, 2009), possivelmente altitude e inclinação sejam mais úteis para aumentar a precisão das estimativas de emissão de carbono através da mortalidade de árvores no futuro. Contudo, para melhorar as estimativas de fluxo de carbono através da decomposição de madeira é necessário estudar outras fontes de variação espacial desse processo, pois solo e topografia não foram capazes de predizê-la.

A floresta Amazônica estoca grandes quantidades de carbono na biomassa que, se liberado para atmosfera, pode acelerar o processo de mudanças climáticas (Malhi et al., 2008; Phillips et al., 2009). Entender os fatores causadores da variação espacial da mortalidade de árvores e decomposição de madeira pode contribuir para melhorar as estimativas de fluxo e auxiliar na identificação de ambientes com maior predisposição a perder carbono devido a distúrbios climáticos. O delineamento amostral utilizado na Reserva Ducke foi eficiente para identificar os fatores ambientais que estão associados às taxas de mortalidade de árvores. Muito embora as variáveis ambientais estudadas não tenham sido relacionadas com a decomposição de madeira, outros experimentos podem ser realizados utilizando esse delineamento experimental englobando praticamente toda variação de solos e topografia da área de interesse. Como as parcelas permanentes permitem o monitoramento em longo prazo da dinâmica da floresta, uma análise da perda de biomassa das árvores que morreram pode ser conduzida para testar se fatores como a densidade da madeira e a variação florística podem ser melhor preditores da variação espacial do processo de decomposição do que solos e topografia. Esses resultados poderão ser aplicáveis a uma escala regional, pois a variação florística e a densidade da madeira são associadas à mortalidade de árvores ao longo da bacia Amazônica (Phillips et al., 2004; Chao et al., 2008). O estabelecimento de parcelas permanentes em outras áreas pode ajudar a compreender melhor os padrões regionais de fluxo de carbono. Existem imensas áreas de floresta ainda não estudadas no interflúvio dos rios Purus e Madeira, entre os rios Purus e

Solimões e desse último até o rio Negro. Empreendimentos como a BR-319 no interflúvio do rios Púrus e Madeira, trarão impactos à grandes extensões de florestas nas quais ainda não se têm dados de campo sobre dinâmica dos estoques de carbono. O estabelecimento de parcelas permanentes nessas áreas é crucial para melhorar as estimativas e prever as emissões futuras devido às mudanças que ocorrerão na paisagem decorrente da atividade humana.

## Referências Bibliográficas

- Aguiar, N. O., Gualberto, T. L., Franklin, E., 2006. A medium-spatial scale distribution pattern of pseudoscorpionida (Arachnida) in a gradient of topography (altitude and inclination), soil factors, and litter in a central Amazonia forest reserve, Brazil. *Brazilian Journal of Biology* 66, 791-802.
- Aiba, S. I., Kitayama, K., 2002. Effects of the 1997-98 El Nino drought on rain forests of Mount Kinabalu, Borneo. *Journal of Tropical Ecology* 18, 215-230.
- Apolinário, F. E., Martius, C., 2004. Ecological role of termites (Insecta, Isoptera) in tree trunks in central Amazonian rain forests. *Forest Ecology and Management* 194, 23-28.
- Baker, T. R., Coronado, E. N. H., Phillips, O. L., Martin, J., van der Heijden, G. M. F., Garcia, M., Espejo, J. S., 2007. Low stocks of coarse woody debris in a southwest Amazonian forest. *Oecologia* 152, 495-504.
- Baker, T. R., Phillips, O. L., Malhi, Y., Almeida, S., Arroyo, L., Di Fiore, A., Erwin, T., Killeen, T. J., Laurance, S. G., Laurance, W. F., Lewis, S. L., Lloyd, J., Monteagudo, A., Neill, D. A., Patino, S., Pitman, N. C. A., Silva, J. N. M., Martinez, R. V., 2004a. Variation in wood density determines spatial patterns in Amazonian forest biomass. *Global Change Biology* 10, 545-562.
- Baker, T. R., Phillips, O. L., Malhi, Y., Almeida, S., Arroyo, L., Di Fiore, A., Erwin, T., Higuchi, N., Killeen, T. J., Laurance, S. G., Laurance, W. F., Lewis, S. L., Monteagudo, A., Neill, D. A., Vargas, P. N., Pitman, N. C. A., Silva, J. N. M., Martinez, R. V., 2004b. Increasing biomass in Amazonian forest plots. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences* 359, 353-365.
- Beard, K. H., Vogt, K. A., Vogt, D. J., Scatena, F. N., Covich, A. P., Sigurdardottir, R., Siccama, T. G., Cowl, T. A., 2005. Structural and functional responses of a subtropical forest to 10 years of hurricanes and droughts. *Ecological Monographs* 75, 345-361.
- Bellingham, P. J., Tanner, E. V. J., 2000. The influence of topography on tree growth, mortality, and recruitment in a tropical montane forest. *Biotropica* 32, 378-384.

- Boddy, L., Hynes, J., Bebbler, D. P., Fricker, M. D., 2009. Saprotrophic cord systems: dispersal mechanisms in space and time. *Mycoscience* 50, 9-19.
- Braga-Neto, R., Luizão, R. C. C., Magnusson, W. E., Zuquim, G., Castilho, C. V., 2008. Leaf litter fungi in a Central Amazonian forest: The influence of rainfall, soil and topography on the distribution of fruiting bodies. *Biodiversity and Conservation* 17, 2701-2712.
- Brandani, A., Hartshorn, G. S., Orians, G. H., 1988. Internal heterogeneity of gaps and species richness in Costa Rican tropical wet forest. *Journal of Tropical Ecology* 4, 99-119.
- Brokaw, N. V., 1985. Treefalls, regrowth, and community structure in tropical forests. In: Pickett, S. T. A., White, P. S. (Eds.), *The ecology of natural disturbance and patch dynamics*. Academic Press, Orlando, pp. 53-69.
- Carey, E. V., Brown, S., Gillespie, A. J. R., Lugo, A. E., 1994. Tree mortality in mature lowland tropical moist and tropical lower montane moist forests of Venezuela. *Biotropica* 26, 255-265.
- Carvalho, J. A., Higuchi, N., Araujo, T. M., Santos, J. C., 1998. Combustion completeness in a rainforest clearing experiment in Manaus, Brazil. *Journal of Geophysical Research-Atmospheres* 103, 13195-13199.
- Castilho, C. V., Magnusson, W. E., Araújo, R. N. O., Luizão, R. C. C., Luizão, F. J., Lima, A. P., Higuchi, N., 2006. Variation in aboveground tree live biomass in a Central Amazonian forest: Effects of soil and topography. *Forest Ecology and Management* 234, 85-96.
- Chambers, J. Q., Higuchi, N., Schimel, J. P., Ferreira, L. V., Melack, J. M., 2000. Decomposition and carbon cycling of dead trees in tropical forests of the Central Amazon. *Oecologia* 122, 380-388.
- Chambers, J. Q., Schimel, J. P., Nobre, A. D., 2001. Respiration from coarse wood litter in Central Amazon forests. *Biogeochemistry* 52, 115-131.
- Chambers, J. Q., Tribuzy, E. S., Toledo, L. C., Crispim, B. F., Higuchi, N., Santos, J., Araújo, A. C., Kruijt, B., Nobre, A. D., Trumbore, S. E., 2004. Respiration from a tropical forest ecosystem: Partitioning of sources and low carbon use efficiency. *Ecological Applications* 14, S72-S88.
- Chao, K. J., Phillips, O. L., Gloor, E., Monteagudo, A., Torres-Lezama, A., Martinez, R. V., 2008. Growth and wood density predict tree mortality in Amazon forests. *Journal of Ecology* 96, 281-292.
- Chauvel, A., Lucas, Y., Boulet, R., 1987. On the genesis of the soil mantle of the region of Manaus, Central Amazonia, Brazil. *Experientia* 43, 234-241.
- Chave, J., Muller-Landau, H. C., Baker, T. R., Easdale, T. A., Ter Steege, H., Webb, C. O., 2006. Regional and phylogenetic variation of wood density across 2456 neotropical tree species. *Ecological Applications* 16, 2356-2367.

- Christensen, J. H., Hewitson, B., Busuioc, A., Chen, A., Gao, X., Held, I., Jones, R., Kolli, R. K., Kwon, W. -T., Laprise, R., Magaña Rueda, V., Mearns, L., Menéndez, C. G., Räisänen, J., Rinke, A., Sarr, A., Whetton, P., 2007. Regional climate projections. In: Solomon, S., Qin, D., Manning, M., Chen, Z., Marquis, M., Averyt, K. B., Tignor, M., Miller, H. L. (Eds.), *Climate change 2007: The physical science basis. Contribution of working group I to the fourth assessment report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom and New York, pp. 847-940.
- Clark, D. B., Clark, D. A., 2000. Landscape-scale variation in forest structure and biomass in a tropical rain forest. *Forest Ecology and Management* 137, 185-198.
- Clark, D. B., Palmer, M. W., Clark, D. A., 1999. Edaphic factors and the landscape-scale distributions of tropical rain forest trees. *Ecology* 80, 2662-2675.
- Condit, R., Hubbell, S. P., Foster, R. B., 1995. Mortality rates of 205 Neotropical tree and shrub species and the impact of a severe drought. *Ecological Monographs* 65, 419-439.
- Coomes, D. A., Duncan, R. P., Allen, R. B., Truscott, J., 2003. Disturbances prevent stem size-density distributions in natural forests from following scaling relationships. *Ecology Letters* 6, 980-989.
- Costa, F. R. C., Guillaumet, J. L., Lima, A. P., Pereira, O. S., 2009. Gradients within gradients: The mesoscale distribution patterns of palms in a central Amazonian forest. *Journal of Vegetation Science* 20, 69-78.
- Costa, F. R. C., Magnusson, W. E., Luizão, R. C., 2005. Mesoscale distribution patterns of Amazonian understorey herbs in relation to topography, soil and watersheds. *Journal of Ecology* 93, 863-878.
- Cox, P. M., Harris, P. P., Huntingford, C., Betts, R. A., Collins, M., Jones, C. D., Jupp, T. E., Marengo, J. A., Nobre, C. A., 2008. Increasing risk of Amazonian drought due to decreasing aerosol pollution. *Nature* 453, 212-215.
- Crews, T. E., Kitayama, K., Fownes, J. H., Riley, R. H., Herbert, D. A., Mueller-Dombois, D., Vitousek, P. M., 1995. Changes in soil phosphorus fractions and ecosystem dynamics across a long chronosequence in Hawaii. *Ecology* 76, 1407-1424.
- Daws, M. I., Mullins, C. E., Burslem, D. F. R. P., Paton, S. R., Dalling, J. W., 2002. Topographic position affects the water regime in a semideciduous tropical forest in Panamá. *Plant and Soil* 283, 79-90.
- Denman, K. L., Brasseur, G., Chidthaisong, A., Ciais, P., Cox, P. M., Dickinson, R. E., Hauglustaine, D., Heinze, C., Holland, E., Jacob, D., Lohmann, U., Ramachandran, S., da Silva Dias, P. L., Wofsy, S. C., Zhang, X., 2007. Couplings between changes in the climate system and biogeochemistry. In: Solomon, S., Qin, D., Manning, M., Chen, Z., Marquis, M., Averyt, K. B., Tignor, M., Miller, H. L. (Eds.), *Climate change 2007: The physical science basis. Contribution of working group I to the fourth assessment report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom and New York, pp. 499-587.

- Denslow, J. S., Hartshorn, G., 1994. Tree-fall gap environment and forest dynamic process. In: MacDade, L. A., Bawa, K. S., Hespdenheide, H. A., Hartshorn, G. (Eds.), *La Selva: Ecology and natural history of a Neotropical rainforest*. The University of Chicago Press, Chicago, pp. 120-127.
- Drew, M. C., 1997. Oxygen deficiency and root metabolism: injury and acclimation under hypoxia and anoxia. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology* 48, 223-250.
- Dupuy, L. X., Fourcaud, T., Lac, P., Stokes, A., 2007. A generic 3D finite element model of tree anchorage integrating soil mechanics and real root system architecture. *American Journal of Botany* 94, 1506-1514.
- Dupuy, L., Fourcaud, T., Stokes, A., 2005. A numerical investigation into the influence of soil type and root architecture on tree anchorage. *Plant and Soil* 278, 119-134.
- Engelbrecht, B. M. J., Comita, L. S., Condit, R., Kursar, T. A., Tyree, M. T., Turner, B. L., Hubbell, S. P., 2007. Drought sensitivity shapes species distribution patterns in tropical forests. *Nature* 447, 80-U2.
- Fearnside, P. M., 2000. Global warming and tropical land-use change: Greenhouse gas emissions from biomass burning, decomposition and soils in forest conversion, shifting cultivation and secondary vegetation. *Climatic Change* 46, 115-158.
- Fearnside, P. M., Leal Filho, N., 2001. Soil and development in Amazonia. In: Bierregaard, R. O., Gascon, C., Lovejoy, T. E., Mesquita, R. C. G. (Eds.), *Lessons from Amazonia: The ecology and conservation of a fragmented forest*. Yale University Press, New Haven & London, pp. 291-312.
- Fernandez, M. D., Pieters, A., Donoso, C., Herrera, C., Tezara, W., Rengifo, E., Herrera, A., 1999. Seasonal changes in photosynthesis of trees in the flooded forest of the Mapire River. *Tree Physiology* 19, 79-85.
- Ferrer, A., Gilbert, G. S., 2003. Effect of tree host species on fungal community composition in a tropical rain forest in Panama. *Diversity and Distributions* 9, 455-468.
- Fisher, J. I., Hurtt, G. C., Thomas, R. Q., Chambers, J. Q., 2008. Clustered disturbances lead to bias in large-scale estimates based on forest sample plots. *Ecology Letters* 11, 554-563.
- Gale, N., 2000. The relationship between canopy gaps and topography in a western Ecuadorian rain forest. *Biotropica* 32, 653-661.
- Gale, N., Barfod, A. S., 1999. Canopy tree mode of death in a western Ecuadorian rain forest. *Journal of Tropical Ecology* 15, 415-436.
- Garrido-Perez, E. I., Dupuy, J. M., Duran-Garcia, R., Ucan-May, M., Schnitzer, S. A., Gerold, G., 2008. Effects of lianas and Hurricane Wilma on tree damage in the Yucatan Peninsula, Mexico. *Journal of Tropical Ecology* 24, 559-562.

- Genet, J. A., Genet, K. S., Burton, T. M., Murphy, P. G., Lugo, A. E., 2001. Response of termite community and wood decomposition rates to habitat fragmentation in a subtropical dry forest. *Tropical Ecology* 42, 35-49.
- Gilbert, G. S., Ferrer, A., Carranza, J., 2002. Polypore fungal diversity and host density in a moist tropical forest. *Biodiversity and Conservation* 11, 947-957.
- Gilbert, G. S., Sousa, W. P., 2002. Host specialization among wood-decay polypore fungi in a Caribbean mangrove forest. *Biotropica* 34, 396-404.
- Guillaumet, J. L., Kahn, F., 1982. Estrutura e dinamismo da floresta. *Acta Amazonica* 12, 61-77.
- Guimarães, J. P., 2007. Distúrbios decorrentes de blowdown em uma área de floresta na Amazônia Central. Master Thesis. INPA/UFAM. Manaus.
- Harker, R. I., 1996. Curved tree trunks - indicators of soil creep and other phenomena. *Journal of Geology* 104, 351-358.
- Harmon, M. E., Whigham, D. F., Sexton, J., Olmsted, I., 1995. Decomposition and mass of woody detritus in the dry tropical forests of the northeastern Yucatan Peninsula, Mexico. *Biotropica* 27, 305-316.
- Harms, K. E., Condit, R., Hubbell, S. P., Foster, R. B., 2001. Habitat associations of trees and shrubs in a 50-ha neotropical forest plot. *Journal of Ecology* 89, 947-959.
- Herrera, A., Tezara, W., Rengifo, E., Flores, S., 2008. Changes with seasonal flooding in sap flow of the tropical flood-tolerant tree species, *Campsiandra laurifolia*. *Trees-Structure and Function* 22, 551-558.
- Higuchi, N., Santos, J., Ribeiro, R. J., Minette, L., Biot, Y., 1998. Biomassa da parte aérea da vegetação da floresta tropical úmida de terra - firme da Amazônia brasileira. *Acta Amazonica* 28, 153-166.
- Houghton, R. A., Lawrence, K. T., Hackler, J. L., Brown, S., 2001. The spatial distribution of forest biomass in the Brazilian Amazon: a comparison of estimates. *Global Change Biology* 7, 731-746.
- John, R., Dalling, J. W., Harms, K. E., Yavitt, J. B., Stallard, R. F., Mirabello, M., Hubbell, S. P., Valencia, R., Navarrete, H., Vallejo, M., Foster, R. B., 2007. Soil nutrients influence spatial distributions of tropical tree species. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 104, 864-869.
- Kapos, V., Pallant, E., Bien, A., Freskos, S., 1990. Gap Frequencies in Lowland Rain-Forest Sites on Contrasting Soils in Amazonian Ecuador. *Biotropica* 22, 218-225.
- Kinupp, V. F., Magnusson, W. E., 2005. Spatial patterns in the understory shrub genus *Psychotria* in Central Amazonia: Effects of distance and topography. *Journal of Tropical Ecology* 21, 1-12.
- Korning, J., Balslev, H., 1994. Growth and mortality of trees in amazonian tropical rain-forest in Ecuador. *Journal of Vegetation Science* 5, 77-86.

- Kozłowski, T. T., 1997. Responses of woody plants to flooding and salinity. Tree Physiology Monograph No. 1. Heron Publishing, Victoria, Canada. <http://www.heronpublishing.com/tp/monograph/kozłowski.pdf>
- Kurzatkowski, D., Martius, C., Höfer, H., Garcia, M., Förster, B., Beck, L., Vlek, P., 2004. Litter decomposition, microbial biomass and activity of soil organisms in three agroforestry sites in Central Amazonia. *Nutrient Cycling in Agroecosystems* 69, 257-267.
- Laurance, W. F., Fearnside, P. M., Laurance, S. G., Delamonica, P., Lovejoy, T. E., Rankin-de-Merona, J., Chambers, J. Q., Gascon, C., 1999. Relationship between soils and Amazon forest biomass: A landscape-scale study. *Forest Ecology and Management* 118, 127-138.
- Laurance, W. F., Williamson, G. B., Delamonica, P., Oliveira, A., Lovejoy, T. E., Gascon, C., Pohl, L., 2001. Effects of a strong drought on Amazonian forest fragments and edges. *Journal of Tropical Ecology* 17, 771-785.
- Lieberman, D., Lieberman, M., Peralta, R., Hartshorn, G. S., 1985. Mortality patterns and stand turnover rates in a wet tropical forest in Costa Rica. *Journal of Ecology* 73, 915-924.
- Lindblad, I., 2000. Host specificity of some wood-inhabiting fungi in a tropical forest. *Mycologia* 92, 399-405.
- Lodge, D. J., 1997. Factors related to diversity of decomposer fungi in tropical forests. *Biodiversity and Conservation* 6, 681-688.
- Lodge, D. J., Laessøe, T., 1995. Host preference in *Camillea verruculospora*. *Mycologist* 9, 152-153.
- Luizão, F. J., 1989. Litter production and mineral element input to the forest floor in a Central Amazonian forest. *GeoJournal* 19, 407-417.
- Luizão, R. C. C., Luizão, F. J., Paiva, R. Q., Monteiro, T. F., Sousa, L. S., Kruijt, B., 2004. Variation of carbon and nitrogen cycling processes along a topographic gradient in a Central Amazonian forest. *Global Change Biology* 10, 592-600.
- Luizão, R. C. C., Luizão, F. J., Proctor, J., 2007. Fine root growth and nutrient release in decomposing leaf litter in three contrasting vegetation types in Central Amazonia. *Plant Ecology* 192, 225-236.
- Magnusson, W. E., Lima, A. P., Luizão, R. C. C., Luizão, F. J., Costa, F. R. C., Castilho, C. V., Kinupp, V. F., 2005. RAPELD: A modification of the Gentry method for biodiversity surveys in long - term ecological research sites. *Biota Neotropica* 5, 19-24.
- Malhi, Y., Roberts, J. T., Betts, R. A., Killeen, T. J., Li, W. H., Nobre, C. A., 2008. Climate change, deforestation, and the fate of the Amazon. *Science* 319, 169-172.
- Marengo, J. A., Jones, R., Alves, L. M., Valverde, M. C., 2009. Future change of temperature and precipitation extremes in South America as derived from the PRECIS



- regional climate modeling system. *International Journal of Climatology* 29, Early View (Online).
- Marengo, J. A., Nobre, C. A., Tomasella, J., Oyama, M. D., De Oliveira, G. S., De Oliveira, R., Camargo, H., Alves, L. M., Brown, I. F., 2008. The drought of Amazonia in 2005. *Journal of Climate* 21, 495-516.
- Martius, C., 1997. Decomposition of wood. In: Junk, W. J. (Ed.), *The Central Amazon floodplain: Ecology of a pulsing system*. Springer-Verlag, Berlin, pp. 267-276.
- Martius, C., Hofer, H., Garcia, M. V. B., Rombke, J., Forster, B., Hanagarth, W., 2004. Microclimate in agroforestry systems in central Amazonia: does canopy closure matter to soil organisms? *Agroforestry Systems* 60, 291-304.
- Mertens, J., 2004. The characterization of selected physical and chemical soil properties of the surface soil layer in the "Reserva Ducke", Manaus, Brazil with emphasis on their spatial distribution. Bachelor Thesis. Humboldt Universität zu Berlin. Berlin. [http://www.agrar.hu-berlin.de/struktur/institute/pfb/struktur/bodenkstandortl/mitarbeiter/Mertens\\_BSc\\_thesis.pdf](http://www.agrar.hu-berlin.de/struktur/institute/pfb/struktur/bodenkstandortl/mitarbeiter/Mertens_BSc_thesis.pdf)
- Muller-Landau, H. C., Condit, R. S., Chave, J., Thomas, S. C., Bohlman, S. A., Bunyavejchewin, S., Davies, S., Foster, R., Gunatilleke, S., Gunatilleke, N., Harms, K. E., Hart, T., Hubbell, S. P., Itoh, A., Kassim, A. R., LaFrankie, J. V., Lee, H. S., Losos, E., Makana, J. R., Ohkubo, T., Sukumar, R., Sun, I. F., Supardi, N. M. N., Tan, S., Thompson, J., Valencia, R., Munoz, G. V., Wills, C., Yamakura, T., Chuyong, G., Dattaraja, H. S., Esufali, S., Hall, P., Hernandez, C., Kenfack, D., Kiratiprayoon, S., Suresh, H. S., Thomas, D., Vallejo, M. I., Ashton, P., 2006. Testing metabolic ecology theory for allometric scaling of tree size, growth and mortality in tropical forests. *Ecology Letters* 9, 575-588.
- Nakagawa, M., Tanaka, K., Nakashizuka, T., Ohkubo, T., Kato, T., Maeda, T., Sato, K., Miguchi, H., Nagamasu, H., Ogino, K., Teo, S., Hamid, A. A., Seng, L. H., 2000. Impact of severe drought associated with the 1997-1998 El Nino in a tropical forest in Sarawak. *Journal of Tropical Ecology* 16, 355-367.
- Nascimento, H. E. M., Laurance, W. F., 2002. Total aboveground biomass in Central Amazonian rainforests: A landscape-scale study. *Forest Ecology and Management* 168, 311-321.
- Nascimento, H. E. M., Laurance, W. F., 2004. Biomass dynamics in Amazonian forest fragments. *Ecological Applications* 14, S127-S138.
- Nelson, B. W., Kapos, V., Adams, J. B., Oliveira, W. J., Braun, O. P. G., Doamaral, I. L., 1994. Forest disturbance by large blowdowns in the Brazilian Amazon. *Ecology* 75, 853-858.
- Nepstad, D. C., Tohver, I. M., Ray, D., Moutinho, P., Cardinot, G., 2007. Mortality of large trees and lianas following experimental drought in an amazon forest. *Ecology* 88, 2259-2269.

- Nogueira, A., 2006. Variação da densidade, área basal e biomassa de lianas em 64 km<sup>2</sup> de floresta de terra firme na Amazônia Central. Master Thesis. INPA/UFAM. Manaus. <http://ppbio.inpa.gov.br/Port/public/d/dissertanselmo.pdf>
- Nogueira, E. M., Fearnside, P. M., Nelson, B. W., Barbosa, R. I., Keizer, E. W. H., 2008. Estimates of forest biomass in the Brazilian Amazon: New allometric equations and adjustments to biomass from wood-volume inventories. *Forest Ecology and Management* 256, 1853-1867.
- Nogueira, E. M., Nelson, B. W., Fearnside, P. M., 2005. Wood density in dense forest in Central Amazonia, Brazil. *Forest Ecology and Management* 208, 261-286.
- Nogueira, E. M., Nelson, B. W., Fearnside, P. M., 2006. Volume and biomass of trees in central Amazonia: Influence of irregularly shaped and hollow trunks. *Forest Ecology and Management* 227, 14-21.
- Olson, J. S., 1963. Energy storage and balance of producers and decomposers in ecological systems. *Ecology* 44, 322-331.
- Palace, M., Keller, M., Asner, G. P., Silva, J. N. M., Passos, C., 2007. Necromass in undisturbed and logged forests in the Brazilian Amazon. *Forest Ecology and Management* 238, 309-318.
- Pauletto, D., 2006. Estoque e produção de liteira grossa em floresta submetida à exploração seletiva de madeira no noroeste de Mato Grosso. Master Thesis. INPA/UFAM. Manaus.
- Phillips, O. L., Aragao, L. E. O. C., Lewis, S. L., Fisher, J. B., Lloyd, J., Lopez-Gonzalez, G., Malhi, Y., Monteagudo, A., Peacock, J., Quesada, C. A., van der Heijden, G., Almeida, S., Amaral, I., Arroyo, L., Aymard, G., Baker, T. R., Banki, O., Blanc, L., Bonal, D., Brando, P., Chave, J., de Oliveira, A. C. A., Cardozo, N. D., Czimczik, C. I., Feldpausch, T. R., Freitas, M. A., Gloor, E., Higuchi, N., Jimenez, E., Lloyd, G., Meir, P., Mendoza, C., Morel, A., Neill, D. A., Nepstad, D., Patino, S., Penuela, M. C., Prieto, A., Ramirez, F., Schwarz, M., Silva, J., Silveira, M., Thomas, A. S., Ter Steege, H., Stropp, J., Vasquez, R., Zelazowski, P., Davila, E. A., Andelman, S., Andrade, A., Chao, K. J., Erwin, T., Di Fiore, A., Honorio, E., Keeling, H., Killeen, T. J., Laurance, W. F., Cruz, A. P., Pitman, N. C. A., Vargas, P. N., Ramirez-Angulo, H., Rudas, A., Salamao, R., Silva, N., Terborgh, J., Torres-Lezama, A., 2009. Drought sensitivity of the Amazon rainforest. *Science* 323, 1344-1347.
- Phillips, O. L., Baker, T. R., Arroyo, L., Higuchi, N., Killeen, T. J., Laurance, W. F., Lewis, S. L., Lloyd, J., Malhi, Y., Monteagudo, A., Neill, D. A., Vargas, P. N., Silva, J. N. M., Terborgh, J., Martinez, R. V., Alexiades, M., Almeida, S., Brown, S., Chave, J., Comiskey, J. A., Czimczik, C. I., Di Fiore, A., Erwin, T., Kuebler, C., Laurance, S. G., Nascimento, H. E. M., Olivier, J., Palacios, W., Patino, S., Pitman, N. C. A., Quesada, C. A., Salidas, M., Lezama, A. T., Vinceti, B., 2004. Pattern and process in Amazon tree turnover, 1976-2001. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences* 359, 381-407.
- Phillips, O. L., Gentry, A. H., 1994. Increasing turnover through time in tropical forests. *Science* 263, 954-958.

- Phillips, O. L., Malhi, Y., Higuchi, N., Laurance, W. F., Nunez, P. V., Vasquez, R. M., Laurance, S. G., Ferreira, L. V., Stern, M., Brown, S., Grace, J., 1998. Changes in the carbon balance of tropical forests: Evidence from long-term plots. *Science* 282, 439-442.
- Poorter, L., Jans, L., Bongers, E., Van Rompaey, R. S. A. R., 1994. Spatial distribution of gaps along three catenas in the moist forest of Tai National-Park, Ivory Coast. *Journal of Tropical Ecology* 10, 385-398.
- Potts, M. D., Ashton, P. S., Kaufman, L. S., Plotkin, J. B., 2002. Habitat patterns in tropical rainforests: a comparison of 105 plots in northwest Borneo. *Ecology* 83, 2782-2797.
- Putz, F. E., 1984. The natural history of lianas on Barro Colorado Island, Panama. *Ecology* 65, 1713-1724.
- R Development Core Team, 2008. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <http://www.R-project.org>.
- Rennó, C. D., Nobre, A. D., Cuartas, L. A., Soares, J. V., Hodnett, M. G., Tomasella, J., Waterloo, M. J., 2008. HAND, a new terrain descriptor using SRTM-DEM: Mapping terra-firme rainforest environments in Amazonia. *Remote Sensing of Environment* 112, 3469-3481.
- Ribeiro, J. E. L. S., Hopkins, M. G., Vicentini, A., Sothers, C. A., Costa, M. A. S., Brito, J. M., Souza, M. A. D., Martins, L. H. P., Lohmann, L. G., Assunção, P. A. C. L., Pereira, E. C., Silva, C. F., Mesquita, M. R., Procópio, L., 1999. Flora da Reserva Ducke: Guia de identificação das plantas vasculares de uma floresta de terra firme na Amazônia Central. INPA - UFAM, Manaus.
- Ribeiro, M. N. G., Villa Nova, N. A., 1979. Estudos climatológicos da Reserva Florestal Ducke, Manaus, AM. III Evapotranspiração. *Acta Amazonica* 9, 305-309.
- Rice, A. H., Pyle, E. H., Saleska, S. R., Huttyra, L., Palace, M., Keller, M., de Camargo, P. B., Portilho, K., Marques, D. F., Wofsy, S. C., 2004. Carbon balance and vegetation dynamics in an old-growth Amazonian forest. *Ecological Applications* 14, S55-S71.
- Rocha, R. M., 2001. Taxas de recrutamento e mortalidade da floresta de terra firme da bacia do Rio Cuieiras na região de Manaus – AM. Master Thesis. INPA/UFAM. Manaus. [http://redeflor.net/pdf/dissertacao/dissertacao\\_Rosana.pdf](http://redeflor.net/pdf/dissertacao/dissertacao_Rosana.pdf)
- Ruel, J. -C., 2000. Factors influencing windthrow in balsam fir forests: from landscape studies to individual tree studies. *Forest Ecology and Management* 135, 169-178.
- Russo, S. E., Davies, S. J., King, D. A., Tan, S., 2005. Soil-related performance variation and distributions of tree species in a Bornean rain forest. *Journal of Ecology* 93, 879-889.
- Saatchi, S. S., Houghton, R. A., Alvalá, R. C. D. S., Soares, J. V., Yu, Y., 2007. Distribution of aboveground live biomass in the Amazon basin. *Global Change Biology* 13, 816-837.

- Saldarriaga, J. G., West, D. C., Tharp, M. L., Uhl, C., 1988. Long-term chronosequence of forest succession in the upper Rio Negro of Colombia and Venezuela. *Journal of Ecology* 76, 938-958.
- Santana, M. E., Lodge, D. J., Lebow, P., 2005. Relationship of host recurrence in fungi to rates of tropical leaf decomposition. *Pedobiologia* 49, 549-564.
- Sariyildiz, T., 2008. Effects of gap-size classes on long-term litter decomposition rates of beech, oak and chest nut species at high elevations in northeast Turkey. *Ecosystems* 11, 841-853.
- Sasaki, Y., Fujii, A., Asai, K., 2000. Soil creep process and its role in debris slide generation - field measurements on the north side of Tsukuba Mountain in Japan. *Engineering Geology* 56, 163-183.
- Schenk, H. J., Jackson, R. B., 2002. The global biogeography of roots. *Ecological Monographs* 72, 311-328.
- Sheil, D., Burslem, D. F. R. P., Alder, D., 1995. The interpretation and misinterpretation of mortality-rate measures. *Journal of Ecology* 83, 331-333.
- Silver, W. L., Neff, J., McGroddy, M., Veldkamp, E., Keller, M., Cosme, R., 2000. Effects of soil texture on belowground carbon and nutrient storage in a lowland Amazonian forest ecosystem. *Ecosystems* 3, 193-209.
- Sollins, P., 1998. Factors influencing species composition in tropical lowland rain forest: Does soil matter? *Ecology* 79, 23-30.
- Sombroek, W., 2000. Amazon landforms and soils in relation to biological diversity. *Acta Amazonica* 30, 81-100.
- Speleta, J. F., Clark, D. A., 2007. Multi-scale variation in fine-root biomass in a tropical rain forest: a seven-year study. *Ecological Monographs* 77, 377-404.
- Summers, P. M., 1998. Estoque, decomposição e nutrientes da liteira grossa em florestas de terra-firme na Amazônia Central. Master Thesis. INPA/UFAM. Manaus.
- Takyu, M., Aiba, S. I., Kitayama, K., 2003. Changes in biomass, productivity and decomposition along topographical gradients under different geological conditions in tropical lower montane forests on Mount Kinabalu, Borneo. *Oecologia* 134, 397-404.
- ter Steege, H., Pitman, N. C. A., Phillips, O. L., Chave, J., Sabatier, D., Duque, A., Molino, J. F., Prevoost, M. F., Spichiger, R., Castellanos, H., von Hildebrand, P., Vasquez, R., 2006. Continental-scale patterns of canopy tree composition and function across Amazonia. *Nature* 443, 444-447.
- ter Steege, H., Sabatier, D., Castellanos, H., Van Andel, T., Duivenvoorden, J., De Oliveira, A. A., Ek, R., Lilwah, R., Maas, P., Mori, S., 2000. An analysis of the floristic composition and diversity of Amazonian forests including those of the Guiana Shield. *Journal of Tropical Ecology* 16, 801-828.
- Tomasella, J., Hodnett, M. G., Cuartas, L. A., Nobre, A. D., Waterloo, M. J., Oliveira, S. M., 2008. The water balance of an Amazonian micro-catchment: the effect of

- interannual variability of rainfall on hydrological behavior. *Hydrological Processes* 22, 2133-2147.
- Uriarte, M., Rivera, L. W., Zimmerman, J. K., Aide, T. M., Power, A. G., Flecker, A. S., 2004. Effects of land use history on hurricane damage and recovery in a neotropical forest. *Plant Ecology* 174, 49-58.
- Van Nieuwstadt, M. G. L., Sheil, D., 2005. Drought, fire and tree survival in a Borneo rain forest, East Kalimantan, Indonesia. *Journal of Ecology* 93, 191-201.
- Wang, Q. K., Wang, S. L., Huang, Y., 2008. Comparisons of litterfall, litter decomposition and nutrient return in a monoculture *Cunninghamia lanceolata* and a mixed stand in southern China. *Forest Ecology and Management* 255, 1210-1218.
- Weedon, J. T., Cornwell, W. K., Cornelissen, J. H. C., Zanne, A. E., Wirth, C., Coomes, D. A., 2009. Global meta-analysis of wood decomposition rates: a role for trait variation among tree species? *Ecology Letters* 12, 45-56.
- Wells, J. M., Boddy, L., 1990. Wood decay, and phosphorus and fungal biomass allocation, in mycelial cord systems. *New Phytologist* 116, 285-295.
- Wells, J. M., Harris, M. J., Boddy, L., 1999. Dynamics of mycelial growth and phosphorus partitioning in developing mycelial cord systems of *Phanerochaete velutina*: dependence on carbon availability. *New Phytologist* 142, 325-334.
- Williamson, G. B., Laurance, W. F., Oliveira, A. A., Delamonica, P., Gascon, C., Lovejoy, T. E., Pohl, L., 2000. Amazonian tree mortality during the 1997 El Nino drought. *Conservation Biology* 14, 1538-1542.
- Zarin, D. J., Ducey, M. J., Tucker, J. M., Salas, W. A., 2001. Potential biomass accumulation in Amazonian regrowth forests. *Ecosystems* 4, 658-668.
- Zhang, Q. H., Zak, J. C., 1995. Effects of gap size on litter decomposition and microbial activity in a subtropical forest. *Ecology* 76, 2196-2204.