

**Universidade de Brasília
Departamento de Ecologia
Programa de Pós-Graduação em Ecologia**

**A FLORESTA ABERTA COM BAMBU NO SUDOESTE DA AMAZÔNIA:
PADRÕES E PROCESSOS EM MÚLTIPLAS ESCALAS**

Marcos Silveira

**Brasília
2001**

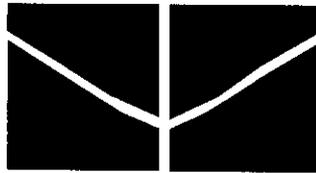


**Universidade de Brasília
Departamento de Ecologia
Programa de Pós-Graduação em Ecologia**

**A FLORESTA ABERTA COM BAMBU NO SUDOESTE DA
AMAZÔNIA: PADRÕES E PROCESSOS EM MÚLTIPLAS ESCALAS**

Marcos Silveira

**Brasília
2001**



**Universidade de Brasília
Instituto de Ciências Biológicas
Programa de Pós-Graduação em Ecologia**

**A FLORESTA ABERTA COM BAMBU NO SUDOESTE DA
AMAZÔNIA: PADRÕES E PROCESSOS EM MÚLTIPLAS ESCALAS**

Marcos Silveira

Tese apresentada ao Departamento de Ecologia do Instituto de Ciências Biológicas da Universidade de Brasília, como parte dos requisitos exigidos para a obtenção do título de Doutor em Ecologia

Orientador: Dr. Carlos Augusto Klink

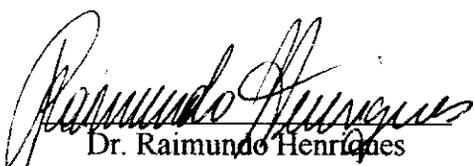
**Brasília
2001**

A Floresta aberta com bambu no sudoeste da Amazônica: padrões e processos em múltiplas escalas

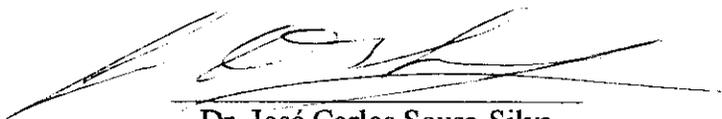
Tese apresentada como requisito parcial para obtenção do título de Doutor em Ecologia, pelo Programa de Pós-Graduação em Ecologia, Instituto de Ciências Biológicas, Universidade de Brasília, à comissão formada por:



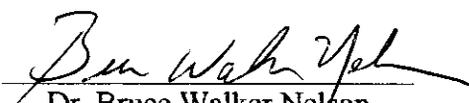
Dr. Carlos Augusto Klink
Instituto de Biologia, Departamento de Ecologia
Universidade de Brasília - UnB
Orientador



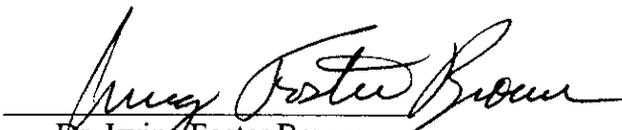
Dr. Raimundo Henriques
Instituto de Biologia, Departamento de Ecologia
Universidade de Brasília - UnB
Membro da Banca



Dr. José Carlos Sousa-Silva
Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária - EMBRAPA Cerrados
Membro da Banca



Dr. Bruce Walker Nelson
Departamento de Ecologia
Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia - INPA
Membro da Banca



Dr. Irving Foster Brown
Woods Hole Research Center - WHRC
Universidade Federal Fluminense - UFF
Universidade Federal do Acre - UFAC
Membro da Banca

Tese desenvolvida sob orientação do
Prof. Dr. Carlos Augusto Klink

À Giane, pelo amor e entrega, e à Sarah
e Gabriela, pela extensão da vida e
alegria constante

ÍNDICE

ÍNDICE DE FIGURAS	i
ÍNDICE DE TABELAS	iii
RESUMO	iv
ABSTRACT	v

CAPÍTULO 1 – INTRODUÇÃO GERAL

PADRÕES, PROCESSOS E ESCALAS EM ECOLOGIA	1
AS FLORESTAS ABERTAS COM BAMBU NO SUDOESTE DA AMAZÔNIA	2
A FLORESTA COM BAMBU E A QUESTÃO DAS ESCALAS	5
Crescimento clonal e crescimento, recrutamento e mortalidade de colmos: indivíduos, populações e mecanismos associados	5
Estrutura, dinâmica e padrões temporais e espaciais da floresta com bambu: comunidades, paisagem e padrões associados	6

CAPÍTULO 2 – ESTRUTURA DO SISTEMA RIZOMÁTICO, CRESCIMENTO VEGETATIVO E ALOCAÇÃO DE BIOMASSA EM *GUADUA WEBERBAUERI*

INTRODUÇÃO	8
ESTRUTURA DE PLANTAS CLONAIAS, ESTRATÉGIAS DE DESENVOLVIMENTO E REGULAÇÃO	9
MATERIAL E MÉTODOS	12
Área de estudos	12
Estrutura clonal e biomassa	13
RESULTADOS E DISCUSSÃO	14
Morfologia de <i>Guadua weberbaueri</i>	14
Estrutura do sistema subterrâneo rizomático	18
Alocação de biomassa	26
CONCLUSÕES	30

CAPÍTULO 3 – TAXAS DE CRESCIMENTO, RECRUTAMENTO E MORTALIDADE DE COLMOS DE *GUADUA WEBERBAUERI*

INTRODUÇÃO	32
MATERIAL E MÉTODOS	33
Área de estudos	33
Incremento médio na altura e taxa de crescimento	34
Taxas de recrutamento e mortalidade	35
RESULTADOS E DISCUSSÃO	36
Crescimento dos colmos	36

Recrutamento e mortalidade de colmos	38
Curva de sobrevivência e estrutura de idades	40
CONCLUSÕES	42

CAPÍTULO 4 – ESTRUTURA E DINÂMICA DE UMA FLORESTA COM BAMBU NO ESTADO DO ACRE

INTRODUÇÃO.....	43
ÁREA DE ESTUDOS.....	44
MÉTODOS	46
Composição florística e estrutura	46
Diversidade e mortalidade arbórea	48
RESULTADOS E DISCUSSÃO	49
Composição florística	49
Parâmetros fitossociológicos	50
Densidade e área basal das formas de vida em classes de diâmetro	55
Similaridade florística e estrutural	57
Diversidade arbórea	57
Mortalidade arbórea	61
CONCLUSÕES	65

CAPÍTULO 5 – PADRÕES ESPACIAIS E TEMPORAIS DA FLORESTA COM BAMBU, DETECTADOS ATRAVÉS DE IMAGEM DE SATÉLITE

INTRODUÇÃO	67
ÁREA DE ESTUDOS E MÉTODOS	69
RESULTADOS E DISCUSSÃO	71
Borda topográfica-edáfica	71
Borda não topográfica-edáfica	74
Borda entre populações com diferentes datas de mortalidade	75
CONCLUSÕES	78

CAPÍTULO 6 – HISTÓRIA DE VIDA DE *GUADUA WEBERBAUERI*: MECANISMOS BIOLÓGICOS E PROCESSOS ECOLÓGICOS NAS DIFERENTES ESCALAS

INTRODUÇÃO	79
A HISTÓRIA DE VIDA DE <i>GUADUA WEBERBAUERI</i>	79
EFEITOS DIRETOS E INDIRETOS DE <i>GUADUA WEBERBAUERI</i> SOBRE A COMUNIDADE	80
Efeitos indiretos	80
<i>Acúmulo de liteira durante a mortalidade</i>	80
<i>Escala e intensidade das perturbações</i>	81
Efeitos diretos	82

<i>Estrutura florestal</i>	82
<i>Redução da biomassa e aceleração do turnover da floresta</i>	83
<i>Composição florística e diversidade</i>	83
<i>Sucessão secundária</i>	85
INTEGRANDO PADRÕES E PROCESSOS EM DIFERENTES ESCALAS	86
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	88
AGRADECIMENTOS	102
ANEXO 1 – Listagem das espécies amostradas e respectivos parâmetros fitossociológicos na floresta com bambu	103
ANEXO 2 – Listagem das espécies amostradas e respectivos parâmetros fitossociológicos na floresta com palmeiras	106

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1 - Distribuição da floresta aberta com bambu no sudoeste da Amazônia	3
Figura 2 - Morfologia do rizoma de <i>Guadua weberbaueri</i>	15
Figura 3 - Morfologia do colmo de <i>Guadua weberbaueri</i>	16
Figura 4 - Aspecto geral dos colmos de <i>Guadua weberbaueri</i>	17
Figura 5 - Diagrama esquemático da estrutura clonal de <i>Guadua weberbaueri</i>	18
Figura 6 - Fase inicial de crescimento clonal de <i>Guadua weberbaueri</i>	20
Figura 7 - Diagrama da estrutura do sistema rizomático de <i>Guadua weberbaueri</i>	20
Figura 8 - Correlação entre o número de ordens e de ramets de clones de <i>Guadua weberbaueri</i>	22
Figura 9 - Correlação entre o número de ramets e de ramificações de clones de <i>Guadua weberbaueri</i>	22
Figura 10 - Distribuição de frequência do número de ramificações por ramet de <i>Guadua weberbaueri</i>	22
Figura 11 - Correlação entre o número de ramificações e de pescoços do rizoma de <i>Guadua weberbaueri</i>	23
Figura 12 - Correlação entre o número de ordens de ramets e de ramificações do rizoma de <i>Guadua weberbaueri</i>	24
Figura 13 - Distância entre ramets “mãe” e “filho” ao longo das ordens de ramets de <i>Guadua weberbaueri</i>	25
Figura 14 - Correlação entre o comprimento total do clone e comprimento dos pescoços de rizomas de <i>Guadua weberbaueri</i>	26
Figura 15 - Crescimento cumulativo ao longo das ordens de ramets de <i>Guadua weberbaueri</i>	26
Figura 16 - Alocação de biomassa entre as estruturas subterrânea e aérea de <i>Guadua weberbaueri</i>	27
Figura 17 - Alocação proporcional da biomassa entre “pescoços”, rizomas, colmos, ramos e folhas de <i>Guadua weberbaueri</i>	28
Figura 18 - Biomassa cumulativa ao longo das ordens de ramets de <i>Guadua weberbaueri</i>	28
Figura 19 - Incremento na altura média de colmos de <i>Guadua weberbaueri</i> na estação seca e chuvosa	36
Figura 20 - Taxa média de crescimento de colmos de <i>Guadua weberbaueri</i> na estação seca e chuvosa	37
Figura 21 - Recrutamento, mortalidade e número total de colmos de <i>Guadua weberbaueri</i> entre 1996-2000	39
Figura 22 - Pluviosidade cumulativa anual no Estado do Acre no período de 1997-2000	40
Figura 23 - Curvas de sobrevivência para quatro cohorts de colmos de <i>Guadua</i>	

<i>weberbaueri</i> formadas entre 1996-1999	41
Figura 24 - Estrutura etária de colmos de <i>Guadua weberbaueri</i> em 2000	41
Figura 25 - Localização da Reserva Extrativista Chico Mendes no mapa de Unidades de Conservação do Estado do Acre	45
Figura 26 - Mapa de vegetação da Reserva Extrativista Chico Mendes	45
Figura 27 - Número de espécies em relação ao número de indivíduos amostrados ...	59
Figura 28 - Distribuição da taxa de mortalidade em relação a riqueza, em florestas das regiões oeste e central da Amazônia	64
Figura 29 - Distribuição do tempo de substituição em relação a riqueza, em florestas das regiões oeste e central da Amazônia	64
Figura 30 - Localização das cenas utilizadas na interpretação das imagens do satélite Landsat TM	69
Figura 31 - Bordas entre floresta com bambu e sem bambu com controle topográfico	72
Figura 32 - Variação na proporção de colmos de <i>Guadua sarcocarpa</i> , e caules de dicotiledôneas e palmeiras, em relação à topossequência	73
Figura 33 - Bordas difusas dentro da floresta com bambu, controladas pela topografia e solo	73
Figura 34 - Borda circular entre floresta com bambu e sem bambu, não controlada pela topografia	74
Figura 35 - Bordas arredondadas e abruptas formadas pela assincronia na mortalidade de populações de <i>Guadua</i>	76
Figura 36 - Modelo ecológico conceitual integrando padrões e processos em diferentes escalas, relacionados com a história de vida de <i>Guadua weberbaueri</i>	87

ÍNDICE DE TABELAS

Tabela 1 - Parâmetros descritivos da estrutura rizomática de 5 clones de <i>Guadua weberbaueri</i>	21
Tabela 2 - Alocação de biomassa (massa seca) para as porções subterrâneas e aéreas de <i>Guadua weberbaueri</i>	27
Tabela 3 - Número de colmos em cinco cohorts de colmos de <i>Guadua weberbaueri</i> no período de 1996-2000	38
Tabela 4 - As dez espécies mais importantes na floresta aberta com bambu e na floresta aberta com palmeiras	51
Tabela 5 - Os dez gêneros mais importantes na floresta aberta com bambu e na floresta aberta com palmeiras	53
Tabela 6 - As dez famílias mais importantes na floresta com bambu e na floresta com palmeiras	54
Tabela 7 - Densidade de árvores, palmeiras, cipós, e colmos de <i>Guadua weberbaueri</i> em classes de diâmetro, na floresta com bambu e na floresta com palmeiras	55
Tabela 8 - Área basal de árvores, palmeiras, cipós e colmos de <i>Guadua weberbaueri</i> em classes de diâmetro, na floresta com bambu e na floresta com palmeiras	56
Tabela 9 - Riqueza e índices de diversidade na floresta com bambu e floresta com palmeiras	58
Tabela 10 - Mortalidade, tempo de substituição e tempo de meia vida em florestas nas regiões oeste e central da Amazônia	62

RESUMO

Florestas ombrófilas abertas com bambus arborescentes e espinhosos do gênero *Guadua*, cobrem cerca de 180.000 km² do sudoeste da Amazônia e são facilmente identificadas através de imagens do satélite Landsat. Além de semelparas e monocárpicas, estas espécies de bambu possuem incrível habilidade de crescimento horizontal através de rizomas, crescimento vertical extremamente rápido e hábito semiescandente. *Guadua weberbaueri* tem um ciclo de vida que varia de 29 à 32 anos e distribuição ampla na região. A amplitude de distribuição e o caráter dominante desses bambus determinam padrões estruturais tanto das comunidades ecológicas quanto da paisagem. Estes padrões são a resultante de mecanismos e processos que ocorrem nas escalas populacional e orgânica (individual). Este estudo objetivou: i) identificar as relações entre as diferentes escalas ecológicas na determinação dos padrões e dos processos que expliquem a distribuição das florestas com bambu no Estado do Acre; ii) na escala individual, investigar a estrutura dos rizomas, a estratégia de crescimento clonal e a alocação de biomassa de *Guadua weberbaueri*; iii) na escala populacional, calcular as taxas de crescimento, recrutamento e mortalidade de colmos de *G. weberbaueri*; iv) na escala de comunidade, analisar os efeitos de *G. weberbaueri* sobre a estrutura e a dinâmica da floresta; v) na escala de paisagem, identificar os padrões temporais e espaciais da floresta com bambu; v) desenvolver um modelo ecológico conceitual que integre as informações geradas nas diferentes escalas. Na escala individual, há evidências de integração fisiológica entre os módulos, e a forma de crescimento clonal, combina as estratégias guerrilheira e falangeal; estes são os mecanismos de compartilhamento de recursos, de forrageamento e captura de espaço, que afetam a capacidade competitiva de *G. weberbaueri*. O crescimento dos colmos sofre forte influência da sazonalidade, especialmente durante a estação chuvosa. O incremento médio na altura total foi 3,4 m/mês. A média da taxa de recrutamento e de mortalidade de colmos para o período de 1996-2000, foi de 21% e 14%, respectivamente. É provável que as variações climáticas observadas no período tenham sido promovidas pelos fenômenos El Niño e La Niña. *Guadua weberbaueri* afeta a estrutura da comunidade florestal, reduzindo a densidade de árvores e a área basal da floresta, e diminuindo de 30 à 50% o potencial de armazenamento de carbono. O bambu também altera a composição florística, reduzindo em quase 40% o número de espécies em uma amostra de um hectare. A riqueza resultante é uma das menores da Amazônia. A ação seletiva do bambu favorece o crescimento de espécies características dos estágios iniciais da sucessão ecológica, cujo ciclo de vida curto tem implicações diretas sobre a dinâmica da floresta. A taxa de mortalidade anual (3,4%) e o *turnover* (29 anos), permitem caracterizar essa floresta como uma das mais dinâmicas da Amazônia. Na escala de paisagem, bordas nítidas foram observadas entre a floresta com bambu ocorrendo em terreno colinoso e solo argiloso da Depressão Rio Acre-Javari e a floresta sem bambu no terreno dissecado e solo arenoso no Planalto Rebaixado da Amazônia Ocidental, onde o bambu inexistente. Bordas arredondadas identificadas entre a floresta com bambu e a floresta sem bambu sugerem que a expansão ou está em curso ou que foi mediada por fogo pretérito. Internamente a floresta com bambu apresenta dois tipos de borda. Bordas temporais nítidas, que ocorrem quando distintas populações de *Guadua* apresentam assincronia no florescimento e mortalidade, e bordas difusas, foram relacionadas com a variação na densidade do bambu ao longo da topossequência (mais densos nas vertentes e fundos de vale). As relações entre os padrões e processos estudados foram exploradas a partir da integração do conhecimento ecológico nas múltiplas escalas, através do desenvolvimento de um modelo ecológico descritivo. Este modelo explora como os mecanismos biológicos que ocorrem em escalas mais finas, podem assinalar padrões detectados em grande escala.

ABSTRACT

Open forests with arborescent and thorny bamboos of the genus *Guadua*, covers about 180,000 km² of the Southwestern Amazonia and are easily identified through Landsat satellite images. *Guadua* species are semelparous and monocarpic, grow horizontally through rhizomes, and have a fast growth and climbing habit. *Guadua weberbaueri* has a 29-32-year life-cycle and has a widespread distribution in the region. Bamboo distribution and dominance are determinants of both community and landscape patterns. These patterns are the result of mechanisms and processes that occur at the population and organismic (individual) scales. The aim of this study was: i) to identify the relationships between patterns and processes that explain the bamboo-forest distribution in Acre State; ii) at the individual scale, to investigate the structure of rhizomes, the clonal growth strategy, and biomass allocation in *Guadua weberbaueri*; iii) at the population scale, to record growth, recruitment and mortality of *G. weberbaueri* culms; iv) at the community scale, to analyze the effects of *G. weberbaueri* on the structure and dynamics of the forest; v) at the landscape scale, to identify spatial and temporal modifications in bamboo-forest; vi) finally to develop a conceptual ecological model that integrates information generated in the different scales. At the individual scale, there are evidence of physiological integration between ramets; clonal growth form combines both guerrilla and phalanx strategies; these are the mechanisms *G. weberbaueri* uses for foraging for resources for spatial occupation; both affect the competitive ability of the species. Culm growth is affected by climate seasonality, particularly during the rainy season. The average increment in height was 3.4 meters per month. The rate of culm recruitment and mortality during the 1996-2000 period, was 21% and 14%, respectively. Possibly the observed variation was promoted by the El Niño and La Niña phenomena. *Guadua weberbaueri* affects community structure, reducing tree density and the basal area of the forest, and by decreasing the carbon storage potential by 30-50%. The bamboo alters the floristic composition, reducing the number of species in a one hectare plot by almost 40%. The resulting richness is one of the smallest reported for the Amazon. The bamboo also favors the growth of early successional trees, whose short life cycle may have direct effects on the forest dynamics. The annual tree mortality rate (3.4%) and turnover time (29 years), make this as one of the most dynamic forests in the Amazon. At the landscape scale, quite distinctive borders were observed between forest with bamboos occurring in slope terrains and loamy soil of the Rio Acre-Javari depression; on the other hand the forest without bamboos occur in the dissected land and sandy soils of the Planalto Rebaixado da Amazônia Ocidental. Round borders identified in the images suggest either ongoing expansion or contraction that was mediated by fire. Inside the forest with bamboo two border types are identified: a distinctively "temporal border" that occurs when different *Guadua*'s populations present asynchronous mass flowering and mortality; and diffuse borders, which is related to differences in bamboo density along the catena (denser in the slopes and valleys). The relationship between the observed patterns and mechanisms (processes) studied were explored in a conceptual model that integrates the multiple ecological scales. The model explores how the biological mechanisms at finer scales can affect patterns detected at broader scales.

CAPÍTULO 1

Introdução geral

PADRÕES, PROCESSOS E ESCALAS EM ECOLOGIA

Os ecólogos sempre buscaram descrever padrões na estruturação das comunidades e detectar e entender os processos e mecanismos causais, generalizando as explicações tanto quanto possível (Wiens 1989, Tilman 1988). No entanto, a descrição de qualquer sistema depende da perspectiva espacial, temporal e organizacional escolhida e isso é essencial para o entendimento não apenas da maneira como os padrões e a dinâmica variam com a escala, mas também como os padrões em uma determinada escala são manifestações de processos operando em outras escalas (Levin & Pacala 1997).

Para Levin (1992), a escala é o "coração" da teoria ecológica, a essência do entendimento e do desenvolvimento de uma capacidade preditiva, já que os organismos experimentam fluxos ambientais em escalas que variam de milésimos de segundos a milhares de anos e de poucos milímetros a milhares de quilômetros quadrados.

Em muitos casos, considerações superficiais sobre diferenças nas escalas entre organismos contribuem parcialmente para muitas discordâncias, principalmente entre biólogos da conservação (Simberloff 1988). Dessa forma, muitos esforços para solucionar problemas sobre conservação necessitam da integração da ciência ecológica através de múltiplas escalas (Franklin 1995, Grimm 1995).

Aspectos importantes da dinâmica e padrões de um sistema podem não ser detectados se estudados em uma escala inadequada, e como consequência, os padrões detectados podem também ser artefatos da escala. Wiens (1989) afirma que as características dos sistemas ecológicos em uma escala relativamente fina, diferem daquelas em uma escala grossa, salientando que essas diferenças influenciam os caminhos pelos quais os ecólogos podem estudar os sistemas.

Tradicionalmente os ecólogos assumem que os processos ecológicos mais importantes que afetam as populações e as comunidades, operam em uma escala espacial local (Pacala & Deutschman 1995). Estudos em uma escala fina podem revelar grandes detalhes sobre mecanismos biológicos, assinalando padrões, mas generalizações emergem

mais facilmente em escalas maiores (Bell *et al.* 1993). Em virtude de suas relações com o tempo, os processos ecológicos tendem a ser maiores em escalas maiores, e investigações a longo prazo são muitas vezes necessárias para revelar a dinâmica do sistema (Levin & Pacala 1995).

Definida por Dunning *et al.* (1992) como um mosaico de manchas de habitat no qual uma mancha em particular está inserida, a paisagem pode apresentar padrões importantes para a dinâmica populacional de certas espécies, e na determinação da estrutura da comunidade (Sale 1984, Smith & Houston 1986, Dickie *et al.* 1987, Tonn *et al.* 1990).

Se processos no nível de paisagem afetam a persistência de populações, então esses processos também têm um efeito sobre a estrutura local de comunidades. Assim, generalizações sobre tipos potenciais de processos que possam ocorrer nas paisagens, podem ajudar em predições sobre como as populações e as comunidades variarão em grandes áreas.

AS FLORESTAS ABERTAS COM BAMBU NO SUDOESTE DA AMAZÔNIA

A vegetação na região sudoeste da bacia Amazônica é caracterizada pela ocorrência de florestas de transição entre a Amazônia e áreas extra-amazônicas (Prance 1989), predominando nesse cenário, a Floresta Ombrófila Aberta (IBGE 1997). Esta tipologia florestal é marcada pela abundância de palmeiras, cipós ou bambus no dossel normalmente aberto, o que permite o reconhecimento de *facies* desta floresta (Veloso *et al.* 1991).

As florestas abertas com bambu do gênero *Guadua* -- "Pacales" no Peru e "Tabocais" no Acre -- são incomuns na Amazônia, mas no sudoeste da bacia, cobrem áreas extensas, sendo uma das poucas formações florestais amazônicas reconhecidas facilmente a partir de imagens do sensor orbital Landsat Thematic Mapper (Bandas 3, 4 e 5). As manchas de floresta com bambu possuem de 10 a 10⁴ km² (I.F. Brown e B.W. Nelson, comunicação pessoal) e sua identificação é possível pois a densa folhagem do bambu reflete o infra-vermelho próximo e médio (bandas 4 e 5) mais que outras espécies (Nelson 1994).

Através dos dados espectrais de 15 cenas contíguas de imagens de satélite entre 7-11° latitude S e 66-74° longitude W, Nelson (1994) calculou em 121.000 km² a área ocupada pela floresta com bambu no sudoeste da Amazônia. Análises de imagens

adicionais (B.W. Nelson, R. Kalliola, dados não publicados) estimaram em 180.000 km² a área coberta por este tipo de floresta no Brasil, Peru e Bolívia (Figura 1).

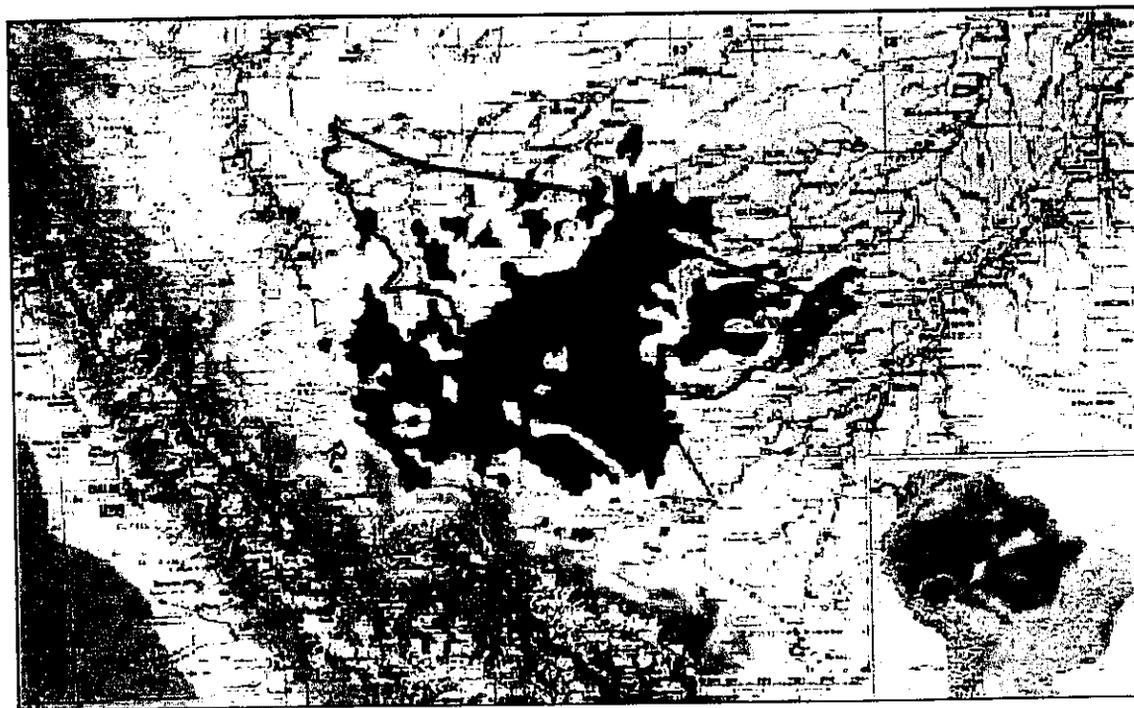


Figura 1 - Distribuição da floresta aberta com bambu no sudoeste da Amazônia. Mapa produzido a partir da interpretação visual de imagens Landsat TM falsa-cor (bandas 3, 4 e 5), por B.W. Nelson com imagens do INPE (Brasil) e por R. Kalliola, utilizando imagens do INRENA (Peru). Fonte: Oliveira (2000).

Dentro das onze tipologias florestais identificadas no Acre, o bambu ocorre em cinco (Governo do Estado do Acre 2000). A floresta com bambu dominando, a floresta com bambu mais floresta com palmeiras, a floresta com bambu mais floresta densa e a floresta com bambu em área aluvial, representam 38% da cobertura florestal do Acre. A floresta com palmeiras mais floresta com bambu representa 21% da vegetação.

As primeiras observações sobre a fisionomia da floresta com bambu foram efetuadas por Huber (1906), durante viagem exploratória ao alto Solimões e principais afluentes. No Rio Purus, próximo à foz do Rio Acre, o naturalista Jacques Huber, descreveu: “*Quand on remonte le Haut Purus, en amont de l’embouchure de l’Acre, on rencontre une Bambusée sociale, de tiges très épineuses et de feuilles assez larges, bien moins imposante que le Guadua superba, mais non moins importante quant à son rôle physiologique et phytogéographique*”.

A floresta com bambu é um ambiente inóspito, mas não uma limitação séria para as populações tradicionais (seringueiros e índios) que exploram a seringueira (*Hevea* spp.) e a castanheira (*Bertholletia excelsa*). O conhecimento popular indica que o látex das seringueiras nessas florestas apresentam uma melhor qualidade que o látex das seringueiras presente em floresta densa (F. Portela, comunicação pessoal), e o cultivo de lavouras brancas (mandioca, milho e feijão) é favorecido quando efetuado em roçados preparados em áreas de florestas de bambu (C. Mendes e F.L. Kaxinawá, comunicação pessoal).

As espécies do gênero *Guadua* são arborescentes, em geral apresentam espinhos nos colmos e ramos, e assim como outros bambus, são semelparas (um único evento de reprodução sexuada) e monocárpicas (morrem após esse evento). *Guadua* é um dos gêneros de bambu com maior amplitude de distribuição no novo mundo (Londoño & Peterson 1991), e a maioria das 33 espécies ocorre no México, América Central e na América do Sul, com exceção do Chile, em savanas, cerrados e florestas de galeria, florestas montanas baixas e florestas tropicais de terras baixas (Clark 1995).

No Acre, *Guadua weberbaueri* Pilger e *G. sarcocarpa* Londoño & Peterson apresentam uma distribuição ampla, ocorrendo freqüentemente nos interflúvios tabulares. *G. superba* Huber restringe-se às florestas temporariamente alagadas ou à áreas de drenagem deficiente, enquanto *G. angustifolia* Kunth apresenta uma distribuição mais restrita.

Guadua weberbaueri Pilger é uma espécie de bambu que ocorre a 1.500 m de altitude na cordilheira dos Andes (Clark 1995), desce o piemonte na região de Pucalpa ao norte até Puerto Maldonado mais ao sul, no Peru, penetrando em território brasileiro através dos interflúvios colinosos das terras baixas no Acre, ocupando grandes clareiras e dominando o dossel das florestas. Esta espécie tem um ciclo de vida estimado entre 29-32 anos (Silveira 1999), após o qual floresce e morre, depositando toneladas de material morto no solo em um espaço de tempo curto (Torezan & Silveira 2000). O ciclo de vida do bambu pode afetar o funcionamento do sistema, já que a deposição do material morto provavelmente tem implicações sobre a produtividade primária, fluxo de energia, decomposição, ciclagem de nutrientes e a microbiota do solo (G. Andrade comunicação pessoal), sendo um elemento oportuno para análises de relações espécie-ecossistema (Grimm 1995).

A FLORESTA COM BAMBU E A QUESTÃO DAS ESCALAS

Crescimento clonal e crescimento, recrutamento e mortalidade de colmos: indivíduos, populações e mecanismos associados

A área de distribuição da floresta com bambu, a reprodução vegetativa através de rizomas determinando o crescimento horizontal e o hábito semi-escandente de *Guadua weberbaueri*, conduzem à interpretação de um comportamento colonizador agressivo. Provavelmente a dominância desta espécie está associada com vantagens competitivas advindas das características da estrutura clonal e da estratégia de crescimento vegetativo da planta.

Em áreas perturbadas por corte raso, Smith (2000) verificou que *G. weberbaueri* é favorecida durante a re-colonização, apresentando taxas de acúmulo bruto de biomassa e de recuperação de biomassa pré-corte, superiores a outras espécies, sugerindo que o bambu é favorecido por perturbações similares, como por exemplo, o fogo rasteiro.

Espaço é um recurso importante para as plantas e os padrões de crescimento modular podem ser considerados os meios pelos quais ele é ocupado. No caso das plantas clonais, o processo de crescimento modular promove o movimento da planta, e este movimento está relacionado com as taxas de nascimento e morte de seus módulos (Harper 1985). O rizoma é o principal órgão de propagação vegetativa de *G. weberbaueri*, e o estudo dos mecanismos de desenvolvimento do sistema rizomático podem auxiliar na compreensão do seu sucesso funcional. Como uma planta clonal, espera-se que *G. weberbaueri* apresente uma grande capacidade de exploração e armazenamento, e provavelmente uma rápida mobilização de recursos (Kauffman 1991).

A interpretação da dinâmica populacional de uma planta clonal requer o conhecimento da identidade dos indivíduos genéticos dentro das populações e do número de seus módulos (Harper 1985), e da duração das relações fisiológicas intra-clonais (Cook 1985). No entanto, quando as conexões entre os módulos subterrâneos são extensas, as distinções nem sempre são possíveis devido às dificuldades operacionais, limitando a realização de estudos populacionais nesta escala. Harper & Bell (1979) argumentam que o estudo da dinâmica de módulos também é um componente essencial na descrição da ecologia populacional de plantas clonais, independentemente da distinção entre ligações estruturais e fisiológicas entre módulos.

A estrutura organizacional do sistema subterrâneo rizomático associada com uma estratégia de crescimento vegetativo, e a forma como a planta aloca biomassa serão foco dos estudos na escala de indivíduo, enquanto o crescimento, recrutamento e mortalidade de colmos de *G. weberbaueri* serão alvos dos estudos na escala populacional.

Estrutura, dinâmica e padrões temporais e espaciais da floresta com bambu: comunidade, paisagem e padrões associados

As espécies de Bambusoideae, geralmente são adaptadas a invadir áreas perturbadas (Burman & Filgueiras 1993), alterando a dinâmica das populações e a estrutura da comunidade invadida e a dinâmica florestal (Veblen 1982, Kiyoshi *et al.* 1996).

Próximo à divisa do Acre com o Amazonas, Oliveira (2000) verificou que a floresta com bambu (*G. weberbaueri*) apresentou uma maior densidade de árvores com diâmetro superior à 15 cm, e uma perda de 30% na biomassa viva acima do solo, em relação a floresta sem bambu. Além de afetar a estrutura da floresta, o bambu afeta a diversidade arbórea. Em uma floresta aberta em Rondônia, onde *Guadua superba* foi a terceira espécie mais densa e uma das 10 espécies mais importantes, Maciel & Lisboa (1989) amostraram em 1 ha, 90 espécies arbóreas, uma das menores riquezas já registradas na Amazônia. O hábito semi-escandente agressivo permite que *G. weberbaueri* cresça sobre as árvores pequenas do subosque, alcançando a copa das árvores do dossel, quebrando ou matando-as (Silveira 1999). Neste caso, tanto a mortalidade de árvores como a dinâmica da floresta podem ser mais intensas em relação a outras florestas amazônicas.

A dominância do bambu sobre a floresta estende-se por dezenas ou centenas de quilômetros quadrados, sendo as manchas detectadas facilmente através das imagens de satélite. As bandas 3, 4 e 5 estão bem posicionadas no espectro eletromagnético para detecção de florestas secundárias recentes, florestas primárias e vegetação não fotossintética (Nelson & Irmão 1998). A repetição sistemática do padrão de ocupação de clareiras pelo bambu confere uma relativa uniformidade no espectro da composição, sendo possível através das variações na radiância espectral das imagens, distinguir entre manchas de floresta com bambu e sem bambu e manchas de floresta com bambu vivo e com bambu morto (Nelson 1994). Desta forma, as imagens de satélite são úteis na identificação de

padrões espaciais e temporais da floresta com bambu, podendo ajudar na identificação de agentes promotores das mudanças, mesmo quando estes atuam em escalas mais finas.

Enquanto a escala de paisagem é importante para a descrição de padrões espaciais relacionados com o controle da distribuição das manchas de floresta com bambu e de padrões temporais relacionados com a mortalidade maciça do bambu, a escala de comunidade é adequada para o conhecimento de mecanismos relacionados aos efeitos do bambu sobre as características da comunidade (estrutura e dinâmica). A escala populacional é importante pois dela emergem informações sobre o crescimento e a dinâmica de colmos, aspectos fundamentais para o entendimento dos efeitos do bambu sobre a comunidade associada. Atributos biológicos que determinam a ocupação do espaço, com reflexos sobre a biologia populacional da espécie, emergem do conhecimento da estrutura da planta -- neste caso, do sistema rizomático -- e da estratégia de crescimento clonal, exploradas na escala individual.

Considerando a importância da escala para o entendimento de padrões e processos, este trabalho tem por objetivos: i) descrever na escala individual, a estrutura do sistema subterrâneo rizomático, a estratégia de crescimento vegetativo e a forma como *G. weberbaueri* aloca biomassa aérea e subterrânea (Capítulo 2); ii) avaliar na escala populacional, os efeitos da sazonalidade sobre a taxa de crescimento vertical (alongamento dos colmos) e calcular as taxas de natalidade e mortalidade de colmos de *G. weberbaueri* (Capítulo 3); iii) investigar na escala de comunidade, os efeitos de *G. weberbaueri* sobre a estrutura da floresta e a dinâmica de mortalidade (Capítulo 4); iv) identificar padrões espaciais e temporais da floresta com bambu, na escala de paisagem, buscando relacioná-los com fatores físicos ou biológicos (Capítulo 5); e v) integrar as informações provenientes das diferentes escalas em um modelo ecológico conceitual, mostrando como padrões detectados em escalas largas são resultados de mecanismos operando em escalas mais finas (Capítulo 6).

CAPÍTULO 2

Estrutura do sistema rizomático, crescimento vegetativo e alocação de biomassa em *Guadua weberbaueri*

INTRODUÇÃO

Uma espécie clonal possui, ao menos parcialmente, a potencialidade de crescer indefinidamente através da ramificação horizontal. Isso, potencialmente, leva à produção de plantas novas através da propagação vegetativa (van Groenendael *et al.* 1996). Além de prolongar a longevidade dos indivíduos, o crescimento clonal lhes permite escapar das limitações biomecânicas (por exemplo restrição ao tamanho que uma planta pode atingir) e explorar o ambiente (Watkinson & White 1986).

Dentre as espécies clonais, alguns bambus tem a capacidade de invadir áreas perturbadas, natural ou antropicamente (Stern *et al.* 1999). Isso provoca alterações na dinâmica florestal em muitos ecossistemas (Tanaka 1988, Clark 1990, Horn 1990, Burman & Filgueiras 1993, Widmer 1997, 1998), o que afeta especialmente a regeneração das espécies arbóreas (Veblen *et al.* 1980, Veblen 1982, Taylor & Qin 1988a, b, 1992, Kiyoshi *et al.* 1996).

Guadua weberbaueri Pilger é um bambu arborescente que pode atingir o dossel florestal (20-25 m de altura); ele é ereto na base e curvado no ápice, com distribuição ampla no sudoeste da Amazônia (Londoño 1992). Esta espécie tem um "crescimento oportunista", que lhe permite ocupar as clareiras entre as árvores, atingir o dossel e formar uma trama quase impenetrável de colmos com espinhos no subosque.

A forma e o tamanho de um organismo modular é determinado pela iteração de módulos (nascimento e morte de módulos). O estudo da dinâmica populacional de uma planta clonal requer o conhecimento da identidade dos indivíduos genéticos e dos módulos que o compõem (Harper 1985) e a extensão e duração das relações fisiológicas intra-clonais (Cook 1985). Quando as plantas já estão estabelecidas no campo, isso só é possível através do estudo do sistema subterrâneo da planta. Em algumas espécies clonais as conexões entre módulos são efêmeras (Adachi *et al.* 1996), mas elas são duradouras em *Guadua weberbaueri* o que permite estudar o arranjo espacial dos módulos subterrâneos através de escavações no campo.

ESTRUTURA DE PLANTAS CLONAIS, ESTRATÉGIAS DE DESENVOLVIMENTO E REGULAÇÃO

A produção repetitiva (iteração) de unidades modulares não reprodutivas, ou unidades de construção, que sejam morfológicamente semelhantes, caracteriza o crescimento de plantas clonais. À estas unidades modulares cunhou-se o termo "ramet" (Harper 1977). Os ramets permanecem interligados à planta parental durante seu desenvolvimento, e uma vez estabelecidos, podem formar novos indivíduos se separados uns dos outros por processos naturais ou injúrias. Em contraposição, o conjunto de módulos originados dos tecidos de um mesmo zigoto ou vindo de semente não apomítica é denominado "genet" (Kays & Harper 1974).

Os ramets adquirem recursos do meio, pois realizam a fotossíntese, absorvem água e nutrientes, e contém todos os órgãos necessários para uma sobrevivência independente (Callaghan *et al.* 1992). São conectados por caules plagiotrópicos modificados (rizomas ou estolões cujo desenvolvimento não é necessariamente horizontal), chamados "espaçadores" (Bell 1984), que permitem o transporte de água, nutrientes e assimilados entre ramets (Pitelka & Ashmun 1985). Os rizomas crescem sobre ou abaixo da superfície do solo, são mais longevos e tem maior capacidade de estocar reservas que os estolões, os quais usualmente são aéreos, apoiam-se sobre a vegetação e apenas ocasionalmente fazem contato com o substrato (Hutchings & Moggie 1990).

Muitas vezes a plasticidade morfológica das plantas clonais lhes permite responder à heterogeneidade da distribuição espacial e temporal dos recursos ou às variações nas condições ambientais, tanto bióticas quanto abióticas (e.g., Pitelka & Ashmun 1985, Hutchings & Slade 1988, Callaghan *et al.* 1992, Hutchings & de Kroon 1994, Dong 1995, Dong & Pierdominici 1995). A plasticidade se manifesta através das mudanças no comprimento dos entre-nós e pecíolos, na presença ou não de ramificação e na alocação de biomassa para as partes subterrâneas e aéreas da plantas (Stuefer 1996). Isso altera a arquitetura do clone o que aumenta a possibilidade de capturar recursos (Casper & Jackson 1997) e afeta a eficiência de ocupação do espaço modificando atributos como: mobilidade, persistência, dispersão, desenvolvimento e reprodução (Hutchings & Moggie 1990).

A proliferação de ramets aumenta a área de ocupação do clone e tem sido interpretada como um hábito "forrageador" destas plantas (Slade & Hutchings 1987 a, b, Hutchings & de Kroon 1994, de Kroon & Hutchings 1995). A distância entre os ramets "mãe" e "filho" e a

existência de “espaçadores” (meristemas laterais que originarão novos rizomas), são parâmetros críticos do comportamento forrageador de uma planta clonal (de Kroon & Hutchings 1995).

A longevidade e o comprimento das conexões entre ramets variam, gerando dois extremos de um contínuo de formas de crescimento clonal: fragmentado versus compactado. Quando a distribuição dos módulos é espaçada e as conexões longas, a planta apresenta um comportamento fugitivo e oportunista, lembrando uma força armada em movimento constante, que desaparece de certas áreas e penetra em outras. Essa forma de crescimento é chamada de “guerrilheira”. Se as conexões são curtas e a distribuição dos módulos compacta, a planta expande-se lentamente, permanecendo na área ocupada por longos períodos, limitando a penetração de plantas vizinhas, sendo sua forma de crescimento chamada de “falangeal”, em referência às unidades dos exércitos grego e romano (Lovett Doust 1981, Lovett Doust & Lovett Doust 1981).

O balanço entre hormônios derivados da raiz e do broto, a densidade de fluxo de fótons, a relação entre o vermelho e o vermelho extremo, a disponibilidade de nutrientes e a integração fisiológica são fatores determinantes da forma de crescimento clonal e da morfologia de espécies com caules plagiotrópicos (Deregibus *et al.* 1985, Marshall 1990, Hutchings & Mogie 1990, Hutchings & de Kroon 1994). Tanto acima como abaixo do solo, a forma de uma planta é um produto da atividade diferencial dos meristemas, que é controlada pelo balanço das substâncias de crescimento (Hutchings & Mogie 1990). As auxinas são produzidas nos meristemas de brotos e folhas, impõem dominância apical do broto, inibem a atividade de meristemas laterais no caule e promovem a ramificação no sistema radicular. As citocininas são sintetizadas primariamente na raiz, promovem a dominância apical no sistema radicular e estimulam a ramificação do broto. As giberelinas são sintetizadas nos brotos e raízes, promovem o desenvolvimento do caule principal e estimulam o crescimento lateral de gemas (Hutchings & de Kroon 1994). Shein & Jackson (1972) sugeriram que o balanço hormonal pode ser modificado pela disponibilidade de água e nutrientes, regime de luz e idade da planta.

Diversos estudos investigaram as respostas plásticas das plantas clonais aos efeitos da quantidade e qualidade espectral da luz, e da disponibilidade de nutrientes. Slade & Hutchings (1987b) registraram um aumento no comprimento dos entre-nós e uma diminuição na ramificação dos estolões de *Glechoma hederacea*, quando as plantas cresceram em baixa disponibilidade de luz. A baixa densidade de fluxo de fóton fotossintético (DFFF) e a baixa

relação entre o vermelho e o vermelho extremo, promoveram uma diminuição na ramificação (produção de ramets) e um aumento no comprimento dos pecíolos de *Trifolium repens* (Solangaarachchi & Harper 1987). Sob condições similares, Méthy *et al.* (1990) observaram que *Eichornia crassipes* reduziu a produção de ramets e aumentou a partição para o crescimento do ramet mais “velho”. Plantas de *Lamium galeobdolon* crescendo em um gradiente de alta para baixa intensidade luminosa, apresentaram um aumento no comprimento dos entre-nós (Dong 1993). Dong & Pierdominici (1995) mostraram que os rizomas de *Holcus mollis*, os estolões de *Agrostis stolonifera* e os rizomas e estolões de *Cynodon dactylon*, todas gramíneas, ramificaram intensamente sob níveis altos de luminosidade. Quando os níveis de luz foram baixos, os estolões de *C. dactylon* desenvolveram entre-nós mais longos e os rizomas não responderam significativamente. Na sombra, *Trifolium fragiferum* apresentou um aumento de 75% no comprimento dos entre-nós, comparado com as plantas crescendo sob condições luminosas altas (Huber & Wiggerman 1997). *Potentilla reptans* produziu uma quantidade menor de ramos que plantas crescendo em plena luz (Huber & Stuefer 1997). Verburg & During (1998) verificaram que o número de rizomas em *Circaea lutetiana* está positivamente relacionado com a disponibilidade de luz. Mudanças na composição espectral influenciaram os processos de desenvolvimento e a morfogênese de *Potentilla anserina* e *P. repens*, apresentando maior efeito sobre o tamanho das estruturas modulares (folhas e ramets), ao mesmo tempo que mudanças na quantidade da luz afetaram principalmente o crescimento e a reprodução (Stuefer & Huber 1998).

Sob níveis altos de nutrientes, os ramets de *Glechoma hederacea* apresentaram uma diminuição no comprimento dos entre-nós e um aumento na ramificação do estolão e na produção de ramets, indicando uma estratégia de consolidação da ocupação do habitat. Ramets que crescem sob níveis baixos de nutrientes mostraram um aumento no comprimento dos entre-nós e uma redução na ramificação do estolão, indicando forrageamento intenso (Slade & Hutchings 1987b). *Lycopodium annotinum* (Svensson & Callaghan 1988) e *Trifolium repens* (Solangaarachchi & Harper 1987), também mostraram um aumento na ramificação frente à disponibilidade de nutrientes.

Outra característica que determina a performance de uma planta clonal, é a longevidade da conexão funcional, ou seja, a integração fisiológica entre ramet “mãe e filho”. Em muitas plantas clonais, as conexões entre ramets permanecem intactas por longos períodos, conferindo maior longevidade ao genet e promovendo a ocupação de áreas, através do suprimento “materno” de recursos aos ramets “filhos” e do aumento da habilidade competitiva

de ramets em relação às plantas vizinhas (Briske & Butler 1989, Hartnett & Bazzaz 1985a). Esse suporte mútuo entre ramets fisiologicamente integrados pode ser um meio efetivo de "liberar" uma planta clonal dos locais desfavoráveis (Stuefer *et al.* 1994). O compartilhamento de recursos é vantajoso quando as plantas clonais estão crescendo em ambiente heterogêneo, pois permite uma redistribuição interna dos recursos adquiridos pelos ramets que crescem nos locais favoráveis do ambiente (Stuefer & Hutchings 1994, Stuefer 1996). Slade & Hutchings (1987c) verificaram que os ramets jovens de *Glechoma hederacea*, quando sob condições desfavoráveis (sombreamento e escassez de nutrientes) são supridos por ramets mais velhos que estejam crescendo sob condições favoráveis (não sombreada e rica em nutrientes), evidenciando translocação acropetalar de recursos (de ramets "velhos" para "jovens"). Nenhum suporte de translocação basipetalar (de ramets "jovens" para mais "velhos") foi encontrado nesse experimento, embora os autores sugiram que ramets jovens crescendo sob condições favoráveis, suportem ramets previamente estabelecidos quando em condições desfavoráveis.

Este estudo teve os seguintes objetivos: i) descrever a morfologia de *Guadua weberbaueri*, realçando a estrutura do sistema rizomático de plantas que sabidamente se originaram de sementes; ii) investigar o desenvolvimento das plantas e seu crescimento horizontal a partir de parâmetros estruturais do sistema rizomático e da taxa cumulativa de crescimento; e iii) quantificar a alocação de biomassa entre as partes subterrânea e aérea da planta, e a taxa cumulativa à partir da ordem cronológica dos ramets.

MATERIAL E MÉTODOS

Área de estudos

A Reserva Florestal Humaitá da Universidade Federal do Acre (9° 45' 1,9" S 67° 40' 18,8" W) possui uma área de 2.000 ha e está localizada cerca de 33 km de Rio Branco, no município de Porto Acre. O relevo na área é suave-ondulado e cortado por igarapés estreitos e profundos que alagam as regiões mais baixas do terreno durante o período chuvoso. A vegetação predominante é a Floresta Tropical Aberta em baixos platôs (Governo do Estado do Acre 2000), mas existem áreas cobertas por floresta densa e floresta de várzea.

A unidade morfoestrutural onde está situada a área é representada pela Depressão Amazônica com feição geomorfológica colinosa (relevos de topo pouco convexo), talhada em

sedimentos da Formação Solimões, onde a dimensão horizontal das colinas está em torno de 250 m, com vales apresentando aprofundamento de drenagem que varia de muito fraco a fraco. As florestas abertas com palmeiras, bambu e cipós desenvolvem-se sobre os Argissolos dessa Formação, antigamente chamados de Podzólicos (Governo do Estado do Acre 2000).

A precipitação pluviométrica média anual na região varia entre 2.000-2.100 mm, sendo o período de janeiro à março o mais chuvoso, e o de junho à agosto o mais seco. Durante o período mais seco, o avanço de frentes polares pela planície do Chaco até a Amazônia Ocidental, causa o fenômeno das “friagens”, quando a temperatura decresce em poucas horas e atinge 10°C, que dura de três a cinco dias (Governo do Estado do Acre 2000).

Estrutura clonal e biomassa

As incertezas sobre o período de florescimento dos bambus e a necessidade de observações de longo prazo, dificultam a documentação e a descrição dos processos de desenvolvimento das plântulas e dos clones (Makita 1992). Assim como em outras áreas do leste do Acre, as populações de *Guadua weberbaueri* na reserva floresceram, produziram sementes e morreram entre 1991-92. As plântulas são abundantes em toda área de domínio da floresta com bambu, exceto nas porções mais baixas do terreno, ao longo dos igarapés e em floresta secundária, onde existem clones mais desenvolvidos, reconhecidos pela presença de colmos com diâmetro maior.

Para descrever a estrutura do sistema rizomático subterrâneo e inferir sobre a estratégia de crescimento vegetativo de *Guadua weberbaueri*, cinco clones foram escavados de maneira arqueológica em dezembro de 1999. Os clones estavam em diferentes estágios de desenvolvimento. A camada superficial de solo foi removida cuidadosamente até a exposição do rizoma. A escavação foi feita em ordem progressiva, ou seja, à partir de um broto que seguramente foi produzido naquele ano (ausência de ramos e folhas), em direção aos ramets mais antigos. Portanto, a escavação seguiu a direção inversa à construção modular, até que um pequeno rizoma sólido, o módulo “inicial”, fosse encontrado.

Os módulos formados pelo rizoma com corpo desenvolvido e colmo vivo ou morto foram considerados neste trabalho como ramets, enquanto os rizomas em desenvolvimento, sem o corpo formado, foram chamados de “pescoço” do rizoma (espaçadores, *sensu* Bell 1994).

Após a exibição da estrutura subterrânea, a área ocupada pelos clones foi dividida em quadrats de 1 m² e os ramets vivos, mortos, vestigiais e os “pescoços” dos rizomas foram mapeados. Os ramets foram ordenados em ordens de ramets numeradas seqüencialmente à partir do ramet vestigial localizado no “ponto inicial” da construção clonal. As ramificações (novos rizomas) de cada ordem foram identificadas por meio de uma seqüência alfa-numérica. Em seguida, o comprimento total dos rizomas (do ponto de conexão com o rizoma parental até o ramet “filho”) e dos “pescoços”, e o diâmetro basal e comprimento dos colmos vivos foram medidos. Em cada clone foram contados: o número de ramets, ramificações e de “pescoço” por ordem, presença ou ausência de colmo e estado físico (vivo ou morto).

A estrutura dos clones foi avaliada através de correlações entre parâmetros relacionados ao crescimento: número de ordens, ramets, ramificações e “pescoços”; comprimento total do clone (somatório do comprimento dos rizomas e “pescoços” em desenvolvimento) e dos “pescoços”.

Após a escavação o material fresco foi limpo, pesado em balanças Pesola, e seco em estufa elétrica a 70°C, até peso constante, por pelo menos 48 horas, no Parque Zoobotânico da Universidade Federal do Acre. Em quatro dos cinco clones, obteve-se a alocação de biomassa para as partes subterrânea (rizomas e “pescoço”) e aérea (colmos, ramos e folhas). As raízes adventícias produzidas pelas gemas dos nós do rizoma são profundas e quebram-se facilmente, portanto sua massa foi adicionada à massa do rizoma e do “pescoço” em desenvolvimento. A taxa cumulativa de biomassa nos clones, foi efetuada para cada ordem de ramets, incluindo a massa dos “pescoços” dos rizomas em desenvolvimento.

RESULTADOS E DISCUSSÃO

Morfologia de *Guadua weberbaueri*

Guadua weberbaueri é um bambu lenhoso, arborescente e espinhoso. A espécie apresenta uma estrutura vegetativa modular composta de rizomas, brotos aéreos sem ramos e folhas, e colmos com ramos e folhas.

Este bambu possui um sistema subterrâneo rizomático extensivo, persistente e ramificado, que cresce horizontalmente próximo à superfície do solo (em torno de 20 cm de profundidade), podendo atingir profundidades maiores ou até mesmo emergir à superfície, ao desviar de obstáculos como raízes grandes. Por ser curto, grosso, curvado, achatado

dorsiventralmente, o rizoma é classificado como paquimorfo (Londoño 1992)(Figura 2a). Cada rizoma está conectado a um rizoma predecessor através de um “pescoço” esguio, curto ou longo, produzido pelas gemas meristemáticas localizadas nos entre-nós das laterais do corpo do rizoma, e cresce entre 0-90° em relação ao corpo do rizoma do ramet “mãe” (Figura 2b). O “pescoço” é envolvido por folhas imbricadas e pontiagudas no ápice (Figura 2c) o que provavelmente auxilia sua penetração no solo e protege os meristemas apicais (Londoño 1992).

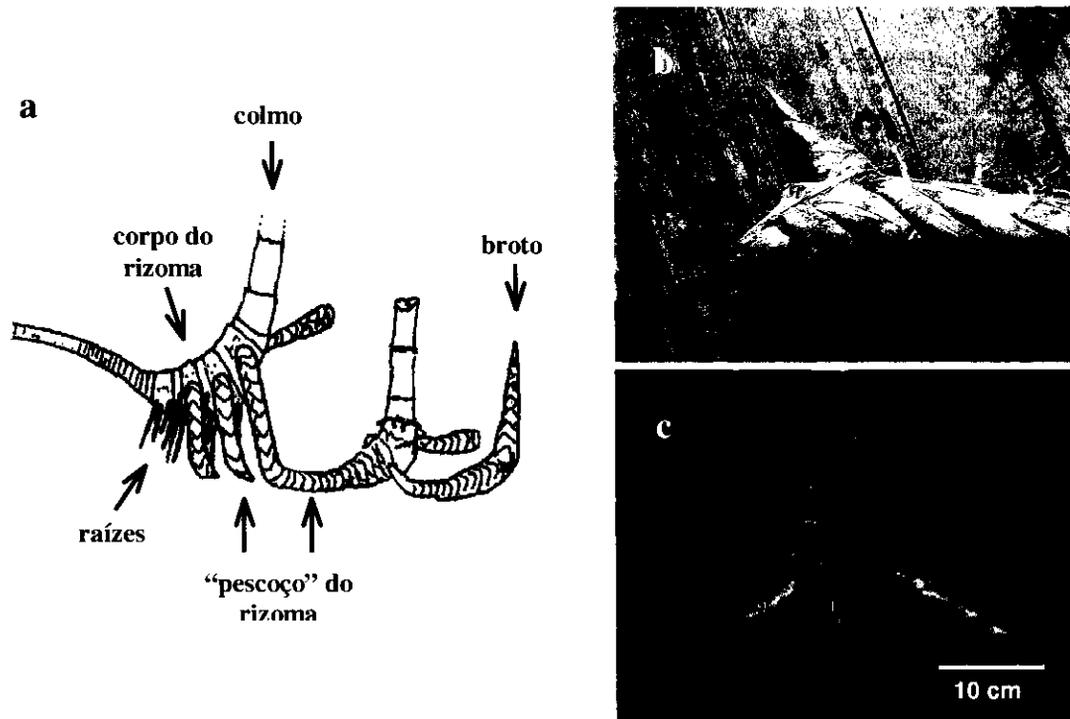


Figura 2 - Morfologia do rizoma de *Guadua weberbaueri*: a) diagrama do rizoma, “pescoço” do rizoma, colmo e raízes adventícias, b) corpo do rizoma em desenvolvimento e formação do “pescoço” do novo rizoma; c) vista frontal do corpo do rizoma com dois “pescoços”.

Os colmos são ocos, eretos na base, curvados no ápice e emergem do colo do colmo, localizado na porção apical do corpo do rizoma. O desenvolvimento inicial do broto é marcado pela ausência de ramos e folhas (Figura 3a). Comumente, uma folha caulinar decídua (bainha) emerge do nó; esta folha protege cinco gemas com desenvolvimento inicial intravaginal (Figura 3b). As duas gemas laterais superiores originam ramos curtos e finos com poucas folhas ou ramos longos e curvados com até 80 cm, repletos de espinhos pequenos. As duas gemas laterais inferiores originam espinhos com até 10 cm de comprimento (Figura 3c) e a gema frontal, ramos com folhas. Estas características são mais aparentes nas porções do colmo localizadas abaixo do subosque, pois, quando a planta ultrapassa este estrato, o bambu se ramifica e produz folhas.

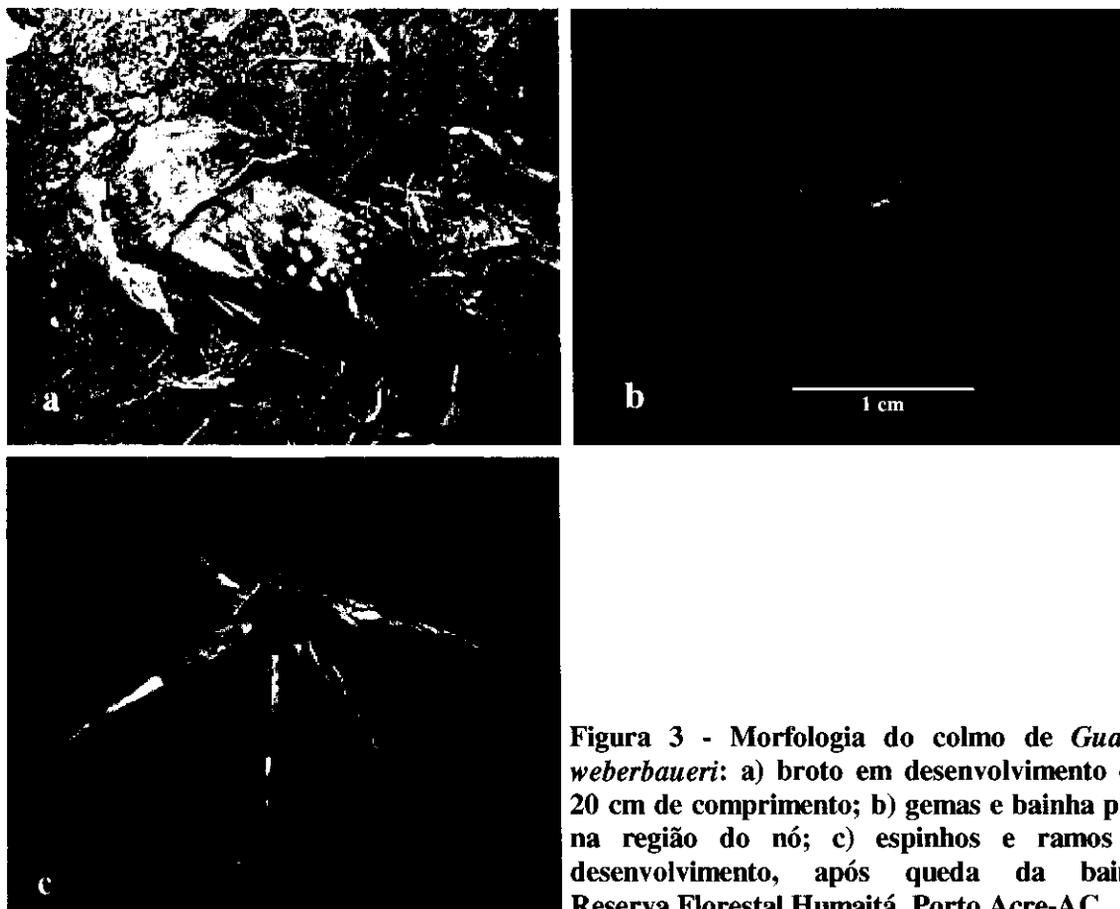


Figura 3 - Morfologia do colmo de *Guadua weberbaueri*: a) broto em desenvolvimento com 20 cm de comprimento; b) gemas e bainha presa na região do nó; c) espinhos e ramos em desenvolvimento, após queda da bainha. Reserva Florestal Humaitá, Porto Acre-AC.

Se sofrem danos físicos, os colmos de *Guadua weberbaueri* rebrotam repetindo o modelo arquitetural dos ramos (crescimento “reiterativo” *sensu* Oldeman 1974, citado por Oldeman 1978). Quando o ápice dos colmos é danificado ou quebrado, um novo ramo é produzido pelas gemas dos nós localizadas na região imediatamente inferior ao dano.

Os espinhos localizados nos nós dos ramos agem como “gavinhas”, que permitem ao bambu escalar emaranhados de cipós e a copa das árvores vizinhas. Em função do peso dos ramos e folhas, o ápice se curva sobre as árvores do subosque, formando um trama densa de colmos (Figura 4a).

Escalando as árvores do subosque, um colmo pode atingir a copa das árvores do dossel até 30 m de altura, originando uma fisionomia com formato que lembra as “torres” da floresta com cipós no Pará (Nelson 1994).

O peso do bambu provoca a ruptura de ramos e da copa, podendo levar à sua queda especialmente nos períodos chuvosos e quando há ventos fortes. As clareiras abertas devido à queda das árvores são rapidamente tomadas pelo bambu (Figura 4b).



Figura 4 – Colmos de *Guadua weberbaueri* a) formando uma malha densa no subosque na ausência de árvores para escalar, Reserva Extrativista Chico Mendes, Xapuri-AC; b) brotos crescendo em uma clareira. Fazenda Experimental Catuaba, Rio Branco-AC.

Estrutura do sistema subterrâneo rizomático

O diagrama apresentado na Figura 5 representa as ordens seqüenciais de ramets dentro de cada clone. O diagrama mostra de forma esquemática a integração morfológica entre os ramets e ilustra o crescimento subterrâneo horizontal de *Guadua weberbaueri*. O detalhe acima à esquerda ilustra o desenvolvimento inicial da plântula do bambu, cujos rizomas e colmos pouco lignificados se decompõem após a mortalidade individual dos ramets. O diagrama ilustra portanto, o desenvolvimento dos clones baseado apenas nos ramets suficientemente lignificados que persistem como registro histórico do crescimento da planta, que pode ser documentado através das ordens seqüenciais de ramets dentro de cada clone.

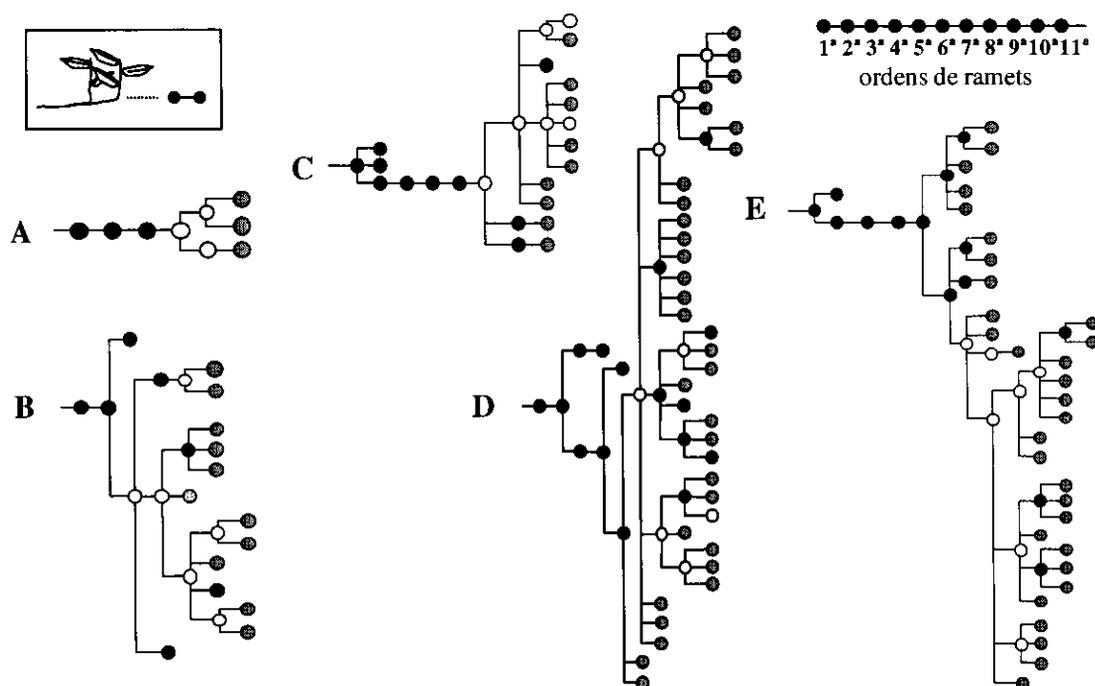


Figura 5 - Diagrama esquemático da estrutura clonal de 5 plantas (genets) de *Guadua weberbaueri*, onde: ● = ramet com parte aérea morta, ○ = ramet com parte aérea viva e, ◉ = "pescoço" do rizoma em desenvolvimento. O diagrama ilustra as ordens seqüenciais de ramets.

Os clones se originaram de cariópses dispersadas durante o evento de florescimento e mortalidade maciça de *Guadua weberbaueri* que ocorreu entre 1991 e 1992, portanto estima-se que a idade dos indivíduos mais "velhos" seja de sete à oito anos.

Os ramets mortos estão concentrados especialmente nas primeiras ordens (Figura 5). Os ramets das ordens mais recentes, mesmo com a parte aérea morta, mantêm "pescoços" em desenvolvimento. No clone C, dois ramets de 7ª ordem, com colmo morto e originados de um ramet com a parte aérea presente, estavam produzindo dois novos "pescoços" de rizoma, no período da escavação. No clone D, um ramet da 7ª ordem com

colmo quebrado, estava produzindo seis “pescoços”; outros dois da 8ª ordem produziam dois “pescoços” cada, e dois novos rizomas estavam sendo produzidos a partir de um ramet em que a parte aérea da 9ª ordem era inexistente (Figura 5).

As conexões entre os módulos são necessárias para o suporte mecânico da planta. Em *Guadua weberbaueri* elas podem ser um indicativo parcial da integração fisiológica entre partes da planta. A integração fisiológica em plantas clonais é responsável pela produção de gemas de desenvolvimento (Hara *et al.* 1993) e translocação de recursos e substâncias de crescimento de uma parte para outra da planta (Alpert 1990b, Marshall 1990, Stuefer & Hutchings 1994, Alpert 1996).

Os “pescoços” produzidos pelos ramets cujas partes aéreas morreram, podem estar recebendo recursos dos próprios rizomas e/ou dos ramets “mãe” vivos, o que possibilita a continuidade da produção de unidades de dispersão da planta. Como apontado na literatura, os ramets que estejam crescendo em locais mais ricos em recursos podem suportar o crescimento de ramets localizados em áreas menos favoráveis (Alpert 1990a). Dessa forma os ramets quando conectados podem explorar e utilizar recursos de forma cooperativa.

Em função da distribuição heterogênea de recursos como luz, nutrientes e água, a existência de conexões vasculares entre ramets pode aumentar a sobrevivência e o crescimento da planta, já que ramets que estejam crescendo sob condições desfavoráveis podem ser supridos com recursos provenientes de ramets crescendo em condições favoráveis (Friedman & Alpert 1991, Alpert 1990a), sugerindo que o transporte de recursos entre ramets é um real benefício para certas espécies clonais. Quando a parte aérea de um ramet de *Guadua weberbaueri* sofre um dano físico e morre, as gemas do rizoma desse ramet continuam ativas e produzindo “pescoços”, sendo uma evidência indireta de translocação de recursos do ramet mais “velho” para o mais “novo” (translocação acropetalar, *sensu* Pitelka & Ashmun 1985).

O desenvolvimento inicial do clone é caracterizado pela presença de ramets pequenos e rizomas que normalmente se ramificam apenas uma vez (Figura 6). Nessa fase do desenvolvimento do indivíduo o rizoma segue um plano de crescimento bem definido, marcado por entre-nós curtos e pela distância curta entre ramets “mãe” e “filho”, que não ultrapassa 30 cm até a 4ª ou 5ª ordens (Figura 7).

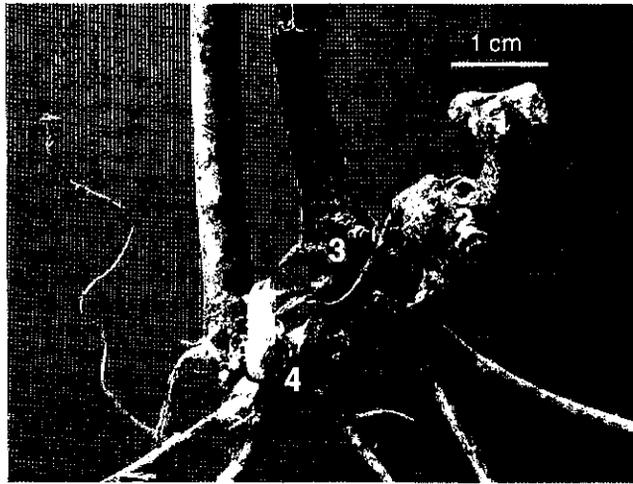


Figura 6 - Fase inicial de desenvolvimento de um clone de *Guadua weberbaueri* onde a seqüência numérica indica as ordens de ramets.

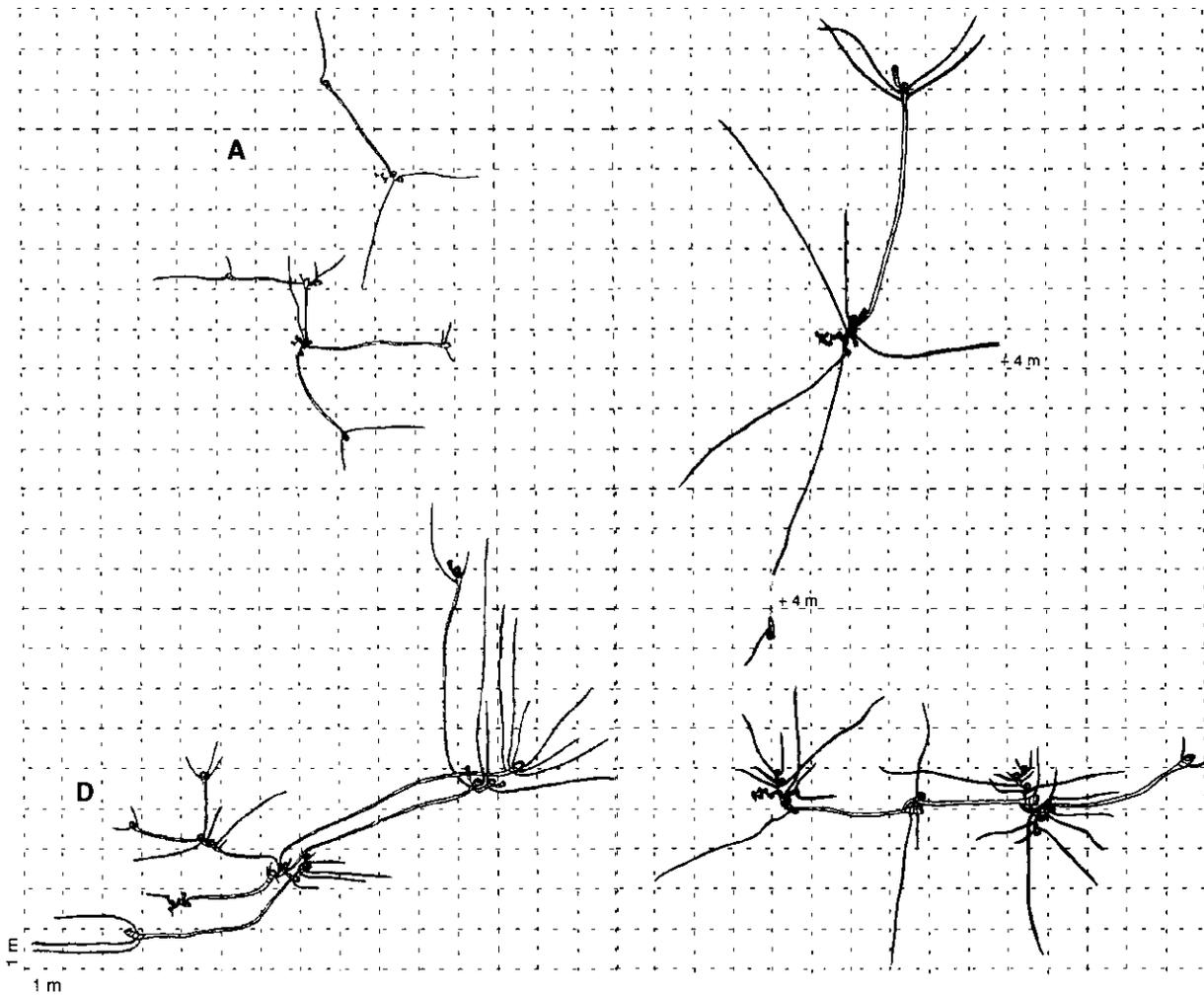


Figura 7 - Diagrama da estrutura do sistema rizomático de clones de *Guadua weberbaueri* escavados em uma floresta com bambu na Reserva Florestal Humaitá, Porto Acre-AC. O grid representa o sistema de quadrats de 1 x 1 m, utilizado para mapear as plantas e seus módulos.

Durante o desenvolvimento da planta as sucessivas ordens de ramets exibem um aumento no tamanho do corpo do rizoma, na altura e diâmetro dos colmos, no número de ramificações (produção de novos rizomas) e na distância entre ramets “mãe” e “filho”. Rizomas maiores produzem um número maior de gemas laterais que podem originar pescoços mais longos (Figura 7) e colmos mais altos e com maior diâmetro.

Os parâmetros utilizados para a descrição da estrutura dos clones são apresentados na Tabela 1.

Tabela 1 - Parâmetros descritivos da estrutura rizomática dos clones de *Guadua weberbaueri*. Os valores entre parênteses indicam a proporção (%) do comprimento total pescoços em relação ao comprimento total do clone.

Parâmetros	Clones				
	A	B	C	D	E
Número de ordens	6	7	9	9	12
Número de ramets	6	14	16	24	21
Número de ramificações	8	23	24	54	52
Número de “pescoços”	3	11	9	31	31
Ramets com colmo morto	3	7	11	16	15
Ramets com colmo vivo	3	7	5	8	6
Comprimento total dos “pescoços” (m)	8,6 (67)	18,1 (57)	31,6 (67)	59,4 (63)	67,1 (73)
Comprimento total do clone (m)	12,6	31,4	46,8	94,8	91,7

A média do número de ordens nos cinco clones estudados foi $8 \pm 2,45$ (média ± 1 desvio padrão); o número médio de ramets foi $16,2 \pm 6,9$ e o número de ramificações $32,2 \pm 20$. Como esperado, o número de ramets e de ramificações aumentou conforme o número de ordens; houve portanto uma correlação positiva entre número de ramets e número de ordens ($R^2=0,73$; $p < 0,05$)(Figura 8) e entre número de ramificações e número de ordens ($R^2=0,92$; $p < 0,05$)(Figura 9).

Os ramets (N=78) produziram em média $2,07 \pm 0,17$ ramificações, sendo 7 o número máximo (apenas uma ocorrência) e 1 o número mais frequente de ramificações (26%) (Figura 10). Ramets não ramificados (mortos ou com gemas meristemáticas dormentes) representaram 15% do total. Os ramets com 2 ou 3 ramificações representaram 42% das ocorrências, e ramets com 4, 5 ou 6 ramificações, 15%. As ramificações desempenham um papel importante na determinação do tamanho dos indivíduos; conseqüentemente, com o aumento no tamanho, cresce a possibilidade de encontrarem áreas mais favoráveis ao desenvolvimento.

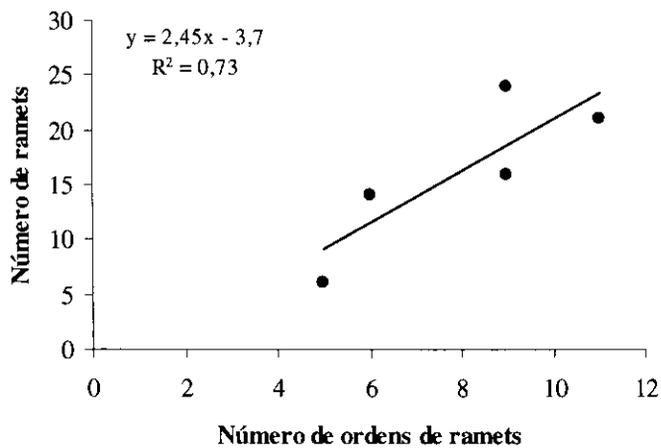


Figura 8 - Correlação entre o número de ordens e de ramets em clones de *Guadua weberbaueri*. Reserva Floresta Humaitá, Porto Acre-AC.

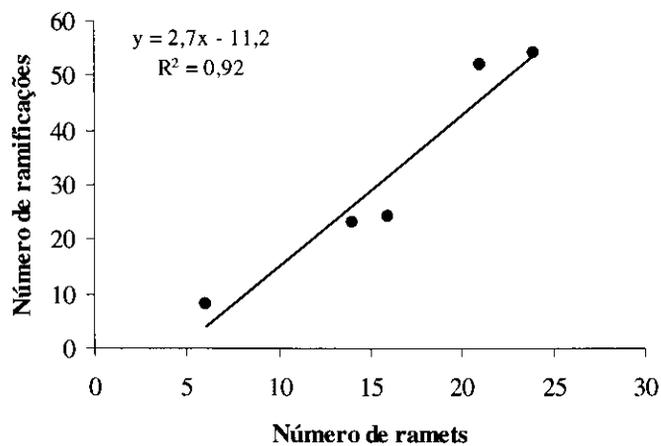


Figura 9 - Correlação entre o número de ramets e o número de ramificações em clones de *Guadua weberbaueri*. Reserva Floresta Humaitá, Porto Acre-AC.

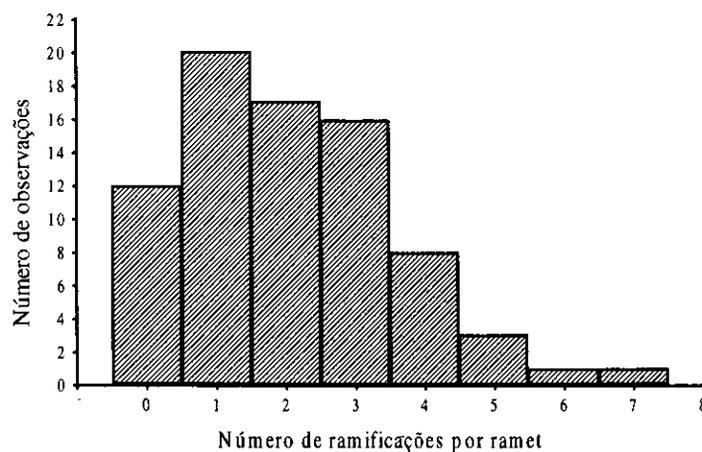


Figura 10 - Distribuição de freqüência do número de ramificações por ramet (N=78 ramets), em clones de *Guadua weberbaueri*. Reserva Floresta Humaitá, Porto Acre-AC.

A ramificação dos rizomas depende de um complexo balanço entre hormônios que são derivados da raiz e do caule; este balanço pode ser modificado por fatores internos e externos, incluindo a disponibilidade de água e nutrientes, o regime de luz e a idade da planta (Bell 1984). A grande capacidade de ramificação dos rizomas de *Guadua weberbaueri* foi verificada em um experimento de corte raso efetuado por Smith (2000). Após 11 meses do corte, a autora registrou um aumento significativo na abundância de colmos e da biomassa de *G. weberbaueri*, quando comparada com as dicotiledôneas e palmeiras.

No estudo aqui apresentado, cerca de 53% das ramificações (N=165) é constituído de “pescoços” de rizomas em desenvolvimento (17 ± 13) (média \pm 1 desvio padrão), que também está positivamente correlacionado ($R^2=0,98$; $p < 0,05$) com o número de ramificações (Figura 11). Quase 53% do número total de ramificações (N=165) são “pescoços” de rizomas em desenvolvimento (17 ± 13) (média \pm 01 desvio padrão), cujo número está positivamente correlacionado ($R^2=0,98$; $p < 0,05$) com o número de ramificações (Figura 11).

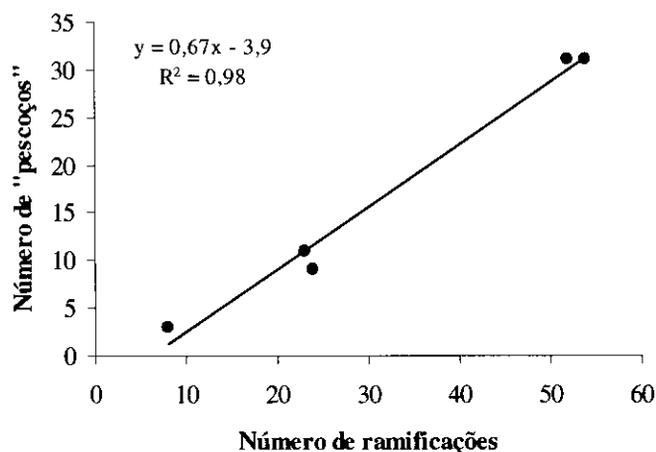


Figura 11 - Correlação entre o número de ramificações e o número de pescoços em clones de *Guadua weberbaueri*. Reserva Floresta Humaitá, Porto Acre-AC.

O número de ramets com colmos mortos aumentou significativamente em função do número de ordens ($R^2=0,84$; $p < 0,05$) (Figura 12) e a relação entre o número de ramets com a parte aérea morta e ramets com a parte aérea viva, variou na proporção de 1:1 no clone A à 2,5:1 no clone D (Tabela 1). Embora se faça necessário aumentar o número de clones estudados para verificar se esse padrão é consistente, estes números apontam para o fato que genets crescendo em condições desfavoráveis, manteriam seus colmos vivos por

mais tempo enquanto naqueles que se encontram sob condições mais favoráveis ao crescimento, os colmos antigos e pequenos são descartados e o investimento da planta passa para colmos novos e mais altos.

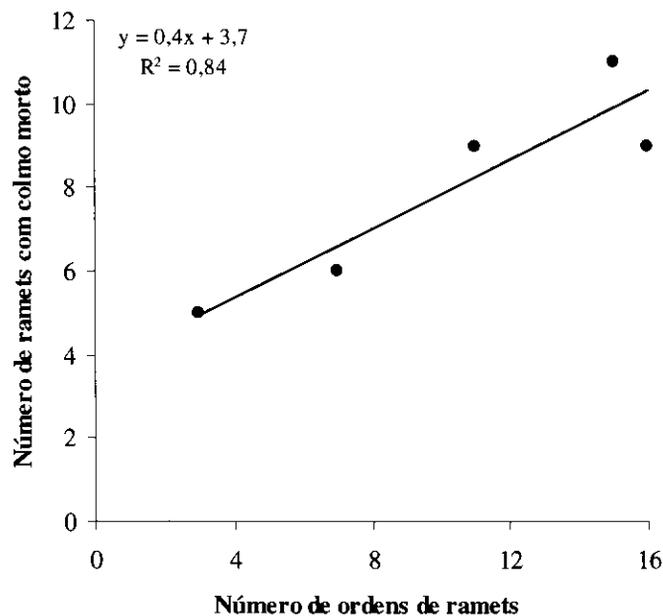


Figura 12 - Correlação entre o número de ordens de ramets e o número de ramets com colmo morto em clones de *Guadua weberbaueri*. Reserva Floresta Humaitá, Porto Acre-AC.

A distância entre ramets “mãe” e ramets “filho” aumentou ao longo das ordens nos clones A e B até a 5ª ordem, e nos clones C, D e E até a 7ª ordem (Figura 13). A diminuição da distância entre os ramets nas ordens mais recentes foi apenas aparente pois os ramets dessas ordens apresentaram grande quantidade de rizomas em desenvolvimento (muitos deles com “pescoço” longo), cuja extensão não foi incluída neste cálculo por não se tratar de ramets “filho”.

A variação do comprimento das conexões entre ramets retrata a estratégia de crescimento clonal da espécie. Enquanto os rizomas com “pescoço” longo determinariam o “forrageamento” do clone, que lhe permitiria explorar recursos, os rizomas com “pescoço” curto permitiria a ocupação do espaço. Aparentemente *Guadua weberbaueri* apresenta uma estratégia de crescimento vegetativo “fugitivo e oportunista” do tipo guerrilheira, combinada com o tipo falange (*sensu* Lovett Doust 1981). Na estratégia guerrilheira, o investimento na produção de rizomas com pescoço longo evitaria a sobreposição nos locais de uso de recursos (Harper 1985); o benefício deste tipo seria o alcance de novos recursos. Contudo, neste caso, as plantas estariam sujeitas a maior contato e competição inter-clonal e inter-específica, enquanto nas formas falangeais haveria mais contato intra-clonal e competição intra-específica.

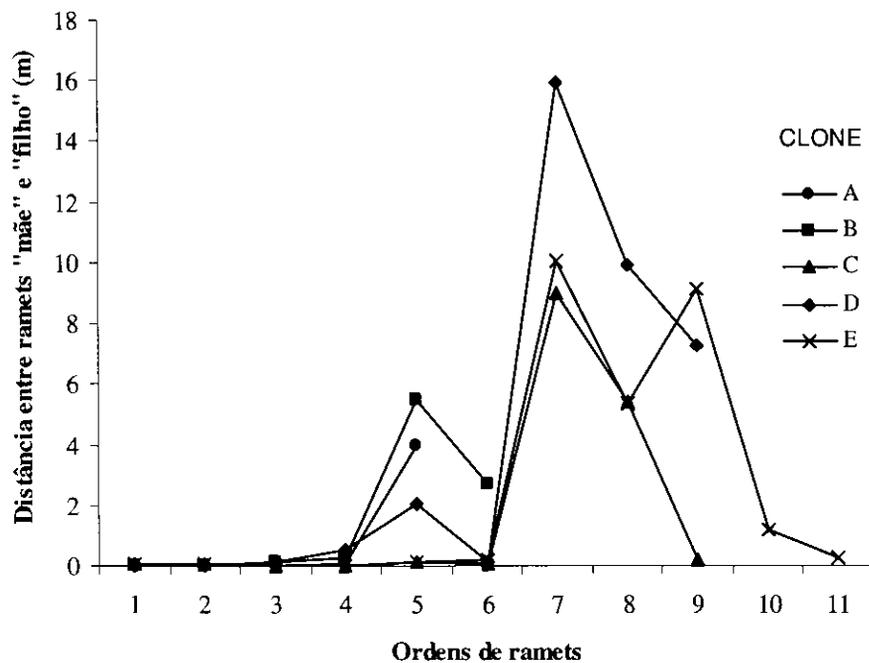


Figura 13 - Distância entre ramets “mãe” e “filho” ao longo das ordens em clones de *Guadua weberbaueri*. Não foram computados neste cálculo o comprimento dos “pescoços”. Reserva Floresta Humaitá, Porto Acre-AC.

A soma do comprimento dos “pescoços” variou de 8,5 m (clone A) a 67,1 m (clone E) e o comprimento total dos clones (comprimento dos ramets + comprimento dos “pescoços” em desenvolvimento) variou de 12,6 m (clone A) à 94,8 m (clone D) (Tabela 1). Os “pescoços” determinaram um aumento expressivo no comprimento total dos clones ($R^2=0,99$), que foi uma função linear daquele (Figura 14).

O comprimento cumulativo dos rizomas e “pescoços” é um indicativo do crescimento horizontal e da ocupação do espaço. Ele foi baixo nas primeiras ordens mas aumentou significativamente desde as ordens intermediárias até as mais recentes, ajustando-se a uma curva exponencial (Figura 15).

O crescimento cumulativo à partir da 4ª até 6ª ordens, deve-se ao aumento da altura dos colmos. Por serem mais altos, estes colmos têm mais chance de competir pela luz, aumentar a fotossíntese e por conseguinte produzir novos ramets, sucessivamente vigorosos e mais altos, e rizomas com “pescoço” mais longo. O comprimento dos “pescoços” representou de 62 à 73% do comprimento total dos clones, e revela o potencial de ocupação do espaço pelo sistema subterrâneo rizomático.

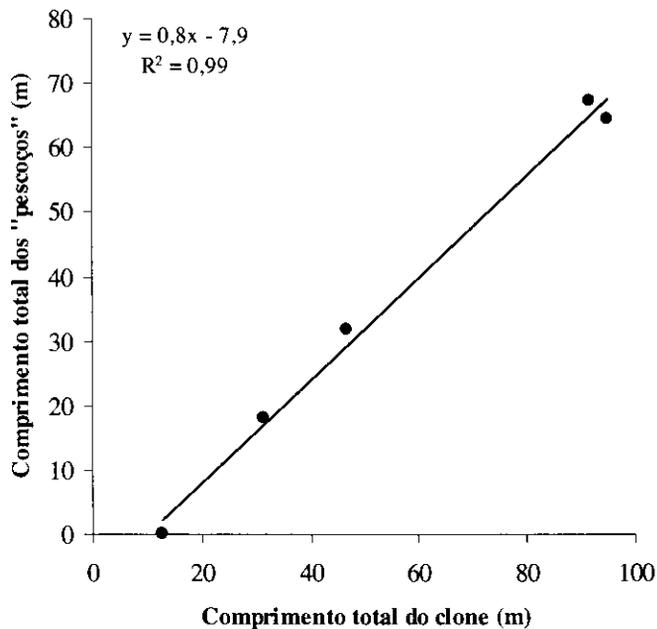


Figura 14 - Correlação entre o comprimento total do clone e comprimento dos "pescoços" em clones de *Guadua weberbaueri*. Reserva Floresta Humaitá, Porto Acre-AC.

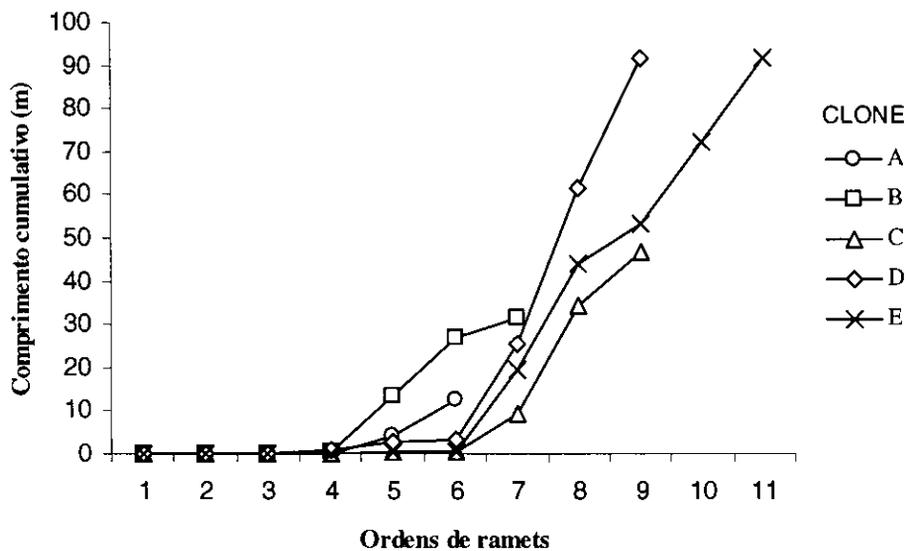


Figura 15 - Crescimento cumulativo ao longo das ordens de ramets em clones de *Guadua weberbaueri*. Reserva Floresta Humaitá, Porto Acre-AC.

Alocação de biomassa

A biomassa total e aquela alocada para as partes aérea e subterrânea de quatro clones de *Guadua weberbaueri* são apresentados na Tabela 2. A massa fresca média foi

39,2 ± 28,2 kg e a massa seca 17,0 ± 12,7 kg, ou seja, cerca de 56% da massa fresca do bambu é constituída de água.

Tabela 2 - Alocação de biomassa (massa seca) para as porções subterrânea e aérea de *Guadua weberbaueri*. Valores entre parênteses representam a proporção (%) de massa seca subterrânea e aérea em relação à biomassa total.

	Massa seca em kg e proporção (%) de 4 clones			
	A	B	C	D
Subterrânea	0,79 (17)	3,57 (28)	6,41 (40)	11,01 (32)
Aérea	3,81 (83)	9,21 (72)	9,80 (60)	23,69 (68)
Total	4,60	12,78	16,22	34,70

A alocação para as partes aéreas dentre os clones representou de 60 à 83% da biomassa total e de 17 à 40% nas estruturas subterrâneas (Figura 16). Nos clones mais “jovens” (A e B), as partes aéreas representaram 72 e 83% da massa seca, respectivamente, indicando que nos estágios iniciais de desenvolvimento há maior investimento nas estruturas de sustentação (colmos e ramos) e de assimilação (folhas), que nas de dispersão (rizomas). Embora representem a maior proporção da biomassa total, a alocação para estas estruturas reduz-se nos clones mais “velhos” (60 à 68% da massa seca).

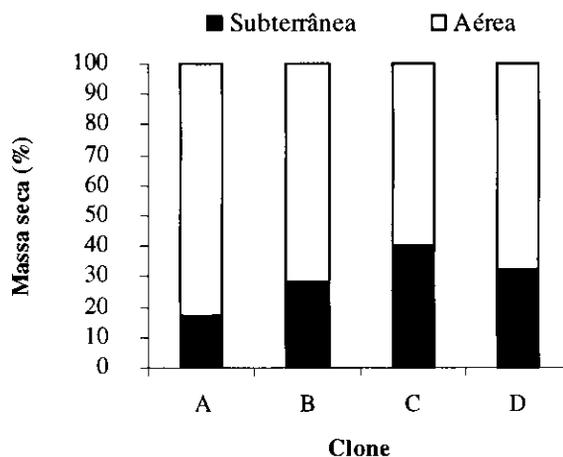


Figura 16 - Alocação de biomassa entre as estruturas subterrânea e aérea em clones de *Guadua weberbaueri*. Reserva Floresta Humaitá, Porto Acre-AC.

A alocação de biomassa entre componentes de *Guadua weberbaueri* variou de 50 à 62% em colmos, 13 à 21% em ramos, 17 à 29% em folhas; da biomassa subterrânea, de 43 à 65% constituiu-se de rizomas e 35 à 57% de “pescoços” (Figura 17).

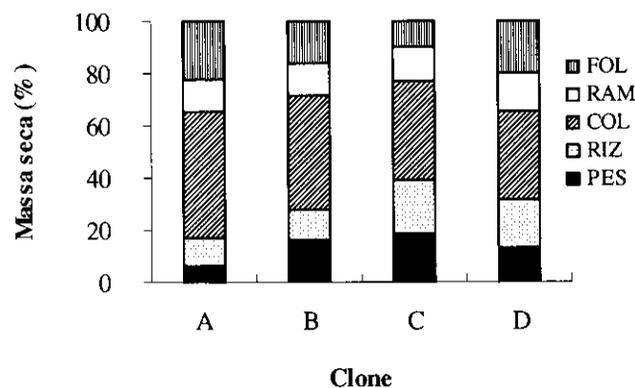


Figura 17 - Alocação proporcional da biomassa entre “pescoços” (PES), rizomas (RIZ), colmos (COL), ramos (RAM) e folhas (FOL) em clones de *Guadua weberbaueri*.

A distribuição cumulativa da biomassa indicou que o melhor ajuste obtido foi o exponencial (Figura 18) de forma semelhante ao aumento cumulativo no tamanho dos clones. Iniciando pela 4ª até 6ª ordens os colmos podem atingir alturas superiores à 10 m; uma vez que estas plantas apresentam plasticidade no tamanho dos módulos, que aumenta onde há disponibilidade de recursos, os ramets dessas ordens, por estarem em ambientes mais favoráveis -- mais iluminados -- investem em rizomas com “pescoços” mais longos e em colmos maiores, o que acelera a ocupação do espaço. Em função da captura local de água, nutrientes e luz, os módulos de uma planta clonal criam zonas de esgotamento de recursos (Harper 1985). Portanto, maior investimento de biomassa em rizomas com “pescoço” longo, evitaria a competição.

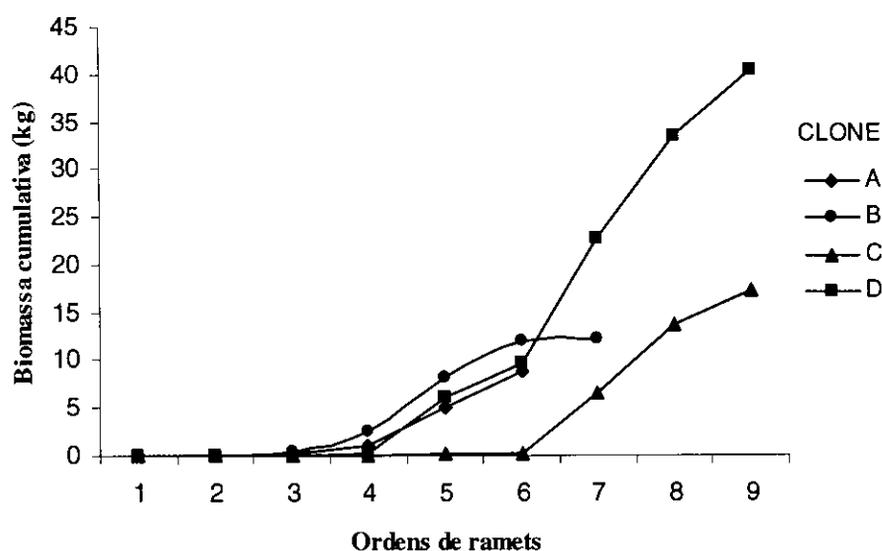


Figura 18 - Biomassa cumulativa ao longo das ordens de ramets em clones de *Guadua weberbaueri*. Reserva Florestal Humaitá, Porto Acre-AC.

Os bambus estão entre as poucas plantas perenes de vida longa que são monocárpicas (Clark 1995). Nas plantas monocárpicas, o indivíduo morre após a ocorrência de uma única fase de reprodução sexuada. Há um "trade-off" entre a reprodução sexuada e a vegetativa dentro da planta, especialmente no caso das espécies anuais (Abrahamson 1980, Cook 1985). Em *Guadua weberbaueri* os recursos são alocados para o crescimento vegetativo por um longo período de tempo, e somente após um período que varia de 29 à 32 anos, o indivíduo passará a investir uma grande proporção dos recursos, no único evento de reprodução sexuada que ocorrerá durante o ciclo de vida da planta.

Apesar da vantagem da reprodução sexuada para a recombinação dentro da população (Abrahamson 1980), a reprodução vegetativa permite que as populações locais se mantenham no ambiente pois ela aumenta a longevidade dos indivíduos tornando-os localmente abundantes. Os módulos produzidos vegetativamente se tornam "adultos" em um período de tempo mais curto (desenvolvimento rápido e direto nos estágios "maduros") e usualmente com maior suprimento de recursos, distinto daqueles associados à formação de semente (Harper & White 1974).

As plantas originadas à partir da reprodução sexuada normalmente apresentam maior taxa de mortalidade, portanto menor expectativa de vida, quando comparadas com ramets produzidos vegetativamente (Sarukhán & Harper 1973). Sendo a sobrevivência destes ramets maior que nas plantas originadas de sementes, a reprodução vegetativa pode ser considerada um mecanismo de baixo risco para a dispersão da planta.

Embora as análises da seqüência temporal (1985-2000) obtidas das imagens Landsat não tenham revelado padrões espaciais que indiquem a expansão do bambu para as florestas vizinhas, as formas geométricas descritas no Capítulo 5 sugerem que este avanço está ocorrendo, ou pelo menos, que tenha ocorrido no passado. Provavelmente *Guadua weberbaueri* coloniza a floresta através da estratégia guerrilheira e do hábito semi-escandente. O peso sobre a copa das árvores pode contribuir para a sua queda, e a consequente abertura de clareiras, provavelmente favoreceria a colonização do bambu através do crescimento vegetativo.

CONCLUSÕES

A escavação da estrutura rizomática de *Guadua weberbaueri*, mostrou-se adequada para revelar a construção modular e dispersão vegetativa desta planta clonal, pois permitiu desvendar todos os módulos individualmente.

As conexões modulares que se dá através dos rizomas permanecem íntegras por um longo período de tempo o que permite visualizar a estrutura organizacional da planta. Isto permite a comparação de *Guadua weberbaueri* com outras plantas clonais, sejam anuais ou perenes.

Além da integração estrutural, as evidências aqui apresentadas levam a crer que *Guadua weberbaueri* apresenta certo grau de integração fisiológica, com movimento acropetalar de recursos entre os ramets (do ramet “mãe” para o ramet “filho”). Mesmo quando as partes aéreas da planta estão mortas, alguns ramets continuam a emitir novos “pescoços” de rizoma. A deficiência no suprimento de carboidratos pelas estruturas de assimilação que pereceram é possivelmente compensada pelas reservas do rizoma e provavelmente pelos ramets “mãe”. Este suporte é determinante para a eficiência na ocupação do espaço pela espécie, o que aumenta sua capacidade de dispersão local.

Os rizomas de *Guadua weberbaueri* são responsáveis pelo aumento na quantidade de meristemas e pelo crescimento lateral que permite maior “forrageamento” por parte das plantas, permitindo a exploração do ambiente em busca de áreas favoráveis para o crescimento. A estratégia de exploração do substrato através dos longos rizomas tem um efeito direto sobre a comunidade vegetal, pois aumenta a possibilidade de competição inter-específica podendo agir na exclusão de outras plantas. Provavelmente, os rizomas também respondem pelo estoque de reservas e recursos destinados aos novos ramets.

A existência de rizomas longos pode ser interpretada como a expressão do acúmulo de recursos e do crescimento da planta e como um modo que minimiza a competição intra-clonal e os efeitos da densidade sobre a mortalidade; por outro lado, os rizomas curtos permitiriam a ocupação do ambiente pela planta. *Guadua weberbaueri*, portanto, apresenta uma forma de crescimento vegetativo que é caracterizada pela associação das estratégias guerrilheira e falangeal.

Guadua weberbaueri aloca mais biomassa nos colmos, ramos e folhas que nas estruturas subterrâneas. Há evidência de alocação crescente em rizomas com “pescoço” longos nos clones mais “velhos”. Esta evidência indica uma eficiência crescente na

exploração rápida do habitat em busca de recursos e na capacidade de “evitar” a competição, aumentando a possibilidade de persistência da planta no ambiente.

As características estruturais do sistema rizomático, a estratégia de crescimento vegetativo e a alocação de biomassa aparentemente conferem vantagens competitivas para *Guadua weberbaueri* quando comparada com as espécies arbóreas associadas, destacando este bambu como uma espécie chave na estruturação e na dinâmica das florestas abertas do sudoeste da Amazônia.

CAPÍTULO 3

Taxas de crescimento, recrutamento e mortalidade de colmos de *Guadua weberbaueri*

INTRODUÇÃO

O estudo de *Guadua weberbaueri* na escala do genet, mostrou evidências de certo grau de integração fisiológica cujos benefícios incluem o suporte para produção de novos ramets (Cap. 2), a diminuição dos efeitos da heterogeneidade ambiental e do estresse local, e o compartilhamento de recursos (Stuefer & Hutchings 1994, Stuefer *et al.* 1994). Além disso, o crescimento clonal, que combina a estratégia “guerrilheira” com a “falangeal”, permite que a planta explore o ambiente na busca de áreas favoráveis, através dos rizomas com pescoço longo, e consolide a ocupação do espaço promovendo a persistência local do clone, através dos rizomas de pescoço curto.

Dentre as plantas clonais existe uma variação considerável, da forma, do padrão de crescimento clonal e, do grau de integração fisiológica entre os ramets produzidos vegetativamente (Klimeš *et al.* 1997). A integração fisiológica influencia a demografia dos ramets, pois plantas clonais possuem ramets de ordens diferentes (Jónsdóttir & Watson 1997).

O estudo de populações de genets de *Guadua weberbaueri* desde o estágio de plântula, torna-se difícil, já que o surgimento de novos indivíduos se dá a cada 29-32 anos (Silveira 1999). O conhecimento da história de vida do bambu e dos eventos de mortalidade, são importantes para estimar a idade das cohorts não acompanhadas desde seu início. A distinção dos ramets de um mesmo genet no campo é dificultada, especialmente no caso de clones grandes (“velhos”) de *G. weberbaueri*, que podem ocupar centenas de metros quadrados (Smith 2000).

O estudo da dinâmica de módulos é um componente essencial na descrição da ecologia populacional de plantas clonais, independentemente da distinção entre ligações estruturais e fisiológicas entre módulos (Harper & Bell 1979). Desta forma, informações sobre o recrutamento e a mortalidade de cohorts anuais de colmos, também é importante para o entendimento da dinâmica populacional.

A duração dos estágios de desenvolvimento de uma planta é fixada geneticamente (Gatsuk *et al.* 1980), mas como as condições ambientais variam, indivíduos e módulos de cohorts diferentes alcançam uma mesma idade em datas diferentes. Assim, além do conhecimento da dinâmica populacional, o reconhecimento de classes de idade de colmos é outro componente importante da biologia populacional.

O alongamento do caule desempenha um papel importante no desenvolvimento na formação da planta. Além do mais, em muitos ambientes as plantas com módulos interconectados tem um papel importante na comunidade e nos processos do eco-sistema (Schmid 1990). Este provavelmente é o caso de *G. weberbaueri*.

O crescimento, o incremento da biomassa, a estrutura e a dinâmica populacionais de colmos de *Guadua weberbaueri*, são variáveis específicas da escala de ramet, que podem alterar os padrões espaciais e processos detectados na escala de comunidade. Dessa forma, este estudo teve os seguintes objetivos, i) calcular as taxas de incremento médio na altura, crescimento relativo e incremento de peso seco em colmos de *Guadua weberbaueri*; ii) analisar o efeito da sazonalidade sobre o crescimento e o incremento de peso seco; iii) calcular as taxas de recrutamento e mortalidade de cohorts anuais de colmos entre 1996 e 2000; iv) construir curvas de sobrevivência para as cohorts produzidas entre 1996 e 1999; e, v) determinar a estrutura de classes de idade de colmos em 2000.

MATERIAL E MÉTODOS

Área de estudos

Este estudo foi conduzido em uma floresta com bambu na Fazenda Experimental Catuaba (10° 04' S 67° 37' W), localizada na região leste do Estado do Acre, na margem da BR 364, aproximadamente à 23 km da cidade de Rio Branco.

A pluviosidade anual está em torno de 1.900-2.000 mm, variando de 850 mm no trimestre mais chuvoso (janeiro a março) a 150 mm no trimestre mais seco (julho a setembro). A temperatura média anual é de 23°C, variando de 17°C no período mais frio (junho a agosto) a 34°C no trimestre mais quente (setembro a novembro)(Governo do Estado do Acre 2000).

Embora esteja localizada em uma região de domínio da Floresta Ombrófila Densa (Governo do Estado do Acre 2000), a vegetação que cobre os 860 ha de terreno

relativamente plano, é formada por um mosaico de manchas pequenas de floresta densa imersas em uma matriz de floresta aberta com bambu. Segundo um morador local (F. Portela, comunicação pessoal), a maioria das populações de *Guadua weberbaueri* floresceu, frutificou e morreu na área entre 1984-85, e atualmente o bambu encontra-se em período de expansão, dominando as clareiras da floresta aberta.

Dentre as espécies arbóreas mais abundantes, *Bertholletia excelsa* e *Couratari* sp. destacam-se como emergentes, enquanto no dossel ocorrem, *Tetragastris altissima* e *Carapa guianensis*, e no subosque, *Rinoreocarpus ulei*, *Quararibea guianensis* e *Allophylus floribundus*. *Euterpe precatoria* ocorre com uma baixa densidade nas manchas de floresta com bambu, sendo abundante no subosque das manchas de floresta densa (Silveira dados não publicados). Sob o mosaico vegetacional predominam os latossolos vermelho amarelo distrófico (Amaral & Ribeiro dados não publicados).

Incremento médio na altura e taxa de crescimento

Os colmos de *Guadua weberbaueri* apresentam estágios de desenvolvimento bem definidos: brotos, são os colmos que possuem todas as bainhas ou cujas bainhas já estão caindo no início da ramificação lateral; jovens, são os colmos cujos ramos laterais estão em desenvolvimento e a folhagem desenvolvida incompletamente; e "adultos", são os colmos cuja folhagem e ramos já estão bem desenvolvidos.

Para calcular o incremento médio da altura e a taxa de crescimento relativo dos colmos de *G. weberbaueri*, à partir do estágio de desenvolvimento inicial, 178 brotos com altura entre 0,5 e 1,5 m, foram numerados em junho de 1999 (78), início da estação seca, e em dezembro de 2000 (100), início da estação chuvosa. Foram marcados apenas os brotos que estavam crescendo sob dossel aberto ou em clareiras; de cada um, mediu-se o diâmetro basal à 20 cm de altura (apenas uma medida) e a altura.

Quando não encontram árvores para escalar, os colmos tornam-se curvados no ápice em função do peso da folhagem, entrelaçando-se uns sobre os outros e sobre as árvores pequenas do subosque, dificultando a mensuração do crescimento apical. Diante das implicações negativas desse fato sobre a estimativa da altura, este parâmetro foi coletado mensalmente até que os colmos apresentassem ramos secundários e folhagem bem desenvolvida, e a curvatura característica no ápice.

A comparação do diâmetro, do incremento na altura total, do crescimento relativo e do incremento no peso seco (variáveis dependentes) entre os colmos amostrados nos períodos seco e chuvoso (variável independente), foi efetuada através do teste *t* com nível de significância de 5%.

Taxas de recrutamento e mortalidade de colmos

As taxas de recrutamento e mortalidade de colmos de *Guadua weberbaueri* foram medidas durante o período de 1996-2000, em 60 parcelas de 10 x 5 m estabelecidas ao longo de três transectos de 200 x 5 m, distantes 20 m entre si. Em 1996 todos os colmos vivos foram contados e aqueles identificados como sendo da cohort do ano, através da tonalidade verde-escura do colmo, foram numerados. Em 1997 e nos anos subsequentes, todos os colmos foram contados, seguindo o mesmo procedimento; os colmos mortos, reconhecidos por sua tonalidade amarela e pela ausência de ramos e folhas, foram cortados. Com exceção do ano de 1996, quando apenas o número total de colmos e o número de colmos do ano foram registrados, nos anos subsequentes foram registrados o recrutamento e a mortalidade, além do número total de colmos. Os censos anuais foram efetuados em setembro, sendo em cada ocasião, tomada a medida de diâmetro dos colmos da cohort do ano na altura de 1 m à partir do solo.

A mortalidade específica por idade das plantas foram obtidas à partir das curvas de sobrevivência. Uma vez que é muito difícil estimar a sobrevivência de cohorts de genets da espécie em questão, utilizou-se curvas de sobrevivência baseadas em cohorts de ramets para se obter informações sobre a dinâmica. Curvas de sobrevivência foram construídas para as cohorts de ramets formadas em 1996, 1997, 1998 e 1999. Para cada cohort foi calculado o tempo de meia vida conforme Crawley (1986):

$$T_{1/2} \text{ cohorts} = t \cdot \ln 2 / (\ln N_x - \ln N_{x+t})$$

onde: N_x = número de sobreviventes na idade x ,

N_{x+t} = número de sobreviventes após um período de t anos

A estrutura etária dos colmos foi determinada a partir da proporção de colmos em determinada classe etária, em relação ao número total de colmos em 2000.

RESULTADOS E DISCUSSÃO

Crescimento dos colmos

Dos 178 colmos amostrados, 31 morreram ou sofreram danos mecânicos provocados pela queda de galhos e árvores (7,8%) ou predação (9,5%) pelo rato-coró (*Dactylomys dactylinus*), um especialista na predação do ápice dos colmos de *Guadua*. Os colmos são mais susceptíveis à predação durante o primeiro mês de crescimento, quando os brotos não estão completamente lignificados.

Quando não morrem, os colmos continuam seu alongamento a partir da gema localizada na região imediatamente abaixo do local do dano. Esta capacidade é especialmente importante para as espécies que se estabelecem no início da sucessão secundária, mas por ser uma fonte de erro na medida de altura, os colmos danificados que rebrotaram, não foram considerados na análise.

O diâmetro dos colmos amostrados no início da estação seca variou de 2,5-4,5 cm, e dos colmos amostrados no início da estação chuvosa variou de 2,5-5,3 cm, existindo uma diferença estatisticamente significativa entre a média do diâmetro nos dois grupos ($t=-3,43$; g.l.=145 e $p < 0,0007$).

Os colmos de *Guadua weberbaueri* apresentaram maior sincronia no crescimento durante a estação chuvosa que na estação seca. Durante a estação chuvosa os colmos apresentaram um maior incremento na altura média e atingiram o último estágio de observação em 2-3 meses, com altura média de 12 m. Os colmos da estação seca atingiram o último estágio em 5-10 meses (13% em 5-6 meses, 36% em 7-8 meses e 28% em 9-10 meses), com uma altura média de 10 m (Figura 19).

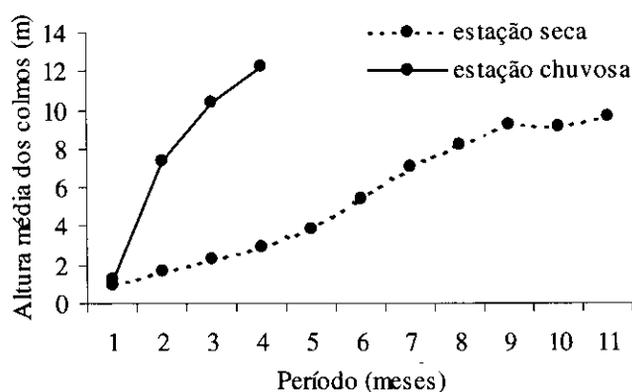


Figura 19 – Incremento da altura média de colmos de *Guadua weberbaueri* que iniciaram como brotos nas estações seca e chuvosa. Fazenda Experimental Catuaba, Rio Branco-AC.

O crescimento rápido é comum tanto nos bambus arbustivos e lenhosos dos neotrópicos (Pearson *et al.* 1994), quanto do Velho Mundo (Shanmughavel & Francis 1996), cujos colmos podem crescer de 9-30 cm em um único dia.

O incremento médio na altura total dos colmos da estação chuvosa foi maior (3,4 m/mês) que o incremento durante a estação seca (1,2 m/mês); esta diferença foi estatisticamente significativa ($t=32,53$; g.l.=145 e $p \leq 0,001$). Também houve diferença significativa nas taxas médias de crescimento relativo dos colmos no primeiro mês de crescimento ($t=21,55$; g.l.=145 e $p \leq 0,001$). A taxa alcançada na estação chuvosa foi 5 vezes superior à da seca (Figura 20). Após o valor máximo de 5 m/mês no primeiro mês, a taxa de crescimento relativo decresceu abruptamente na estação chuvosa diminuiu, baixando para 0,5 m/mês nos dois meses subsequentes, igualando-se às taxas da estação seca. A diferença entre as taxas no segundo ($t=0,26$; g.l.=145 e $p \leq 0,79$) e terceiro meses ($t=0,30$; g.l.=116 e $p \leq 0,83$) não foram significativas.

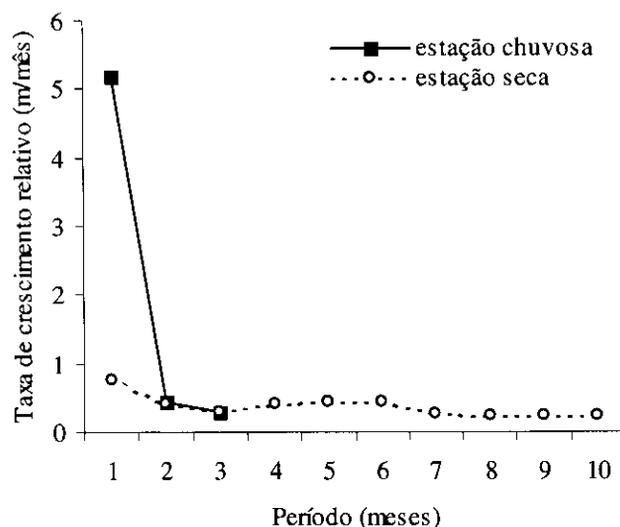


Figura 20 – Taxa média de crescimento (m/mês) de colmos de *Guadua weberbaueri* nas estações seca e chuvosa. Fazenda Experimental Catuaba, Rio Branco-AC.

Tais taxas de incremento e crescimento relativo, conferem vantagem competitiva à *Guadua weberbaueri*, mesmo quando comparada com espécies pioneiras de crescimento rápido. *Acacia polyphylla*, por exemplo, uma pioneira normalmente associada à floresta com bambu, apresenta um incremento médio anual de 2,91 m (Miranda & Valentin 2000) e atinge 12 m de altura em quatro anos. Como a velocidade de alongamento dos colmos é maior, mesmo apresentando uma taxa de incremento menor durante a estação seca, os

colmos de *G. weberbaueri* atingem esta altura no máximo em 10 meses. Além disso, enquanto muitas árvores economizam água durante a estação seca, o bambu pode utilizar a água que foi armazenada no interior dos colmos durante a estação chuvosa.

Recrutamento e mortalidade

A média de recrutamento total para o período foi de 21% (variação, - 7% a 39%), tendo sido maior em 1999 (39%) e 2000 (37%), e inferior em 1998 (7%). A média da mortalidade foi 14% (variação, - 5% a 28%), sendo que entre 1997 e 1998 a mortalidade superou o recrutamento. Neste ano a mortalidade foi de 28%, contra 12%, 28% e 5%, em 1997, 1999 e 2000, respectivamente. Apesar da mortalidade ter permanecido alta em 1999, o recrutamento foi de 43% neste ano e 54% em 2000, resultando em um crescimento populacional abrupto nesse período (Tabela 3)(Figura 21).

Tabela 3 – Número de colmos de cinco cohorts de colmos de *Guadua weberbaueri* em 60 parcelas permanentes de 50 m², no período de 1996-2000.

Cohort	1996	1997	1998	1999	2000
1996	96	50	12	4	2
1997		150	140	115	109
1998			30	26	23
1999				178	155
2000					249
TOTAL	96	200	182	323	538
Total + colmos velhos	444	530	410	458	673

A taxa de recrutamento total foi alta, mas pode haver, no campo, variação de ano para ano, e o quanto isto pode comprometer a taxa de crescimento populacional da espécie, depende de variação das condições ambientais locais, por exemplo, solo, água, herbivoria e competidores.

A variação de até 7 vezes nas taxas anuais de recrutamento de colmos de *Guadua weberbaueri* foi similar ao encontrado em outros bambus, por exemplo, *Chusquea culeou* no Chile (Veblen 1982). As taxas de recrutamento e mortalidade de colmos de *G. weberbaueri* foram sensivelmente superiores às taxas encontradas para outros bambus *Fargesia spathacea*, *Fargesia scabrida* e *Sinarundinaria fangiana* (Taylor & Qin 1987), e *Fargesia robusta* e *Bashania fangiana* (Taylor & Qin 1993), estudados na China. Dentre estas espécies, *F.*

scabrida apresentou a maior taxa de recrutamento (13,7%) e *F. spathacea*, a maior taxa de mortalidade (10,6%).

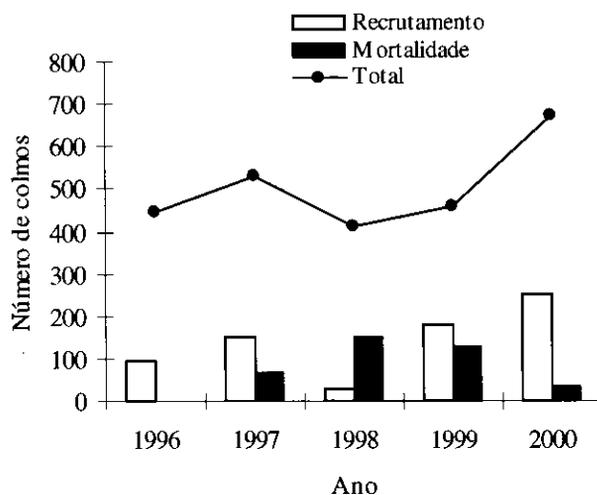


Figura 21 – Recrutamento, mortalidade e número total de colmos de *Guadua weberbaueri*, em 60 parcelas permanentes de 50 m², no período de 1996 a 2000. Fazenda Experimental Catuaba, Rio Branco-AC.

De Kroon (1993) sugere que a densidade de ramets em plantas clonais é controlada preponderantemente por fatores extrínsecos que internos, e a pluviosidade como um fator extrínseco, pode causar flutuações no tamanho da população.

O fenômeno El Niño de 1997/98 provocou no norte do Brasil, uma diminuição significativa nas médias mensais de pluviosidade em 1998, sendo que no Acre, foram cinco meses seguidos com pluviosidade menor que 100 mm/ano, começando em abril. Já o fenômeno La Niña, ocorrido no final desse mesmo ano, promoveu um aumento das chuvas (Figura 22). A pluviosidade no trimestre mais seco do ano (maio-julho) ocorrida em 1998, foi uma das menores dos últimos anos, enquanto a pluviosidade média em dezembro de 1998, foi duas vezes maior que àquelas ocorridas em dezembro de 1997, 1999 e 2000.

A diminuição no recrutamento e o aumento da mortalidade de colmos em 1998 parecem estar associados com o El Niño, enquanto o aumento no recrutamento em 1999, pode estar relacionado ao fenômeno La Niña. As chuvas do final de 1998 podem ter favorecido o recrutamento em 1999, mas aparentemente não foram suficientes para reduzir a taxa de mortalidade nesse mesmo ano.

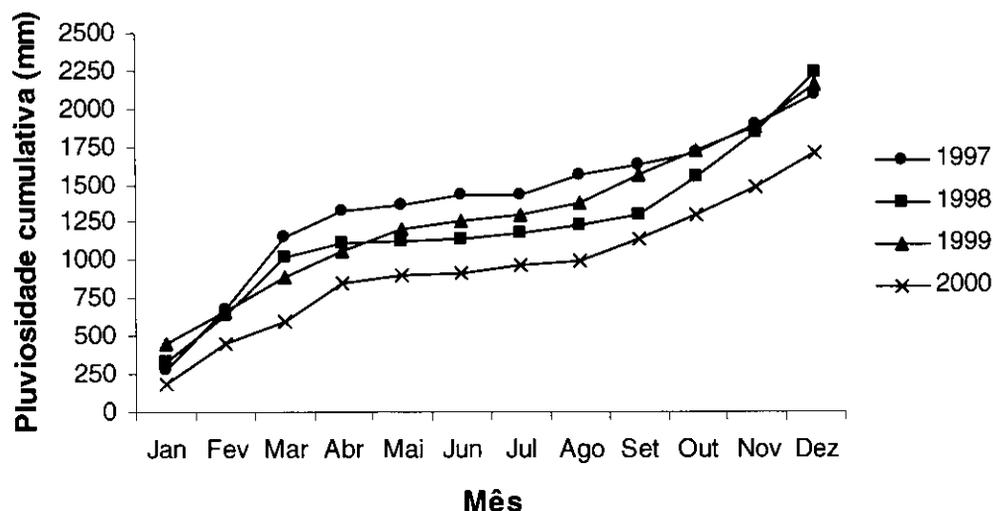


Figura 22 - Pluviosidade cumulativa no Estado do Acre no período de 1997-2000. Fonte: Estação de Meteorologia, Departamento de Ciências Agrárias, Universidade Federal do Acre.

A despeito do quanto a competição ou a predação estejam regulando o tamanho das populações de colmos, quando supridos com água eles tanto crescem mais rápido, como apresentam taxas de mortalidade menor e de recrutamento maior, contribuindo para o aumento da população, de forma semelhante ao que ocorre com algumas espécies cultivadas (Solbrig *et al.* 1980).

A resposta do recrutamento de colmos à variação climática provavelmente é mediada pela disponibilidade de recursos no clone. Condições favoráveis de crescimento (anos chuvosos) aumentam a possibilidade de aquisição e estocagem de recursos, promovendo uma alta taxa de recrutamento em 1999 e 2000. A baixa produção de colmos em anos desfavoráveis, provavelmente, está relacionada com a inatividade das gemas rizomáticas em função da redução da disponibilidade de recursos. Nestes períodos, as gemas dos rizomas ou estolões de muitas plantas clonais perenes permanecem dormentes, até que as condições favoráveis retornem (Suzuki & Hutchings 1997).

Curvas de sobrevivência e estrutura etária

A sobrevivência dos colmos das cohorts sucessivas não foi constante durante o período de estudo, já que o risco de mortalidade (inclinação da curva de sobrevivência) diferiu entre as cohorts (Figura 23).

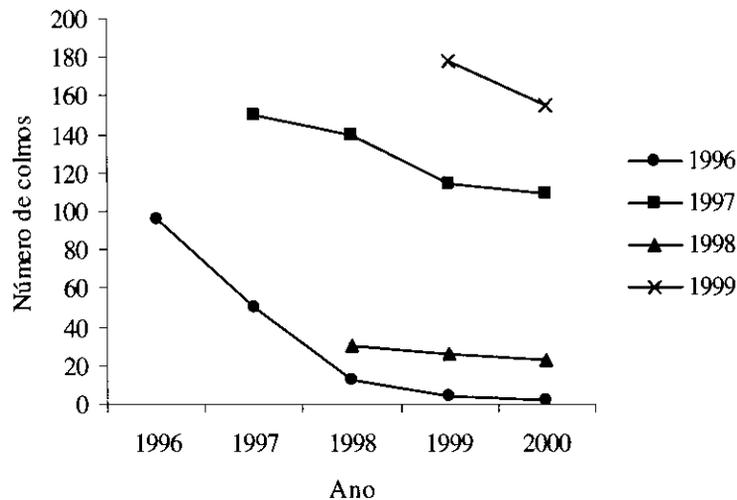


Figura 23 - Curvas de sobrevivência para cohorts de colmos de *Guadua weberbaueri* formadas em 1996 (●), 1997 (■), 1998 (▲) e 1999 (×). Fazenda Experimental Catuaba, Rio Branco-AC.

Com essas taxas de sobrevivência, o tempo de meia vida estimado para as cohorts de 1996 à 1999 foi, respectivamente, de 0,7 anos, 6,4 anos, 5,1 anos e 4,9 anos. A meia vida baixa da cohort de 1996, provavelmente, se deveu às altas taxas de mortalidade anual nos dois primeiros anos de vida (48% e 76% respectivamente).

A distribuição de freqüência por faixa etária dos colmos era decrescente quando computada em 2000 (Figura 24). Os colmos com um ano de idade representaram 37% da população, e os colmos com cinco anos, apenas 0,3%. Os colmos com três anos correspondem à cohort de 1998, ano em que o recrutamento foi baixo.

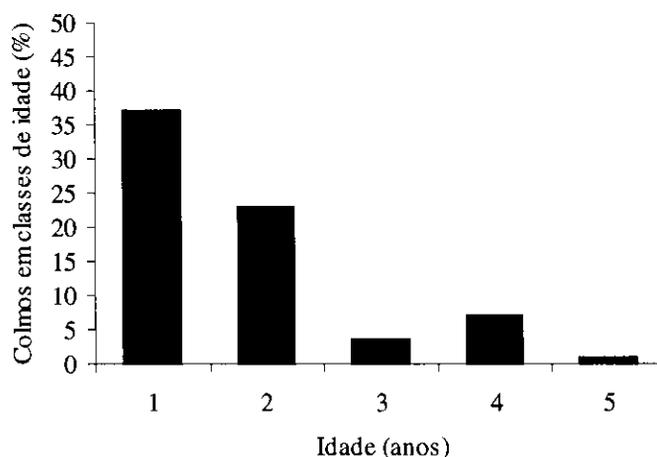


Figura 24 - Estrutura etária da população de colmos de *Guadua weberbaueri* em 2000, em classes de um ano. Fazenda Experimental Catuaba, Rio Branco-AC.

CONCLUSÕES

O incremento médio da altura e a velocidade de crescimento dos colmos de *Guadua weberbaueri* são afetados fortemente pela sazonalidade pluviométrica. O incremento na altura total dos colmos é maior durante o período chuvoso, especialmente nos primeiros meses de crescimento. Mesmo sendo menor durante o período seco, o incremento médio na altura dos colmos permite que eles atinjam o dossel mais rapidamente que a maioria das árvores da floresta, sobrepujando inclusive as espécies pioneiras de crescimento rápido. De modo similar, o incremento médio da biomassa dos colmos também foi maior durante a estação chuvosa.

A diminuição na taxa de recrutamento e o aumento na taxa de mortalidade de colmos em períodos mais secos, e o aumento do recrutamento em períodos mais chuvosos, também aponta para uma forte influência climática sobre a dinâmica dos colmos de *Guadua weberbaueri*.

As taxas de recrutamento e mortalidade de colmos de *Guadua weberbaueri*, indicam que esta espécie apresenta um turnover maior de colmos que outras espécies de bambu, tanto dos Neotrópicos como do Velho Mundo.

O recrutamento e a mortalidade apresentaram correlações com a densidade, e de forma semelhante a outras espécies clonais, o recrutamento mostrou-se negativamente dependente da densidade.

Informações sobre o crescimento dos colmos e o incremento de biomassa servem de base para estudos mais detalhados sobre a participação desta espécie nos processos bióticos e abióticos do sistema, e podem ajudar no entendimento do impacto potencial da invasão desse bambu sobre a floresta, do ponto de vista do manejo e da mitigação dos efeitos.

CAPÍTULO 4

Estrutura e dinâmica de uma floresta com bambu no Estado do Acre

INTRODUÇÃO

O sudoeste da Amazônia é uma região de transição entre a Cordilheira andina e as terras baixas amazônicas, que destaca-se no cenário Amazônico em virtude da alta riqueza de espécies arbóreas (Gentry 1988a) e do grande valor biológico para conservação (Dinerstein *et al.* 1995).

Cortado por dois grandes afluentes da margem direita do Rio Solimões, os rios Juruá e Purus, o Estado do Acre apresenta uma flora com endemismos locais, espécies raras, disjunções e diversidade arbórea alta (SOS Amazônia/IBAMA 1999, Governo do Estado do Acre 2000). Menos de 10% da área do Acre (153.000 km²) está desmatado e esforços do Zoneamento Ecológico-Econômico estão direcionados para a utilização de 25% de sua área para criação de unidades de conservação de uso indireto e 25% em florestas manejadas e/ou certificadas (Governo do Estado do Acre 2000).

As primeiras observações sobre a fisionomia da floresta com bambu foram efetuadas no início do século passado, mas sua estrutura foi descrita somente na década de 70, com o advento do Projeto RADAMBRASIL (RADAMBRASIL 1976, 1977). Tais descrições são sucintas em função dos critérios utilizados nos inventários quantitativos, os quais também limitaram discussões sobre riqueza e diversidade arbórea desse sistema.

Na região de Sena Madureira, próximo à divisa do estado do Acre com o Amazonas, Oliveira (2000) verificou que *Guadua weberbaueri* afetou a fisionomia e a estrutura da floresta, diminuindo a densidade de árvores com diâmetro superior à 15 cm e reduzindo a biomassa total em 30%. Em uma floresta com bambu (*Guadua superba*) em Rondônia, Maciel & Lisboa (1989) encontraram uma das menores riquezas (número de espécies por área) de espécies arbóreas já registradas para parcelas de um hectare em florestas de terra firme na Amazônia.

Considerando a extensão das florestas abertas com bambu no Acre e os efeitos sobre a densidade, biomassa e riqueza, é possível que o bambu afete outros parâmetros da comunidade, sendo necessários estudos determinando suas influências sobre floresta.

Inventários quantitativos com parcelas permanentes produzem informações sobre a natureza da diversidade de espécies e sobre a estrutura das florestas (Phillips & Gentry 1994, Bakker *et al.* 1996, Ferreira & Laurance 1997), e sendo regularmente monitorados, permitem entender a dinâmica. Tais informações são úteis para o planejamento das ações estratégicas do zoneamento regional, e para a conservação e o manejo dos recursos naturais do Acre.

Os objetivos deste trabalho são, i) descrever a composição florística e a estrutura de uma floresta aberta com bambu, na Reserva Extrativista Chico Mendes, 10 anos após a mortalidade de *G. weberbaueri*; ii) calcular a diversidade arbórea e as similaridades florísticas e estruturais entre a floresta com bambu e a floresta com palmeiras, e; iii) calcular as taxas de mortalidade arbórea, o tempo de substituição e o tempo de meia vida em pé da floresta com bambu.

Os parâmetros descritivos da comunidade, como área basal, diversidade e mortalidade de árvores serão comparados na escala regional, com informações oriundas de inventários quantitativos efetuados em florestas neotropicais, especialmente na Amazônia, no sentido de conhecer mecanismos regionais que afetam as características da comunidade.

ÁREA DE ESTUDOS

Este estudo foi realizado na colocação Já-começa, seringal Dois Irmãos, Reserva Extrativista Chico Mendes (RECM), no município de Xapuri, Estado do Acre (Figura 25). A RECM, a maior do mundo com quase 1 milhão de hectares, está localizada à sudoeste de Rio Branco, na bacia do Rio Acre, afluente da margem esquerda do Rio Purus, em uma região de domínio da Depressão Rio Acre-Javari, e abrange seis municípios: Assis Brasil, Brasiléia, Capixaba, Xapuri, Sena Madureira e Rio Branco.

A área de estudos está localizada em uma zona bio-climática classificada como Subtermaxérica severa (Fonseca *et al.* 1976), onde o déficit hídrico pode prolongar-se por até cinco meses (INMET 1999) e a pluviosidade média anual varia entre 1.600-1.800 mm (Sombroek 2001).

MÉTODOS

Composição florística e estrutura

A análise da composição florística e da estrutura foi efetuada em um transecto de 1 ha (20 x 500 m), estabelecido em maio de 1999 em uma mancha de floresta com bambu dominada por *Guadua weberbaueri*. Segundo informação dos moradores locais, confirmadas através de uma análise temporal de imagens Landsat (1988-1990), o bambu morreu na área de forma sincronizada entre 1988 e 1989.

Localizado em terra firme (10° 33,022'' S 68° 18,372'' W), distante 1.000 m em linha reta à nordeste da colocação Já-começa, o transecto foi dividido em 40 parcelas de 10 x 25 m, onde todas as árvores, palmeiras e cipós com diâmetro à altura do peito (DAP = 1,30 m ou imediatamente acima das raízes tabulares e adventícias) maior ou igual a 10 cm, foram marcadas com plaquetas de alumínio numeradas e mapeadas. Em 20 sub-parcelas de 5 x 25 m, o diâmetro de todas as formas de vida (árvores, palmeiras, cipós e colmos) com DAP inferior a 9,9 cm e maior que 2,5 cm, incluindo os colmos de *G. weberbaueri*, foi medido.

Amostras botânicas foram coletadas de todos os caules com DAP \geq 10 cm, com exceção das palmeiras e dicotiledôneas facilmente reconhecidas (coletadas uma única vez). Amostras do caule foram coletadas dos cipós com folhagem de difícil acesso. Os indivíduos foram identificados preliminarmente pelo nome vulgar fornecido por um técnico do herbário da Universidade Federal do Acre, através das características das amostras e da casca (morfologia, odor, cor e presença de látex ou resina), e posteriormente separados em morfoespécies.

Para melhorar a confiança das determinações, coletas adicionais de material fértil foram efetuadas em maio de 2000 e 2001, e as amostras depositadas no herbário da UFAC (HPZ) e no New York Botanical Garden (NYBG). O material botânico foi identificado pelos doutores, Douglas Daly (Burseraceae, Meliaceae, Flacourtiaceae e Euphorbiaceae), Scott Mori (Lecythidaceae), Piero Delprete (Rubiaceae), Ruppert Barneby (Leguminosae) e John Mitchell (Anacardiaceae). Amostras pertencentes a outros grupos taxonômicos foram identificadas através de comparações com exsicatas dos herbários acima mencionados. As amostras do colmo, ramos e rizoma de *Guadua weberbaueri* foram

preparadas conforme Londoño (1992) e um conjunto completo de material testemunha foi depositado no HPZ.

Os dados de campo foram digitados em planilhas Excel® e a partir deles dois arquivos foram gerados: um arquivo de nomes contendo a listagem das famílias e espécies e um arquivo de dados (altura e diâmetro de cada indivíduo). Estes arquivos foram utilizados pelo programa FITOPAC 1 (Shepherd 1994) para calcular os parâmetros fitossociológicos. Os valores absolutos e relativos de densidade, frequência e dominância, e o valor de importância para espécie (VIE), foram calculados conforme Curtis & Cottam (1962) e Curtis & MacIntosh (1951). O valor de importância para família (VIF), foi calculado conforme Mori *et al.* (1983a), e o valor de importância genérico (VIG), conforme Oliveira (1997), descritos abaixo:

Valor de Importância para Famílias ($VIF_f = DR_f + DoR_f + Div_f$): indica a importância da família dentro da comunidade e é um parâmetro composto pela densidade, dominância e diversidade (Div.) relativas para a família, sendo este último expresso pelo número de espécies para a família *f*, sobre o total de espécies da amostra.

Valor de Importância para Gêneros ($VIG_g = DR_g + DoR_g + Div_g$): baseado no valor de VIF, este descritor é composto pelos parâmetros relativos de densidade, dominância e diversidade do gênero *g*; a diversidade de *g* é representada pelo número de espécies do gênero *g* dividido pelo número total de espécies.

Os parâmetros fitossociológicos e a distribuição dos caules em três classes de diâmetro (2,5-9,9 cm; 10-19,9 cm; e > 20 cm) foram comparados com aqueles obtidos por Silveira & Daly (dados não publicados) em uma floresta com palmeiras localizada cerca de 2,5 km da floresta com bambu (Figura 4), sob mesmo relevo, aparentemente o mesmo tipo de solo e o mesmo protocolo utilizado na floresta com bambu.

Os cálculos de similaridade florística e estrutural entre as duas florestas foram efetuados pelo FITOPAC 1, sendo a primeira calculada através dos coeficientes qualitativos de Jaccard e Sørensen (van Tongeren 1995), segundo as fórmulas:

$CJ = c / (a + b + c)$	CJ = índice de similaridade de Jaccard
$CS = 2c / (a + b + 2c)$	CS = índice de similaridade de Sørensen
	a = número de táxons exclusivos da área <u>a</u>
	b = número de táxons exclusivos da área <u>b</u>
	c = número de táxons comuns à área <u>a</u> e <u>b</u>

O índice de Jaccard utiliza dados de presença/ausência, ignorando informações sobre abundância, e o índice de similaridade de Sørensen, conhecido como coeficiente de comunidade, também utiliza dados de presença/ausência, mas confere grande peso às

espécies comuns a ambas amostras, considerando que elas tem o dobro de chance de serem amostradas em relação às espécies que ocorrem em apenas uma das amostras.

A comparação da similaridade estrutural entre as duas florestas foi efetuada a partir do cálculo do índice de similaridade de Morisita, modificado por Horns (1966, apud Oliveira 1997), segundo a fórmula:

$$S_{mor} = 2 \sum n_{ai} \times n_{bi} / (h_a + h_b) N_a \times N_b \quad \text{onde:}$$

S_{mor} = índice de similaridade de Morisita-Horns
 N_j = No. total de indivíduos na amostra j
 $h_j = n_{ji}^2 / N_j^2$
 n_{ji} = No. de indivíduos do táxon i na amostra

Diversidade e mortalidade arbórea

A diversidade arbórea foi calculada pelo FITOPAC 1 através do índice de Shannon (H'), Equabilidade (J) e Simpson (D), abaixo descritos:

$$H' = - \sum p_i \times \log p_i$$

$$D = \sum ((n_i(n_i - 1) / (N(N - 1))) \quad \text{onde:}$$

$$J = H' / H_{max}$$

H' = índice de diversidade de Shannon
 D = índice de diversidade de Simpson
 J = índice de Equabilidade
 $p_i = n_i / N$
 n_i = número de indivíduos da espécie i
 N = número total de indivíduos
 $H_{max} = \ln(S)$
 S = número total de espécies

Estes índices refletem a maneira como a abundância se distribui entre as diferentes espécies. O índice de Shannon leva em conta a abundância relativa das espécies e assume que os indivíduos são aleatoriamente amostrados em uma população "infinitamente grande", enquanto o índice de Simpson é considerado uma medida de dominância baseada na abundância das espécies comuns (Magurran 1988). A equitabilidade é a relação entre o índice de Shannon e o valor máximo possível para o mesmo número de espécies, expresso quando todas as espécies apresentam o mesmo número de indivíduos, ou seja, quanto a comunidade se aproxima de uma representatividade igual de todas as espécies (Pielou 1975).

A proporção de indivíduos mortos em relação ao número originalmente amostrado foi utilizada para calcular a taxa de mortalidade anual, o tempo de substituição, e a meia vida em pé da floresta. A partir de um censo efetuado em maio de 1999 (floresta com

palmeiras e floresta densa) e maio de 2000 (floresta com bambu), respectivamente oito anos e um ano após o inventário original, todos os indivíduos mortos foram registrados. A mortalidade foi definida como a ausência de atividade vegetativa e os indivíduos originalmente amostrados mas não encontrados durante o segundo censo, foram considerados mortos. Indivíduos em pé, mas com copa e tronco quebrados foram considerados mortos somente após constatada a ausência de rebroto e morte do lenho, confirmada através de cortes transversais no tronco.

O coeficiente de mortalidade (γ)¹ é uma aproximação da taxa instantânea mortalidade (Sheil & May 1996) bastante utilizado para o cálculo da mortalidade em florestas tropicais (Swaine *et al.* 1987, Clark & Clark 1992, Philips *et al.* 1994, Condit *et al.* 1995), sendo melhor aplicado para períodos curtos de observação, como é o caso da floresta com bambu. Para efeito de comparação com outros trabalhos o coeficiente foi calculado conforme a equação:

$$\gamma = [\ln(N_0) - \ln(N_t)]/t \quad \text{onde:} \quad \begin{array}{l} N_0 = \text{número de indivíduos iniciais} \\ N_t = \text{número de indivíduos vivos remanescentes após } t \text{ anos} \end{array}$$

A taxa de mortalidade anual ($m = 1 - (N_t/N_0)^{1/t}$) é melhor aplicada para períodos longos de observação, e foi calculada conforme Sheil *et al.* (1995).

O tempo de substituição ($t_s = \text{"turnover time"}$) dá uma noção do regime de distúrbio da floresta e é definido como o tempo médio necessário para que morra um número igual àquele de indivíduos inicialmente amostrados. O tempo de substituição foi descrito como o inverso da taxa de mortalidade anual ($T_s = 1/m$), adaptado de Uhl (1982), conforme Oliveira (1997). O tempo de meia vida em pé da floresta ($t_{1/2} = -\ln(2)/\ln(1-m)$), é definido como o tempo necessário para que morra um número igual à metade dos indivíduos inicialmente amostrados, assumindo que a probabilidade de morte é constante no tempo (Sheil *et al.* 1995).

RESULTADOS E DISCUSSÃO

Composição florística

O número de espécies amostradas na floresta com bambu foi baixo para os padrões amazônicos. Dentre os 295 indivíduos, foram identificadas 39 famílias, 82 gêneros e 96 espécies, sendo 94 árvores, um cipó e uma palmeira.

¹ o símbolo γ é usado distintamente em ecologia de populações para descrever a taxa finita de crescimento

Mimosaceae, Fabaceae, Caesalpiniaceae (doravante tratadas como Leguminosae *sensu lato*), Bombacaceae, Rutaceae e Nyctaginaceae representaram 52% (153) dos indivíduos e pouco mais da terça parte da riqueza (34 espécies). Conforme Terborgh & Andresen (1998) a abundância de palmeiras e leguminosas separa floristicamente as regiões leste e sudoeste da Amazônia; Leguminosae predominando nas florestas do leste e Arecaceae no setor ocidental. Considerando o padrão local da composição florística, a floresta com bambu é um caso peculiar, pois Leguminosae foi a família mais abundante (30% dos indivíduos), enquanto a representatividade de Arecaceae restringiu-se a um único indivíduo (*Astrocaryum murmurum* Mart).

A floresta com bambu apresentou espécies arbóreas tipicamente amazônicas, a maioria restrita à Ecoregião Sudoeste da Amazônia (*sensu* Dinerstein *et al.* 1995, Governo do Estado do Acre 2000). Espécies como, *Acacia polyphylla*, *Zanthoxylum rhoifolium*, *Z. riedelianum*, *Cariniana estrellensis*, *Erythrina verna*, *Spondias mombin*, *Cordia alliodora*, *C. sellowiana*, *Guazuma ulmifolia*, *Aspidosperma parvifolium*, apresentam uma distribuição geográfica extra-Amazônica, incluindo florestas semidecíduas (Killeen *et al.* 1998, Spichiger *et al.* 1992, Prado & Gibbs 1993), em Minas Gerais (Oliveira-Filho *et al.* 1994a, 1997, Araújo *et al.* 1997, Carvalho *et al.* 1999), norte do Paraná (Soares-Silva *et al.* 1992, Soares-Silva *et al.* 1998) e São Paulo (Cavassan *et al.* 1984, Rodrigues *et al.* 1989, Pagano & Leitão Filho 1989, Cesar & Leitão Filho 1990), algumas delas associadas com Florestas de Galeria (van den Berg & Oliveira-Filho 1999).

A ocorrência de espécies associadas com regiões mais secas, incluindo o Cerrado, as Florestas Semidecíduas e a Caatinga caracteriza um dos padrões fitogeográficos encontrados em uma análise preliminar da distribuição geográfica de espécies da flora acreana (Silveira 2000). Esse padrão manifesta-se predominantemente na parte sudeste do Acre, incluindo o município de Xapuri, onde o déficit hídrico pode prolongar-se por até cinco meses, como ocorreu em 1998 (INMET 1999), favorecendo essas espécies.

Parâmetros fitossociológicos

Os parâmetros fitossociológicos de todas as espécies e morfoespécies amostradas na floresta com bambu e na floresta com palmeiras são apresentados, respectivamente, nos Anexos 1 e 2, ordenadas pelo VIE. Para efeito comparativo, os parâmetros fitossociológicos das 10 espécies mais importantes de ambas as florestas são apresentados na Tabela 4.

Tabela 4 - As dez espécies mais importantes, baseado no VI, na Floresta aberta com bambu e na Floresta aberta com palmeiras; N=número de indivíduos, DR=densidade relativa, DoR=dominância relativa, FR=frequência relativa, VIE=valor de importância específico, VC=valor de cobertura e AB=área basal. Seringal Dois Irmãos, Reserva Extrativista Chico Mendes, Xapuri-AC. Resultados do primeiro censo efetuado em cada área.

	Espécie	N	DR	DoR	FR	VIE	VC	AB (m ²)
Floresta com bambu	<i>Acacia polyphylla</i>	38	12,88	7,00	7,60	27,48	19,88	1,05
	<i>Ceiba pentandra</i>	1	0,34	20,83	0,40	21,57	21,17	3,14
	<i>Erythrina fusca</i>	10	3,39	4,07	3,20	10,66	7,46	0,61
	<i>Zanthoxylum rhoifolium</i>	11	3,73	2,74	2,00	8,47	6,47	0,41
	<i>Tachigali paniculata</i>	8	2,71	1,89	3,20	7,80	4,60	0,28
	<i>Chorisia</i> sp.	3	1,02	5,43	1,20	7,65	6,45	0,82
	Annonaceae indeterminada	9	3,05	1,24	3,20	7,49	4,29	0,19
	<i>Neea</i> sp.	10	3,39	0,85	3,20	7,44	4,24	0,13
	<i>Heisteria acuminata</i>	8	2,71	1,46	3,20	7,37	4,17	0,22
	<i>Hevea brasiliensis</i>	2	0,68	5,40	0,80	6,88	6,08	0,81
	Total para as 10 espécies	100	33,90	50,91	28,00	112,81	84,81	7,67
	Total para outras 86 espécies	195	66,10	54,60	72,00	187,19	115,19	7,41
	Total	295	100	100	100	300	200	15,08
Floresta com palmeiras	<i>Pterocarpus rohrii</i>	3	0,62	21,06	0,76	22,44	21,68	6,55
	<i>Tetragastris altissima</i>	36	7,48	4,97	4,58	17,04	12,46	1,55
	<i>Bertholletia excelsa</i>	4	0,83	11,47	1,02	13,32	12,3	3,57
	<i>Euterpe precatória</i>	32	6,65	1,51	4,83	13,00	8,16	0,47
	<i>Pouteria</i> sp.2	10	2,08	4,04	2,29	8,41	6,12	1,26
	<i>Dialium guianense</i>	15	3,12	2,40	2,80	8,32	5,52	0,75
	<i>Iriarteia deltoidea</i>	16	3,33	1,43	1,78	6,54	4,75	0,44
	<i>Metrodorea flavida</i>	12	2,49	1,13	1,78	5,40	3,62	0,35
	<i>Eschweilera</i> sp.	8	1,66	1,93	1,78	5,37	3,59	0,60
	<i>Matayba</i> sp.	10	2,08	0,70	2,54	5,32	2,78	0,22
	Total para as 10 espécies	146	30,34	50,64	24,16	105,16	80,98	15,76
	Total para outras 146 espécies	335	71,74	49,36	75,84	194,84	119,02	15,37
	Total	481	100	100	100	300	200	31,13

Nas duas florestas as espécies mais abundantes também foram as mais frequentes. *A. polyphylla* representou 13% dos indivíduos amostrados na floresta com bambu, sendo três vezes mais abundante que *Z. rhoifolium*, a segunda espécie mais densa (3,7% dos indivíduos). *Tetragastris altissima* e *Euterpe precatória*, as espécies mais frequentes e abundantes na floresta com palmeiras, representaram respectivamente 7,5% e 6,6% dos indivíduos amostrados. A densidade das quatro espécies mais densas nas duas florestas está abaixo da variação de 41,9 a 87,4 árvores por hectare encontrada para as espécies mais abundantes em outros estudos com florestas neotropicais, citados por Mori & Boom (1987).

Menos de 20% das espécies mais abundantes representaram 50% dos indivíduos, indicando que poucas espécies contribuíram para a maioria dos indivíduos nas duas florestas. Na floresta com palmeiras, as 23 espécies mais abundantes (15% do número total de espécies) representaram 50% do número total de indivíduos, enquanto na floresta

com bambu tal representatividade foi alcançada com as 17 espécies mais abundantes (18% de todas as espécies).

A emergente *C. pentandra*, representada por um único indivíduo na floresta com bambu, respondeu por 20% da dominância, quase três vezes superior que *A. polyphylla*, a espécie mais abundante. *Pterocarpus rohrii* e *Bertholletia excelsa* representaram respectivamente, 21% e 11% da dominância na floresta com palmeiras. A proporção de espécies representando 50% da dominância variou entre as florestas: 7,3% das espécies na floresta com bambu e 4,5% na floresta com palmeiras (Tabela 4).

Quando uma única espécie assume uma grande porcentagem da dominância, outras perdem a representação na comunidade e as "raras" aumentam em número. A raridade é uma característica geral para as comunidades vegetais em florestas tropicais, sendo uma espécie rara definida como aquela que apresenta um ou poucos indivíduos por hectare (Hubbell & Foster 1986). Nesse sentido, a proporção de espécies raras foi quase três vezes superior na floresta com bambu (40% das espécies) que na floresta com palmeiras (15%).

Da mesma forma que para os demais parâmetros (densidade, frequência e dominância), poucas espécies somaram a maior parte do VIE nas duas áreas (Tabela 4). As 10 espécies com maior VIE representaram 38% e 35% do VIE, na floresta com bambu e na floresta com palmeiras, respectivamente.

A caracterização de uma floresta através de algumas espécies típicas é extremamente difícil, porque elas diferem de área para área, mesmo quando as áreas são próximas e a tipologia similar (Oliveira 1997). No entanto, a ocorrência de *A. polyphylla* entre as espécies mais abundantes, tanto neste estudo como naquele efetuado por Oliveira (2000), em uma floresta com bambu localizada 100 km à nordeste da área de estudos, indica que ela é uma das espécies comumente associadas com estas florestas. As florestas com palmeiras da região leste do estado também podem ser caracterizadas pela abundância de algumas espécies, principalmente *T. altissima* e *E. precatória*, que não raro estão associadas com *B. excelsa* (RADAMBRASIL 1976-77, Salomão 1991, Oliveira 1997). Associada com outras espécies, *T. altissima* foi a espécie dominante em inventários no Pará, Rondônia e Guiana Francesa (Salomão 1991, Salomão & Lisboa 1988, Absy *et al.* 1986/1987, Mori & Boom 1987).

Mesmo considerando a dominância extraordinária de gêneros representados por poucos indivíduos em amostras de 1 ha, a análise dos parâmetros fitossociológicos dos gêneros (Tabela 5) constitui uma primeira tentativa de identificar relações florísticas entre a grande variedade de tipologias florestais no Acre. *Ceiba*, *Acacia*, *Erythrina* e *Neea* foram os gêneros mais importantes na floresta com bambu e *Pterocarpus*, *Tetragastris*, *Bertholletia* e *Pouteria* na floresta com palmeiras. Excluindo as dominantes raras das duas florestas, pode-se dizer que a floresta com bambu na RECM caracteriza-se pela associação de *Acacia-Erythrina* dominando o dossel e *Guadua-Neea* o subosque, e a floresta com palmeiras como uma associação de *Tetragastris-Bertholletia* dominando o dossel e *Euterpe* o subosque.

Tabela 5 - Os dez gêneros mais importantes, baseado no VIG, na Floresta aberta com bambu e na Floresta aberta com palmeiras; N=número de indivíduos, DR=densidade relativa, DoR=dominância relativa, FR=frequência relativa, VIG=valor de importância genérico e AB=área basal. Seringal Dois Irmãos, Reserva Extrativista Chico Mendes, Xapuri-AC.

	Gênero	N	DR	DoR	FR	VIG	AB (m ²)
Floresta com bambu	<i>Ceiba</i>	2	0,68	20,91	0,80	23,67	3,15
	<i>Acacia</i>	39	13,22	7,09	8,00	22,40	1,06
	<i>Neea</i>	17	5,76	1,64	5,00	9,48	0,25
	<i>Erythrina</i>	10	3,39	4,07	3,20	8,50	0,61
	<i>Cordia</i>	7	2,38	1,56	2,80	7,88	0,20
	<i>Aspidosperma</i>	7	2,37	2,43	2,80	7,52	0,31
	<i>Zanthoxylum</i>	11	3,73	2,74	2,00	7,51	0,41
	<i>Chorisia</i>	3	1,02	5,43	1,20	7,49	0,82
	<i>Hevea</i>	2	0,68	5,40	0,80	7,12	0,81
	<i>Cariniana</i>	1	0,34	5,21	0,40	6,59	0,79
Floresta com palmeiras	<i>Pterocarpus</i>	3	0,62	21,06	0,76	22,72	6,55
	<i>Tetragastris</i>	36	7,48	4,97	4,58	13,49	1,54
	<i>Bertholletia</i>	4	0,83	11,47	1,02	13,34	3,57
	<i>Pouteria</i>	14	2,92	4,86	3,30	11,94	1,50
	<i>Euterpe</i>	32	6,65	1,51	4,83	9,20	0,47
	<i>Brosimum</i>	13	2,71	1,35	3,05	8,22	0,42
	<i>Pseudolmedia</i>	19	3,95	2,54	3,30	6,49	0,79
	<i>Dialium</i>	15	3,12	2,40	2,8	6,56	0,75
	<i>Eschweilera</i>	9	1,87	1,99	2,03	5,94	0,62
	<i>Iriarte</i>	15	3,12	1,40	1,78	5,56	0,44

Leguminosae é uma das famílias mais abundantes em inventários na Amazônia (Terborgh & Andresen 1998). Junto com Rutaceae, Leguminosae congregou 40% dos indivíduos na floresta com bambu, e com Arecaceae, 26% dos indivíduos na floresta com palmeiras (Tabela 6).

Tabela 6 - As dez famílias mais importantes baseado no VIF, na Floresta com bambu e na Floresta palmeiras; N=número de indivíduos, No.spp=Número de espécies, DR=densidade relativa, DoR=dominância relativa, FR=frequência relativa, VIF=valor de importância para família e AB=área basal. Seringal Dois Irmãos, Reserva Extrativista Chico Mendes, Xapuri-AC.

	Família	N	No.spp	DR	DoR	FR	VIF	AB (m ²)
Floresta com bambu	Bombacaceae	18	7	6,10	28,76	5,99	34,93	4,3
	Mimosaceae	57	8	19,32	9,79	10,14	29,19	1,4
	Fabaceae	22	7	7,46	5,73	7,37	13,25	0,8
	Euphorbiaceae	13	3	4,41	8,34	3,69	12,78	1,2
	Caesalpinaceae	20	7	6,78	4,40	7,37	11,25	0,6
	Rutaceae	19	3	6,44	4,50	4,61	10,97	0,67
	Lecythidaceae	4	3	1,36	6,72	1,84	8,11	10,13
	Nyctaginaceae	17	2	5,76	1,64	5,99	7,42	0,24
	Anacardiaceae	10	3	3,39	3,28	3,69	6,70	0,49
	Annonaceae	12	3	4,07	1,80	5,07	5,90	0,27
Floresta com palmeiras	Fabaceae	11	7	2,29	23,83	3,23	26,16	7,42
	Moraceae	54	18	11,23	8,25	7,92	19,60	2,57
	Lecythidaceae	17	5	3,53	13,96	4,4	17,52	4,35
	Arecaceae	56	7	11,64	4,18	7,92	15,86	1,30
	Burseraceae	38	2	7,9	5,11	5,28	13,02	1,59
	Caesalpinaceae	29	8	6,03	6,33	4,99	12,41	1,97
	Sapotaceae	23	10	4,78	5,54	5,57	10,38	1,73
	Mimosaceae	15	8	3,12	4,44	3,52	7,61	1,38
	Meliaceae	13	6	2,7	4,7	2,64	7,44	1,46
	Rutaceae	24	4	4,99	2,11	4,4	7,13	0,66

As dez famílias mais importantes na floresta com bambu e na floresta com palmeiras representaram respectivamente, 47% e 48% das espécies amostradas. Como consequência da rarefação de árvores na floresta com bambu, as famílias com menos de 10 indivíduos representaram 74% das famílias nessa floresta e 56% daquelas amostradas na floresta com palmeiras.

Leguminosae também é quase sempre a família mais diversificada em florestas de terras baixas neotropicais (Gentry 1990, Martinez & Philips 2000), exceto em solos extremamente ricos, onde predomina Moraceae (Gentry 1988a). Leguminosae representou 22% das espécies na floresta com bambu e 14% na floresta com palmeiras. Leguminosae, Rutaceae e Lecythidaceae foram as únicas famílias entre as 10 mais importantes nas duas florestas.

Assim como em relação ao VIE, poucas famílias perfizeram a maior parte do VIF. A proporção de famílias que somaram 50% do VIF foi de 5,2% na floresta com bambu e 3,8% na floresta com palmeiras.

Densidade e área basal das formas de vida por classe de diâmetro

Para avaliar o efeito do bambu sobre a densidade (número de caules por hectare) e as formas de vida (árvore, palmeira, cipó e bambu), a distribuição dos caules em classes de diâmetro foi comparada entre as duas florestas (Tabela 7).

Tabela 7 – Densidade de árvores, palmeiras, cipós e colmos de *Guadua weberbaueri* (caules por hectare), em três classes de diâmetro, na floresta com bambu e floresta com palmeiras. Seringal Dois Irmãos, Reserva Extrativista Chico Mendes, Xapuri-AC.

Classe de diâmetro (cm)	Floresta	Árvore	Palmeira	Cipó	Bambu	Total
2,5-9,9		1.200	4	172	2.884	5.016
10-19,9	com bambu	215	1	1	0	217
> 20		78	0	0	0	78
2,5-9,9		1.476	36	232	0	1.744
10-19,9	com palmeiras	263	47	8	0	318
> 20		154	9	0	0	163

Restritos à menor classe de diâmetro, os colmos de *Guadua weberbaueri* representaram 56% dos caules amostrados nessa classe na floresta com bambu. As árvores e os cipós da menor classe, as palmeiras, e as árvores da maior classe foram as formas de vida negativamente afetadas pela presença do bambu. O número de árvores com DAP entre 2,5-9,9 cm foi aproximadamente 20% inferior na floresta com bambu. Nas duas florestas os cipós restringiram-se às duas primeiras classes, mas na floresta com bambu sua densidade na menor classe foi 25% inferior em relação à floresta com palmeiras e oito vezes menor na segunda classe. A densidade total de palmeiras na floresta com bambu foi quase 20 vezes inferior em relação à floresta com palmeiras, sendo esta uma das formas de vida mais afetadas pelo bambu (Oliveira 2000). A densidade de caules com DAP ≥ 10 cm na floresta com bambu foi 38% inferior em relação à floresta com palmeiras, sendo a densidade de 295 caules por hectare extremamente baixa, ficando fora da variação de 423-854 caules por hectare, encontrada em florestas de terra firme da Amazônia (Campbell *et al.* 1986, Oliveira 1997). A densidade total de caules na maior classe de diâmetro foi 52% inferior na floresta com bambu.

A área basal acumulada na menor classe de diâmetro na floresta com bambu foi mais de duas vezes superior que na floresta com palmeiras, sendo que os colmos de *G. weberbaueri* representaram 57% dessa área basal (Tabela 8).

Tabela 8 – Área basal de árvores, palmeiras, cipós e colmos de *Guadua weberbaueri* (caules por hectare), em três classes de diâmetro, na floresta com bambu e floresta com palmeiras. Seringal Dois Irmãos, Reserva Extrativista Chico Mendes, Xapuri-AC.

Classe de diâmetro (cm)	Floresta	Área Basal (m ²)				Total
		Árvore	Palmeira	Cipó	Bambu	
2,5-9,9	com bambu	3,12	0,001	0,36	5,6	9,06
10-19,9		3,42	0,09	0,01	0	3,56
> 20		12,70	0	0,03	0	12,73
2,5-9,9	com palmeiras	3,03	0,11	0,56	0	3,70
10-19,9		4,21	0,76	0,08	0	5,05
> 20		25,53	0,54	0	0	26,07

Subtraindo o efeito da área basal dos colmos, restritos à esta classe, verificou-se que a área basal foi discretamente maior na floresta com palmeiras. A área basal representada pelos caules com DAP ≥ 10 cm, foi de 16,3 m²/ha, quase duas vezes inferior àquele encontrado na floresta com palmeiras, e semelhante à variação de 16,6 \pm 0,9 m²/ha (média \pm 01 desvio padrão) encontrada por Oliveira (2000), na região de Sena Madureira. A área basal nestas duas florestas com bambu estão abaixo da variação de 21,5 a 53 m²/ha, citada por Boom (1986) e Campbell *et al.* (1986) para vários trabalhos em florestas neotropicais. No Acre, apenas a Floresta Submontana na Serra do Divisor apresenta uma área basal menor: 8,8 m²/ha (Silveira & Torezan 1999). Em uma floresta com *Guadua superba* em Rondônia, Maciel & Lisboa (1989) encontraram uma área basal duas vezes maior (34 m²/ha), provavelmente em função dos colmos desse bambu, cujos diâmetros ultrapassam 10 cm, terem sido incluídos na amostragem.

O aumento em mais de 50% na densidade de caules na menor classe de diâmetro e a redução em quase 50% na densidade de caules na maior classe caracterizam o subosque denso e o dossel aberto das florestas abertas dominadas por *G. weberbaueri*, 10 anos após a mortalidade do bambu.

Valores baixos de área basal refletem valores baixos de biomassa viva acima do solo. Considerando os caules com DAP ≥ 10 cm, Silveira (2000) estimou a biomassa da floresta com bambu na RECM em 171 ton/ha, contra 360 ton/ha para a floresta com palmeiras. Normalmente a baixa biomassa de uma vegetação está relacionada com a existência de algum fator limitante, tal como falta de nutrientes, ou falta ou excesso de água (Pires & Prance 1976), mas no caso da floresta com bambu, a biomassa baixa pode

estar relacionada com a dominância do bambu e com as limitações que ele imprime à regeneração e ao crescimento das espécies arbóreas, conforme registrado em florestas com bambu no Japão, China, Panamá e Chile (Nakashizuka 1988, Makita 1992, Makita *et al.* 1993, Taylor *et al.* 1991, Taylor & Qin 1992, Wong 1991, Veblen 1982). No Brasil, Oliveira-Filho *et al.* (1994b) observaram que o bambu *Merostachys neesii* Rupr. provocou uma diminuição na densidade arbórea e na área basal em uma floresta semidecídua em Minas Gerais, devido à redução no recrutamento de espécies arbóreas grandes bem como no crescimento das árvores menores do subosque.

Similaridade florística e estrutural

As duas florestas compartilharam 40 espécies com DAP ≥ 10 cm, sendo 56 amostradas exclusivamente na floresta com bambu e 116 na floresta com palmeiras. A similaridade entre as florestas foi extremamente baixa: 32% pelo índice de Sorensen, 18% pelo índice de Jaccard e 10% pelo índice de Morisita-Horns.

Diferenças na composição florística podem ser explicadas por fatores históricos e ecológicos (Eriksson 1993), mas a despeito das causas responsáveis pela evolução da paisagem no oeste da Amazônia, a abundância de Arecaceae na floresta com palmeiras e de *G. weberbaueri* na floresta com bambu, com seus efeitos sobre espécies com DAP ≥ 10 cm, pode ser um dos principais fatores que influenciam as diferenças na composição florística e na estrutura.

Diversidade arbórea

Os índices de diversidade, dominância e equabilidade (Tabela 9) indicaram que ambas as comunidades amostradas são diversas. O índice de diversidade de Shannon foi maior na floresta com palmeiras que na floresta com bambu. O índice de Simpson foi alto nas duas áreas, indicando que a probabilidade de dois indivíduos amostrados aleatoriamente pertencerem a diferentes espécies é muito alta. O índice de dominância de Simpson é baixo em ambas as áreas, sendo de 2,7% e 1,7%, a probabilidade de dois indivíduos amostrados ao acaso pertencerem à mesma espécie, respectivamente, na floresta com bambu e na floresta com palmeiras. A equabilidade foi a mesma nas duas florestas

($J=0,89$), indicando que a diversidade de Shannon está distante do máximo esperado para o número de espécies amostradas, e que a diferença na diversidade entre estas florestas ocorre em função das diferenças na riqueza.

Tabela 9 - Riqueza (S), índices de diversidade de Shannon (H') e Simpson (1-D), dominância de Simpson (D) e Equitabilidade (J) para a floresta com bambu e floresta com palmeiras, na Reserva Extrativista Chico Mendes, Xapuri-AC.

Índices	Floresta com bambu	Floresta com palmeiras
S	96	156
H' (nat)	4,10	4,52
1 - D	0,97	0,98
D	0,027	0,017
J	0,89	0,89

A relação de 3 árvores por espécie nas duas florestas está incluída na variação de 2,6 a 7,1 árvores por espécie encontrada em outras amostras de um hectare, em florestas de terra firme neotropicais (Mori *et al.* 1983b, Boom 1986, Campbell *et al.* 1986, Oliveira 1997).

A riqueza na floresta com bambu foi uma das menores já encontradas na Amazônia e apresentou um número de espécies quase 40% inferior que a floresta com palmeiras (Tabela 9). A riqueza nas duas áreas está dentro da variação de 83 a 307 espécies amostradas em inventários de um hectare, efetuados em florestas de terra firme na bacia (Oliveira 1997). Florestas amazônicas de terra firme com diversidade alfa inferior à 96 espécies, foram registradas por Boom (1996) na Bolívia, Uhl & Murphy (1981) na Venezuela, Gentry (1988b) na fronteira da Venezuela com o Brasil, Campbell *et al.* (1986) no Rio Xingu, Black *et al.* (1950) em Belém e Maciel & Lisboa (1989) em Costa Marques (RO).

As curvas espécie/número de indivíduo (Figura 27) nas duas florestas apresentaram uma leve inclinação com o aumento do número de indivíduos, mas sem que houvesse saturação da curva, indicando que o número de indivíduos foi insuficiente para amostrar as espécies nessas florestas, mesmo na floresta com bambu onde a riqueza é menor.

Até o início da década de 90, a escassez de estudos fitossociológicos em florestas de terras baixas na América do Sul limitavam a comparação da diversidade arbórea (Korning *et al.* 1991), porém indicavam o oeste da Amazônia como uma das regiões mais

ricas em espécies do planeta (Gentry 1988a, b), conforme comprovado posteriormente através dos estudos de Valencia *et al.* (1994), na Amazônia Equatoriana. No entanto, Oliveira & Mori (1999) mostraram que, mesmo sobre os solos pobre da região de Manaus, as florestas apresentam uma diversidade tão alta quanto na Amazônia Ocidental, explicada em parte pelo fato da região congregar espécies de distintas regiões fitogeográficas (Oliveira & Daly 1999).

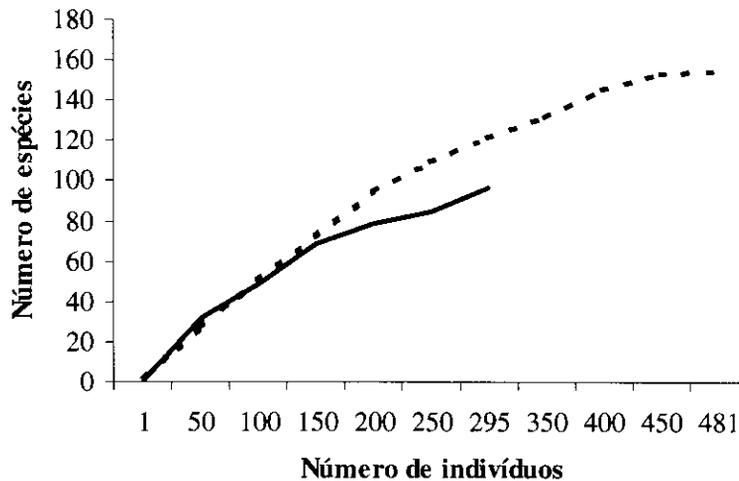


Figura 27 - Número de espécies em relação ao número de indivíduos. Linha pontilhada=floresta com palmeiras; linha cheia=floresta com bambu. Reserva Extrativista Chico Mendes, Xapuri-AC.

Recentemente, ter Steege *et al.* (2001) mapearam a diversidade alfa nas florestas de terra firme Amazônicas e no Escudo das Guianas, e mostraram a existência de centros de diversidade ao longo do equador, desde o Equador, norte do Peru, e sul da Colômbia, para a Amazônia Central brasileira, com picos de diversidade ocorrendo nas proximidades de Iquitos, no Peru e Manaus.

Para Gentry (1982, 1988a) a diversidade de espécies pode estar relacionada com a pluviosidade anual média e com a baixa sazonalidade das chuvas. Desta forma, as florestas tropicais localizadas em regiões onde a pluviosidade é alta e as chuvas bem distribuídas ao longo do ano, apresentarão comunidades vegetais com maior diversidade que regiões mais secas e onde as chuvas são sazonais. O mapeamento de ter Steege *et al.* (2001) mostrou que, embora a pluviosidade média anual e a sazonalidade não tenham explicado mais do que 34% da variação total da diversidade em florestas de terra firme, limitações na diversidade arbórea máxima estão fortemente correlacionadas com a baixa pluviosidade e pronunciada sazonalidade.

Como diversos fatores podem estar atuando em diferentes escalas temporais e espaciais, não se espera que um único fator explique a variação na diversidade na escala geográfica (Huston 1994). Sheil (1996) sugeriu que a diversidade não pode ser explicada apenas como um produto das condições atuais, a menos que estas sejam estáveis e o sistema em equilíbrio, o que parece não ser o caso das florestas abertas com bambu.

ter Steege *et al.* (2001) sugeriram que, em escala continental, a diversidade arbórea máxima esperada é influenciada pela variação no tamanho geográfico das diferentes regiões de florestas de terras baixas sul americanas, e pela sazonalidade, enquanto que em escalas menores atuam processos locais como seleção de habitat e competição.

Regiões onde a pluviosidade média anual é maior do que 2.100 mm, e onde a taxa pluviométrica mensal inferior à 100 mm restringe-se no máximo a três meses, como é o caso de Mishama e Yamamono no norte do Peru (Gentry 1988a), Añangu e Yasuni na Amazônia equatoriana (Balslev *et al.* 1987), e Manaus (Oliveira 1997), a diversidade é alta. As florestas na região de Xapuri, onde a precipitação varia de 1.600-1.800 mm (Sombroek 2001) e a taxa pluviométrica mensal inferior à 100 mm pode prolongar-se por até 5 meses (INMET 1999), apresentaram uma diversidade menor. Nesta escala geográfica, a sazonalidade realmente pode estar influenciando a diversidade arbórea, mas este efeito é ausente quando se trata da variação local na diversidade, já que tanto a floresta com bambu como a com palmeiras experimentam as mesmas condições macro-climáticas.

Variações na topografia também podem promover a diversidade de espécies em escala local, e mesmo mudanças menos drásticas no relevo, podem criar uma grande diversidade de habitats, imprimindo padrões de distribuição facilmente detectados (Kahn 1987). A topografia relativamente plana nas áreas de estudos, confere ao relevo certa homogeneidade, não sendo portanto, um fator preponderante na determinação da diversidade de habitats, e conseqüentemente, na diversidade beta maior.

Perturbações que podem afetar a floresta variam daquelas que ocorrem em uma escala espacial e temporal muito pequena até perturbações mais intensas, longas e maiores (Salo *et al.* 1986, Nelson 1994). A queda de árvores promovendo a abertura de clareiras é considerada uma perturbação de frequência intermediária e de impacto médio, importante na manutenção da diversidade das florestas tropicais, pois cria uma variada e rica fonte de recursos para a germinação e crescimento das árvores, e mantém indivíduos de muitas espécies dependentes de perturbações (Denslow 1987, Lieberman *et al.* 1985, Hartshorn 1978).

Conforme a hipótese do distúrbio intermediário, perturbações localizadas como as clareiras, favorecem a diversidade local por permitir a coexistência de espécies com diferentes estratégias no uso dos recursos, dispersão e habilidades competitivas, geralmente facilitando a adição de espécies com ciclo de vida curto (Connell 1978, Hubbell & Foster 1986). Testando esta hipótese, Hubbell *et al.* (1999) verificaram que mais do que as variações temporais e espaciais no regime de perturbação, a diversidade é controlada pelas fortes limitações no recrutamento. As perturbações podem favorecer *G. weberbaueri*, que compete agressivamente com as espécies arbóreas, limitando especialmente a regeneração das espécies tolerantes à sombra, restringindo parcialmente a coexistência. As espécies dependentes de clareiras também podem estar sendo favorecidas por tais perturbações.

A manutenção da monodominância por uma espécie do dossel em florestas no sudoeste da Ásia (Connell & Lowman 1989), África (Hart 1990) e Nova Caledônia, na Oceania (Read *et al.* 1995) está relacionada com a ausência de perturbações por um longo período, ou seja, existência de estabilidade após perturbações em grande escala ou mudança climática (Hart *et al.* 1989). A dominância acentuada do dossel por *Guadua weberbaueri* parece vir, não da existência de estabilidade após perturbações em grande escala, mas sugere-se que ela é favorecida por perturbações freqüentes promovidas pela queda das árvores.

A grande diversidade de ecossistemas e habitats, os diversos tipos de vegetação e solo e a história geológica recente do sudoeste da Amazônia, marcada pela dinâmica fluvial (e.g., migração lateral do canal, erosão da margem do rio, deposição de sedimentos com formação de praias, etc), também são fatores que contribuem para a manutenção da diversidade de ambientes e de espécies nessa região da Amazônia (Räsänen *et al.* 1987).

Mortalidade arbórea

Os parâmetros da mortalidade da floresta com bambu foram comparados com aqueles obtidos na floresta com palmeiras, na floresta densa localizada no seringal Porongaba, dentro da mesma reserva (Silveira & Daly, dados não publicados), e com aqueles encontrados na região de Manaus (Oliveira 1997), em Cocha Cashu (COC) no Peru (Gentry & Terborgh 1990), em Añangu (AÑ 1-3) e Cuyabeno (CUY) na Amazônia equatoriana (Korning & Balslev 1994)(Tabela 10).

Tabela 10 - Taxas de mortalidade em florestas com bambu (DI 2), com palmeiras (DI 1) e densa (PO 1) no Acre, Manaus (MAO 1-3), Cocha Cashu (COC), Añangu (AÑ 1-3) e Cuyabeno (CUY); PA=Período de amostragem, N_0 =número inicial de indivíduos arbóreos, N_t =número de indivíduos remanescentes, λ =coeficiente de mortalidade, m =taxa de mortalidade, t_s =tempo de substituição e $t_{1/2}$ =tempo de meia vida em pé da floresta

Amostras	PA (anos)	N_0	Mortos	N_t	λ (%)	m (%)	t_s (anos)	$t_{1/2}$ (anos)
DI 2	1	295	10	285	3,45	3,40	29,4	20,1
DI 1	8	481	63	418	1,75	1,70	58,8	40,5
PO 1	8	573	65	508	1,50	1,50	66,6	45,9
MAO 1	5	667	35	632	1,08	1,07	93,3	64,3
MAO 2	5	652	21	631	0,65	0,65	153,2	105,9
MAO 3	5	632	38	594	1,24	1,23	81,1	55,9
CUY	2,5	697	18	679	1,04	1,04	96,1	67
COC	10	587	93	494	1,72	1,58	63,3	40,2
AÑ 1	4,9	734	65	669	1,89	1,88	53,2	37
AÑ 2	8,5	804	119	685	1,88	1,87	53,4	37
AÑ 3	8,5	417	96	324	2,96	3,01	33,2	23

A mortalidade anual de 10 árvores mortas/hectare na floresta com bambu foi 22% maior que na floresta com palmeiras (7,8 árvores mortas/hectare) e 19% maior que na floresta densa (8,1 árvores mortas/hectare). Essa mortalidade foi superior à variação de 4,3-7,6 árvores mortas/hectare/ano na Amazônia Central (Oliveira 1997), à média em COC, e inferior que a média em três (AÑ 1-3), das quatro amostras na Amazônia equatoriana (Korning & Balslev 1994).

A mortalidade calculada através do coeficiente de mortalidade (γ) praticamente não diferiu dos resultados gerados pela taxa de mortalidade anual (m), utilizada para períodos mais longos de observação, mesmo no caso da floresta com bambu (Tabela 10).

A taxa de mortalidade anual variou entre as florestas da RECM: 1,5% na floresta densa, 1,7% na floresta com palmeiras e 3,4% na floresta com bambu (Tabela 10). Na escala local, a taxa de mortalidade na floresta com bambu foi cerca de duas vezes maior que na floresta com palmeiras e na floresta densa, e na escala regional, foi até três vezes maior que as taxas encontradas em MAO 1-3, duas vezes maior que em COC, e comparável com a taxa em AÑ 3, cuja floresta sofre inundações periódicas. As taxas nas florestas com palmeiras e densa foram superiores à MAO 1-3, AÑ 1-2 e CUY, e inferiores à AÑ 3 (Tabela 10).

Na maioria das florestas neotropicais a taxa de mortalidade varia de 1-2% (Lang & Knight 1983, Lieberman *et al.* 1985, Hartshorn 1990, Milton *et al.* 1994), e valores superiores à 3% tinham sido encontrados somente em Barro Colorado, Panamá (Hubbell & Foster 1990), onde a alta taxa de mortalidade foi relacionada com a ocorrência de uma

estação seca severa em 1983, associada com o El Niño, e na floresta inundável no Equador (Korning & Balslev 1994).

O tempo de substituição e de meia vida da floresta com bambu foi o menor já registrado em florestas de terra firme na Amazônia, comparável apenas com a floresta inundável em AÑ 3 (Tabela 10). De maneira geral, o tempo de substituição e de meia vida das florestas no Acre foram inferiores àqueles encontrados nas florestas em MAO 1-4, COC, CUY, Costa Rica ($t_s = 118 \pm 27$ anos)(Hartshorn 1978) e Venezuela ($t_s = 101$ anos)(Uhl 1982).

Além da carga de peso do bambu sobre as árvores promover a queda e a mortalidade das mesmas, sugere-se que a alta taxa de mortalidade na floresta com bambu esteja relacionada com o regime de perturbação imposto por *G. weberbaueri*, facilitando o crescimento de espécies iniciais na sucessão, que apresentam uma taxa de mortalidade maior do que as espécies características de estágios sucessionais mais avançados, em função do ciclo de vida mais curto (Swaine & Whitmore 1988).

Uniformizando o número de indivíduos em amostras de 1 ha para 500, Philips *et al.* (1994) encontraram em escala mundial, uma correlação positiva entre a diversidade arbórea e o alto "turnover" de caules, sendo a dinâmica de mortalidade o que melhor explicaria as diferenças na riqueza entre as florestas tropicais. Florestas mais dinâmicas e com menor tempo de substituição, apresentariam portanto, maior riqueza de espécies.

Embora os estudos sobre dinâmica de mortalidade na Amazônia sejam escassos, os dados disponíveis para as florestas da Amazônia Central (Oliveira 1997), Cocha Cachu, no Peru (Gentry & Terborgh 1990), e Añangu e Cuyabeno no Equador (Korning & Balslev 1994), foram comparados com este trabalho, visando uma análise centrada na Amazônia.

Contrariando o padrão geral encontrado por Philips *et al.* (1994), a taxa de mortalidade está negativamente correlacionada com a diversidade alfa, seja na escala local ($R^2 = -0,99$) ou regional ($R^2 = -0,79$). As comunidades com mais que 280 espécies (MAO 1-3 e CUY) apresentaram taxas inferiores à 1,23%, enquanto nas mais pobres (DI 2 e AÑ 3), as taxas foram superiores à 3%. Florestas onde a riqueza varia de intermediária a alta (150-200 espécies), apresentaram taxas entre 1,5-2% (Figura 28).

O tempo de substituição nas florestas mais diversas (MAO 1-3 e CUY) foi superior à 80 anos (Figura 28) e nas mais pobres foi inferior à 34 anos (DI 2 e AÑ 3). Nas

florestas onde a diversidade alfa varia de intermediária a alta, o "turnover" variou de 53,2-63,3 anos.

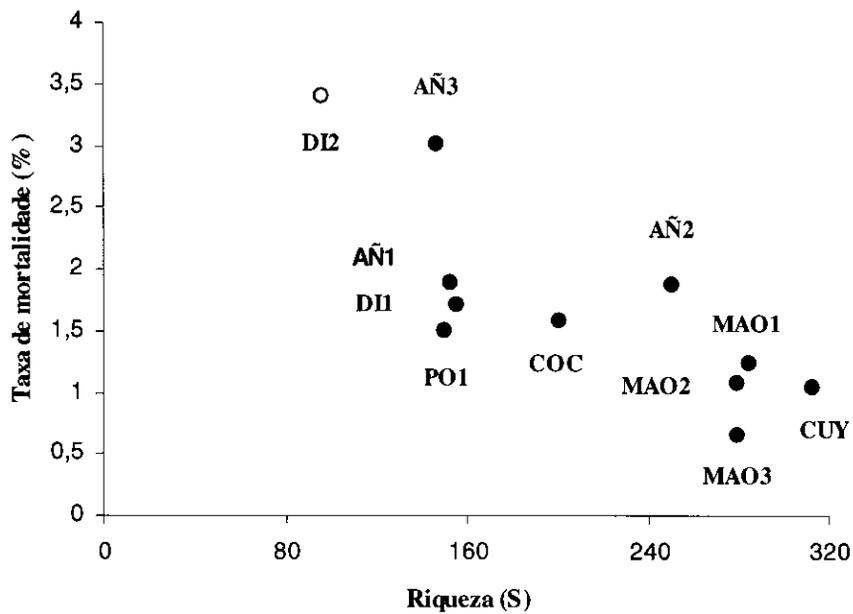


Figura 28 - Distribuição da taxa de mortalidade em relação a riqueza, em florestas das regiões oeste e central da Amazônia. Legendas na Tabela 10.

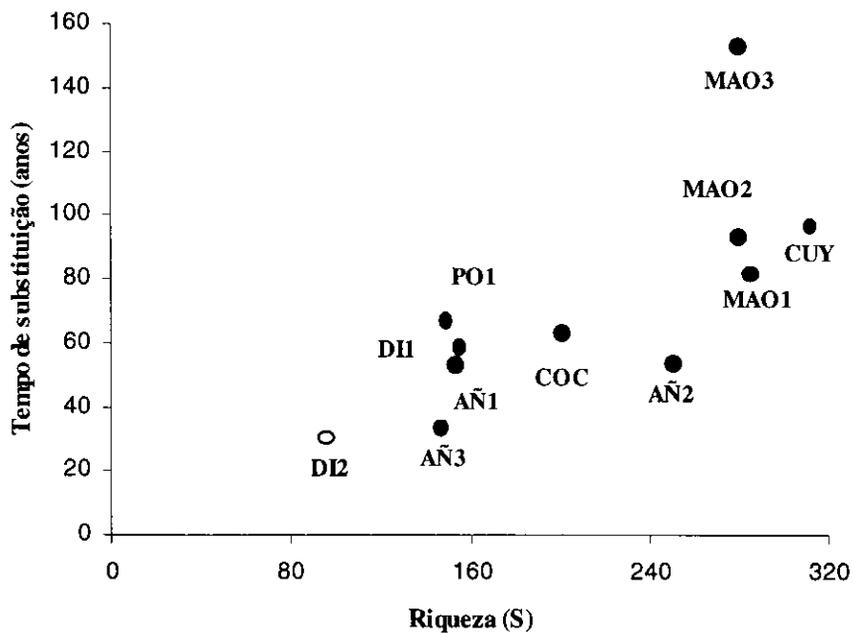


Figura 29 - Distribuição do tempo de substituição em relação a diversidade alfa, em florestas das regiões oeste e central da Amazônia. Legendas na Tabela 10.

Diferentes fatores locais e regionais podem estar regulando a diversidade, portanto generalizações nessas escalas devem ser exploradas com cuidado. Sheil (1996) chama a atenção para o fato de que a diversidade não pode ser explicada como um produto das condições correntes, a menos que estas sejam estáveis e o sistema em equilíbrio. Enquanto na escala local a riqueza pode ser uma questão de relação custo-benefício entre dispersão seguida de colonização, a disponibilidade de espécies na escala regional, resulta de processos biogeográficos e evolutivos (Bakker *et al.* 1996, Zobel 1992).

O regime de perturbação na maioria das florestas do sudoeste da Amazônia é mais intenso que em outras florestas neotropicais, sendo a floresta com bambu, uma das mais dinâmicas e pobres da Amazônia. Tanto o alto "turnover" como a baixa riqueza nessa floresta, podem estar sendo fortemente influenciadas pela história de vida de *G. weberbaueri* e seus efeitos sobre as espécies associadas.

Conforme Philips *et al.* (1994), uma floresta com "turnover" baixo de caules pode experimentar um aumento na riqueza local de espécies, quanto mais freqüentes forem as aberturas no dossel, permitindo a coexistência de uma grande variedade de espécies. Em uma floresta com alto "turnover" de caules, como a floresta com bambu, a freqüência de abertura no dossel, assim como a história de perturbações promovidas pelos eventos cíclicos de mortalidade e re-estabelecimento de *G. weberbaueri*, estariam favorecendo tanto o bambu como as espécies de crescimento rápido (dependentes de perturbações). Esse fato pode limitar a coexistência das espécies em escala local e regional, determinando a baixa diversidade dessas florestas.

Considerando a área ocupada pelas florestas com bambu no sudoeste da Amazônia, o entendimento dos processos dinâmicos locais e a influência de *G. weberbaueri* sobre a diversidade, podem ajudar na compreensão de processos regionais.

CONCLUSÕES

Guadua weberbaueri é uma espécie perene, monocárpica que domina o dossel e imprime padrões peculiares às florestas abertas no sudoeste da Amazônia. Características da história de vida desse bambu, como os eventos cíclicos de florescimento e mortalidade, promovem perturbações em larga escala, enquanto suas habilidades competitivas causam

perturbações de escala intermediária, ambas afetando a regeneração das espécies e resultando nas características estruturais da floresta.

A baixa diversidade em florestas abertas no Acre, comparada com outras florestas do sudoeste da Amazônia, parece estar sendo influenciada pela forte sazonalidade e déficit hídrico no período mais seco do ano, e especificamente no caso da floresta com bambu, um efeito adicional estaria sendo promovido pela presença de *Guadua weberbaueri*.

A dominância do bambu pode limitar o influxo de espécies arbóreas e enfraquecer a habilidade competitiva de espécies pobremente adaptadas ao ambiente, alterando a composição florística e reduzindo em quase 40% o número de espécies na amostra de um hectare, e causando uma perda na diversidade alfa, considerada uma das menores da Amazônia. O bambu também altera a estrutura da floresta, diminuindo a densidade e a área basal, reduzindo em 30-50% o potencial de armazenamento de carbono.

Além disso, a ação seletiva do bambu favorece o crescimento de espécies características dos estágios iniciais na sucessão ecológica, cujo ciclo de vida curto tem implicações diretas sobre a dinâmica da floresta. A taxa de mortalidade e o "turnover" altos, permitem caracterizar essa floresta como uma das mais dinâmicas da Amazônia.

Guadua weberbaueri atua na sucessão ecológica favorecendo direta e indiretamente as espécies de estágios iniciais e suprimindo o crescimento de espécies tolerantes à sombra, características de estágios finais de sucessão, atenuando desta forma, a substituição sequencial de espécies.

A manutenção de parcelas permanentes é importante para estudos sobre estrutura e dinâmica das florestas, pois fornecem uma descrição da dinâmica individual das espécies ao longo do tempo, permitindo a distinção entre padrões e flutuações no desenvolvimento da comunidade.

CAPÍTULO 5

Padrões espaciais e temporais da floresta com bambu detectados através de imagem de satélite

INTRODUÇÃO

Representando aproximadamente 40% do que resta das florestas tropicais do mundo (Peres 2001), a Amazônia Brasileira concentra uma imensa riqueza florística e uma diversidade alta de espécies arbóreas. Esta diversidade está imersa e associada à uma paisagem virtualmente heterogênea em qualquer escala de resolução, envolvendo um mosaico de diferentes formas de relevo e tipologias florestais, cujos limites ou bordas normalmente constituem gradientes indistintos ou formas descontínuas.

Frente à complexidade dos padrões espaciais e temporais dos sistemas do trópico úmido, os ecólogos tendem a olhar para os padrões e a dinâmica de sistemas ecológicos dentro de habitats relativamente homogêneos, especialmente no hemisfério norte.

Em uma área natural como a Amazônia, o caráter espacial e estrutural variável dos ambientes permitiu uma classificação satisfatória da vegetação em grande escala. Veloso *et al.* (1991) distinguiram fisionomicamente as florestas de terra firme entre aquelas com dossel aberto (árvores espaçadas) e mais sazonais com 2-4 meses secos, ou floresta aberta, e aquelas com dossel fechado, ou floresta densa. Enquanto as florestas densas são localizadas mais ao norte da Bacia, onde o clima caracteriza-se pela ausência de um período biologicamente seco, excepcionalmente com dois meses de umidade escassa, as florestas abertas distribuem-se ao longo do arco mais ao sul, constituindo a primeira zona da transição para o cerrado (IBGE 1997), em regiões onde o período de clima seco varia de 2-4 meses, e cuja fisionomia é marcada pela dominância de formas de vida como palmeiras, bambus e cipós.

Nas últimas décadas o uso de ferramentas como sensoriamento remoto -- em particular, imagens do satélite Landsat com seu sensor Thematic Mapper (TM) --, sistema de informações geográficas e estatística espacial tem sido eficaz no mapeamento de padrões espaciais em grande escala (Richards 1986, Levin 1992), na identificação e monitoramento de tipologias florestais (Goodchild 1994, Ravan & Roy 1997),

perturbações naturais nas florestas (Nelson 1994), mudanças fenológicas (Reed *et al.* 1994), e no mapeamento dos padrões de diversidade (Lauver 1997, Tuomisto 1998), mas questões ecologicamente importantes, como por exemplo, a natureza das bordas e os limites geográficos entre os sistemas, nem sempre são aparentes.

O padrão espacial da vegetação pode ser relativamente estático em uma grande escala de tempo, mas o mesmo não ocorre com a estrutura de muitos ambientes associados aos diferentes tipos florestais. A floresta aberta com bambus arborescentes do gênero *Guadua*, no sudoeste da Amazônia distingue-se, quanto à estrutura e a dinâmica, de outras tipologias florestais, em função dos efeitos diretos e indiretos do bambu e sua história de vida, sobre as características da vegetação (Silveira 1999). O bambu reduz a área basal da floresta e a densidade de árvores do dossel (Oliveira 2000) e sua mortalidade cíclica promove a abertura de grandes clareiras, favorecendo o crescimento de árvores típicas dos estágios iniciais na sucessão secundária. A presença de espécies com ciclo de vida menor que aquele apresentado pelas espécies tolerantes à sombra, acelera a taxa de substituição de árvores nesse tipo de ambiente (Capítulo 4).

Dominando a paisagem e associada com a floresta com palmeiras, a floresta com bambu representa mais de 50% da cobertura florestal do Acre (Governo do Estado do Acre 2000). As manchas contendo bambu maduro são reconhecidas facilmente a partir das imagens Landsat (Nelson 1994), pois a densa folhagem do bambu reflete o infra-vermelho próximo e médio (bandas TM4 e TM5) mais que outras espécies. Esse fato permite sua distinção no mosaico de manchas que formam a paisagem regional, sendo possível distinguir entre manchas de floresta com bambu e sem bambu, assim como seus limites, embora tais bordas se tornem indistintas nos primeiros anos de recuperação do bambu, após um evento de mortalidade sincronizada.

O padrão de coloração das imagens de satélite é criado por diferenças locais na maneira como a cobertura do solo reflete a luz solar, e depende das variações estruturais da vegetação. As imagens permitem o monitoramento de mudanças espaciais e a identificação de agentes causadores das mudanças (físicos ou biológicos), e quando analisadas em seqüência temporal permitem identificar padrões temporais em várias escalas.

Nesse contexto, que fatores estariam limitando a distribuição da floresta com bambu? Qual a natureza das bordas entre esta floresta e as florestas vizinhas? O que há de diferente na borda dessa floresta que limita sua expansão?

Os limites ou as bordas das manchas de vegetação podem ser críticos no controle do fluxo de organismos e nutrientes e o que ocorre nas bordas pode ter um efeito importante tanto na dinâmica dentro das manchas como entre manchas.

Tendo a paisagem, e mais especificamente a borda entre tipos de floresta como foco de acompanhamento sistemático, este estudo tem por objetivo identificar padrões temporais e espaciais na floresta com dominância de bambus arborescentes do gênero *Guadua*, investigando a natureza das bordas dessa fito-fisionomia na paisagem do sudoeste da Amazônia, através de interpretações visuais de imagens Landsat e observações de campo.

ÁREA DE ESTUDOS E MÉTODOS

A identificação dos padrões espaciais e temporais foi efetuada a partir das cenas 002-066 e 003-066 do satélite Landsat, que cobrem a região leste do Acre e o oeste do Amazonas, e das cenas 004-066w (quadrante localizado no meio da parte esquerda da cena), 005-066s (quadrante do meio da parte inferior da cena) e 006-065, correspondentes à faixa oeste do Acre (Figura 30).

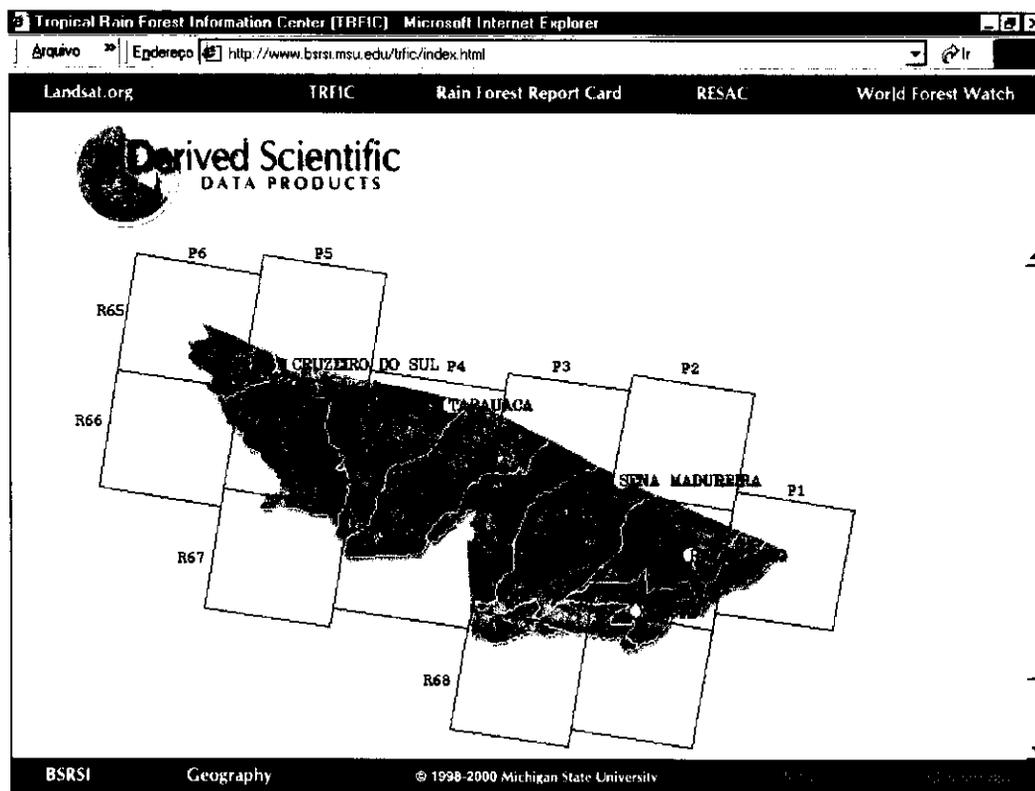


Figura 30 – Localização das cenas utilizadas na interpretação das imagens do satélite Landsat TM. Fonte: www.bsrsi.msu.edu/trfic/index.html

As duas primeiras cenas foram obtidas originalmente do INPE e constam de acervos da Fundação de Tecnologia do Estado do Acre (FUNTAC) e do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA) e as três seguintes cedidas por J.R. dos Santos do INPE.

As cenas do satélite Landsat TM foram examinadas na forma de diferentes composições falsa-cor das bandas 3, 4 e 5, que correspondem às faixas do visível-vermelho, infravermelho-próximo e infravermelho-médio, respectivamente. Uma cena abrange aproximadamente 185 x 185 km e os quadrantes 96 x 96 km. Para a interpretação da cena 002-066 foi utilizada uma seqüência temporal formada por duas imagens (1988 e 1996) e uma seqüência temporal do quadrante 002-066c (quarto inferior esquerdo da cena), formada por seis datas correspondentes ao período de 1987-1997; da cena 003-066, uma imagem de 1988; dos quadrantes 004-066w e 005-066s, imagens de 1996; e da cena 006-065, uma seqüência formada por duas imagens (1996 e 1998).

Algumas das imagens foram interpretadas visualmente sob supervisão de B. Nelson e alunos de pós-graduação do Departamento de Ecologia do INPA, pioneiros na observação de padrões aqui apresentados (Oliveira 2000, Smith 2000, Vidalenc 2000), sendo posteriormente efetuadas observações de campo para comprovar os padrões encontrados.

Observações de campo cobriram especialmente a região de Sena Madureira e Manoel Urbano, municípios localizados ao longo da BR 364, e registros pontuais foram efetuados em outras localidades na bacia do Rio Purus (Rios Purus, Chandless, Iaco e Macauã) e da bacia do Rio Juruá (Rios Juruá, Tejo, Bagé, Juruá-Mirim e Branco).

Na interpretação das imagens buscou-se identificar formas físicas relacionadas com o relevo e distinguir mudanças nos padrões espectrais coincidentes com diferentes tipos de borda, que indicassem limites na distribuição geográfica da floresta com bambu. A interpretação da série temporal também buscou identificar eventos relacionados com o florescimento e mortalidade dos bambus.

As espécies de *Guadua* observadas foram identificadas por especialista no grupo, e na maioria dos casos, vegetativamente no campo.

As cenas foram originalmente gravadas em formato TIFF, recortadas, e o contraste ampliado através do programa Adobe Photoshop®, sendo posteriormente convertidas em formato JPEG.

RESULTADOS E DISCUSSÃO

Borda topográfica-edáfica

A floresta com bambu ocorre sobre os sedimentos da Planície Amazônica, e -- principalmente -- nas terras firmes baixas e colinosas da Depressão Rio Acre-Rio Javari (Melo *et al.* 1976). A Planície Amazônica é representada pelas planícies fluviais inundáveis, formadas pela deposição periódica de sedimentos transportados pelas águas dos rios, e pelos remanescentes de sedimentos antigos fluviais e marinhos que passaram por movimentos tectônicos basculantes, e diferentes graus de lixiviação, entalhamento, e pediplanação. A Depressão Rio Acre-Javari é uma extensa superfície rebaixada e suavemente inclinada, formada por processo de erosão mecânica e caracterizada pela ocorrência de colinas de topo pouco convexo separadas por vales.

Na transição dos vales e vertentes destas paisagens para os platôs mais dissecados e topograficamente mais altos dos interflúvios tabulares do Planalto Rebaixado da Amazônica Ocidental, a densidade de bambu na comunidade é controlada por um gradiente topográfico-edáfico. Onde os platôs são mais contínuos, o bambu sofre exclusão completa. Tal exclusão foi detectada na cena 002-066, que mostra bordas nítidas entre a floresta com bambu e sem bambu, à nordeste de Sena Madureira (Figura 31).

Vidalenc (2000) concluiu que o solo das vertentes e fundo de vales na paisagem colinosa da Depressão Rio Acre-Javari é do tipo Vertisol, mais fértil (quando não álico) e pouco permeável, sendo preferidos por *Guadua*. Os Vertisolos -- também conhecidos como Cambissolos -- são compostos por argilas contráteis que se expandem durante o período chuvoso e se contraem durante períodos mais secos do ano, formando fissuras e tornando-se quebradiços. Nos interflúvios o solo é mais arenoso ou micro-agregado, drenado e mais lixiviado, resultando em uma borda de exclusão total do bambu claramente edáfica.

Além da borda envolvendo floresta com bambu e sem bambu, existe internamente na floresta com bambu, um outro tipo de borda envolvendo uma variação na densidade do bambu, ligada à topografia e solo. Em geral tais bordas são difusas, ocorrem em relevo colinoso e dentro das mesmas populações de *Guadua*. Esse padrão foi documentado na região do Rio Branco, observado na região do alto Tejo e Chandless e detectado em imagens da região de Sena Madureira, tanto para *Guadua weberbaueri* como para *G. sarcocarpa*.

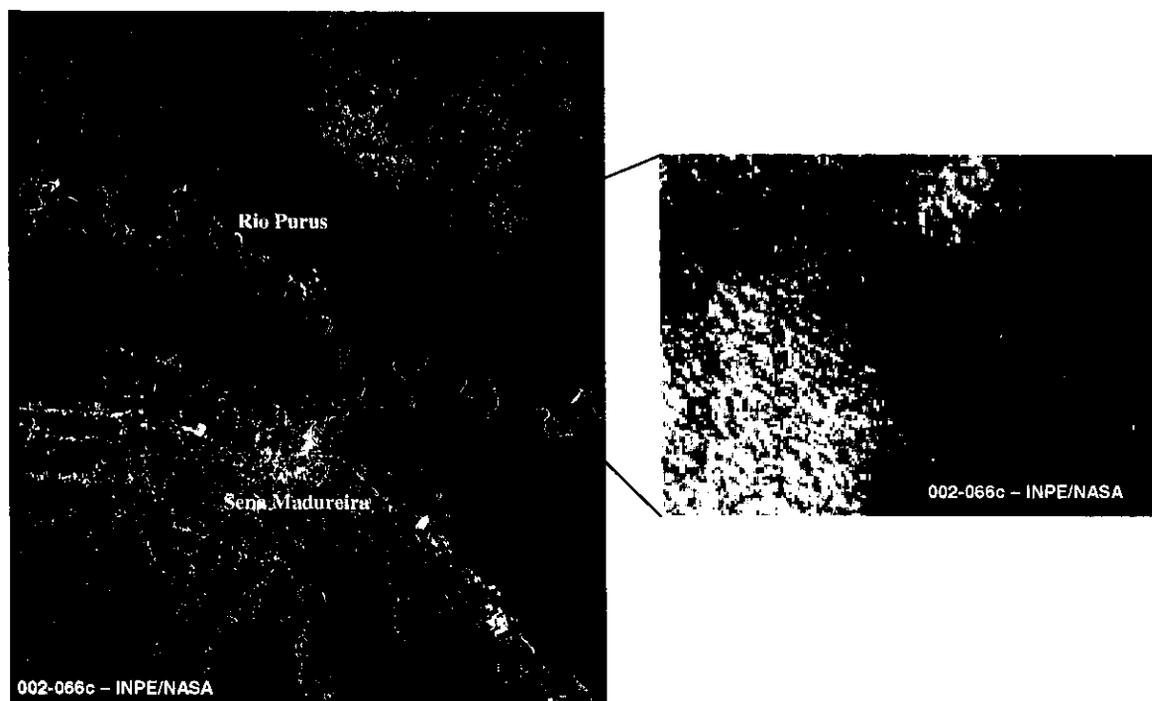


Figura 31 – Bordas com controle topográfico à nordeste e noroeste de Sena Madureira. Tonalidade ciano-claro na imagem da direita indica bambu vivo na Depressão Rio Acre-Javari e tonalidade vermelho-escuro indica floresta sem bambu no Planalto Rebaixado da Amazônia Ocidental. Imagem esquerda - composição falsa cor das bandas 3-4-5 (B-G-R) do satélite Landsat TM) em data pós-mortalidade, regeneração do bambu quando este não é facilmente distinguido; imagem direita - composição falsa cor das bandas 5-5-4 (B-G-R) em data pré-mortalidade, com bambu maduro facilmente visualizado. Fonte: INPE.

Em floresta com bambu associada com floresta com palmeiras na margem esquerda do Rio Branco, afluente do Rio Juruá-mirim, a densidade de colmos de *G. sarcocarpa* apresentou uma correlação negativa com a densidade de caules de dicotiledôneas arbóreas e palmeiras ($R^2 = -0,5$), sendo que o bambu apresentou maior densidade nas parcelas ao longo da vertente e fundo de vale que no alto das colinas (Figura 32).

A densidade de colmos também varia ao longo do relevo colinoso da Depressão Rio Acre-Javari, sendo superior nas vertentes e fundos de vale e menor no alto das colinas. Com a diminuição na densidade dos colmos e o aumento no número de árvores maiores, a cobertura florestal no alto das colinas torna-se mais densa, adquirindo uma tonalidade escura nas imagens falsa-cor do tipo 345/BGR. O aumento na densidade dos colmos nas vertentes e fundos de vale é representada pela tonalidade amarela clara na composição colorida das imagens, quando o bambu está vivo, e castanha clara quando o bambu morreu recentemente (Figura 33).

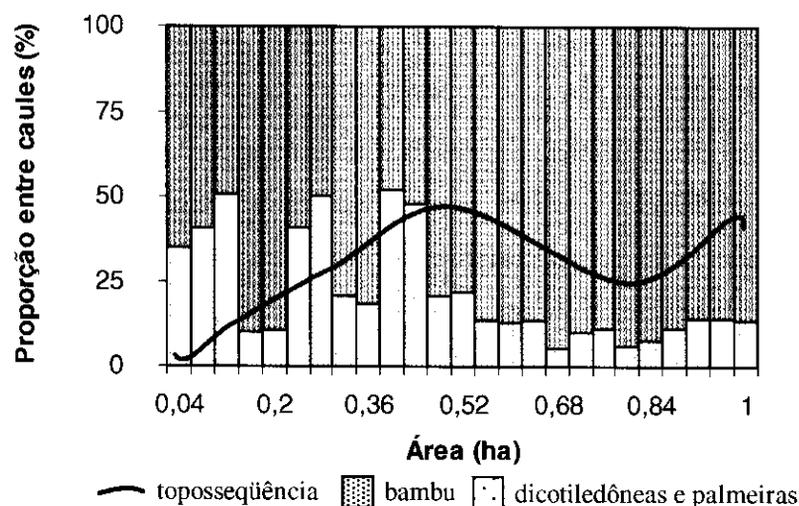


Figura 32 – Variação na proporção de colmos de *Guadua sarcocarpa* (DAP $\geq 2,5$ cm) e caules de dicotiledôneas e palmeiras (DAP ≥ 10 cm) em relação à topossequência (linha cheia indica variação na topografia). As parcelas de 20 x 20 m foram distribuídas seqüencialmente em um transecto de 500 m em floresta com bambu associada com floresta de palmeiras. Margem esquerda do Rio Branco, bacia do Alto Juruá, município de Porto Valter-AC.

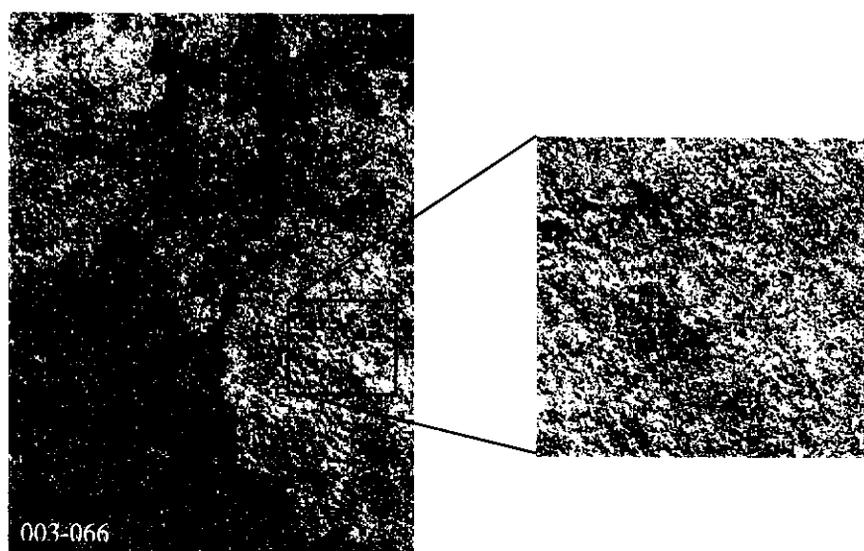


Figura 33 – Bordas difusas dentro da floresta com bambu, controladas pela topografia e solo, na superfície colinosa da Depressão Rio Acre-Javari, margem esquerda do Rio Purus, sudoeste de Sena Madureira. Composição falsa cor das bandas 3-4-5 (B-G-R) do satélite Landsat TM. Fonte: INPE. Áreas escuras = pouco ou nenhum bambu no dossel; áreas amarelo clara = densidade alta de bambus vivos no dossel; castanho claras = mortalidade sincronizada muito recente do bambu.

Topossequências estudadas pelo INPA dentro do Projeto RECA, no município de Nova Califórnia-RO (E. Barros, com. pess. a B. Nelson) tem solos mais lixiviados e melhor drenados nos altos das colinas, mais argilosos e impermeáveis nas vertentes.

Aparentemente, a erosão mecânica expôs o horizonte C com suas argilas expansivas e sazonalmente impermeáveis nestas vertentes e o bambu prefere (ou tolera melhor) estes solos vérticos (cf. Vidalenc 2000). O exame deste tipo de paisagem em partes da imagem Landsat fora da área de ocorrência de bambu demonstra também uma maior deciduidade das árvores dicotiledôneas nas vertentes durante a estação seca, indicando que a floresta em solos vérticos sofre maior estresse hídrico. O bambu nunca se torna decíduo, mesmo no verão mais seco, tendo, portanto, maior tolerância ao estresse hídrico.

Borda não topográfica-edáfica

Há casos em que os limites entre floresta com bambu e sem bambu não estão relacionados com características topográficas ou edáficas. A cena 003-066 de 1988 mostra que as bordas entre estas florestas no sudoeste de Sena Madureira são circulares (Figura 34).

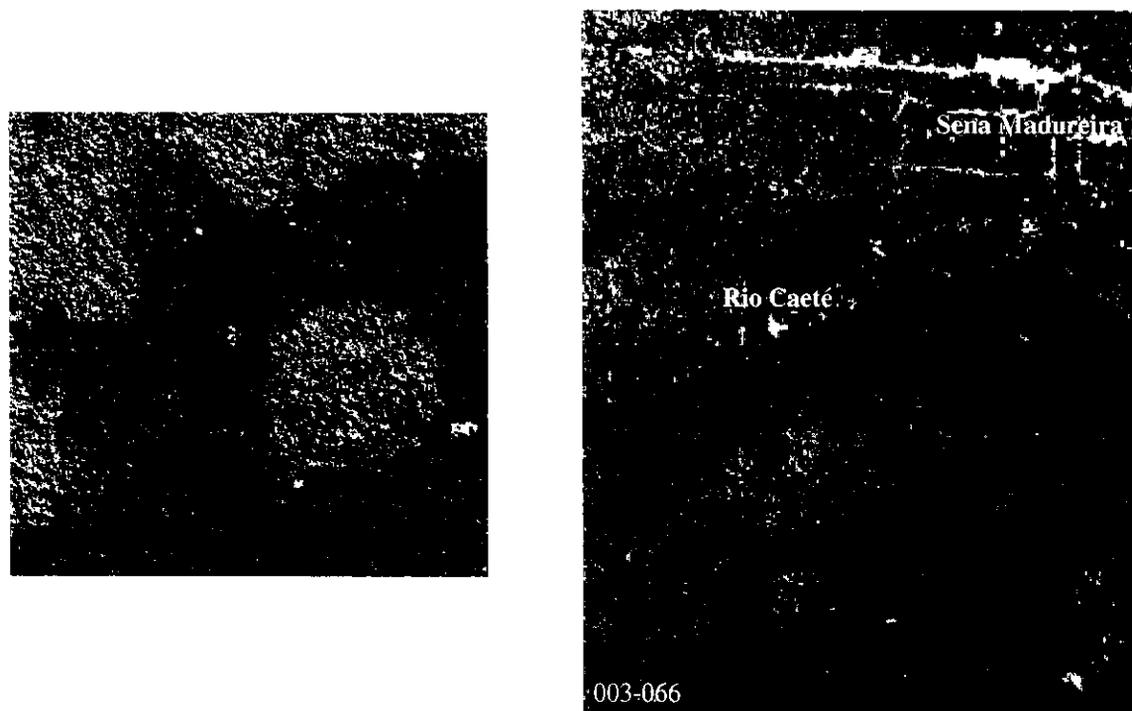


Figura 34 – Borda circular não controlada pela topografia, entre floresta com bambu (tonalidade castanha clara; bambu que sofreu mortalidade recente) e sem bambu (tonalidade verde escura), no sudoeste de Sena Madureira. Composição falsa cor das bandas 3-4-5 (B-G-R) do satélite Landsat TM. Fonte: INPE

O formato circular das bordas representa o limite atual de expansão do bambu, via crescimento vegetativo. Conforme os resultados discutidos no capítulo 2 e das

investigações dos efeitos da perturbação sobre a abundância, biomassa e arquitetura de *G. weberbaueri*, por Smith (2000), o bambu pode expandir sobre a floresta através da formação de clareiras, causadas pelo próprio bambu que escala as árvores (ver capítulo 4), mas por ser lenta, a expansão não é perceptível em grande escala e num período curto.

Além da competição direta e do peso do bambu sobre as árvores, o fogo pode estar relacionado com a expansão do bambu na paisagem em grande escala. A forma circular da borda levou Nelson & Irmão (1998) a postularem uma relação com fogo pretérito, pois os limites de incêndios na Amazônia tem esta forma, quando uma chuva repentina e forte os apaga. Bordas circulares formadas pela ação do fogo nas florestas com bambu são congruentes com as bordas circulares observadas em outras florestas amazônicas que sofreram ação do fogo (Smith 2000). A taxa de expansão do bambu teria de ser extraordinariamente rápida -- na ordem de vários quilômetros por mês -- para colonizar de uma só vez uma grande mancha de queimada antes da regeneração da floresta. Entretanto, a expansão do fogo e do bambu poderiam ocorrer progressivamente com sucessivos incêndios que expandiriam de maneira incremental e concêntrica o limite da floresta aberta e bambu dominada, mais suscetível ao fogo.

Relatos colhidos por B. Nelson no seringal Oriental, próximo à Manoel Urbano, revelaram que a mortalidade sincronizada do bambu forneceu combustível suficiente para que a floresta com bambu permanecesse pegando fogo por um período de um mês na área.

Borda entre populações com diferentes datas de mortalidade

Dependendo da fase do ciclo de vida de *Guadua*, as florestas com bambu apresentam diferentes tonalidades nas imagens de satélite. Quando vivos e maduros, a densa folhagem dos bambus reflete o infravermelho próximo e médio, e a floresta apresenta uma tonalidade amarela ou verde clara em composições falsa cor onde estas duas bandas são carregadas nos canais verde e vermelho, respectivamente. Quando o bambu morre, os ramos ficam sem folhas e secos, e a imagem adquire uma tonalidade avermelhada ou castanha clara, já que elementos não fotossintetizantes refletem a faixa do infravermelho médio, representado pela tonalidade vermelha na composição colorida das imagens. Alguns meses após a mortalidade, esse material morto cai do dossel e as clareiras ocupadas pelo bambu são sombreadas pelas árvores, havendo uma diminuição da refletância na faixa infravermelha média, e por isso a tonalidade da floresta torna-se verde escura, semelhantemente à floresta sem bambu. Quando as plantas

de *Guadua* originadas de semente crescem, tornando-se mais adensadas e altas, a imagem novamente adquire a tonalidade amarela clara. Perto de Sena Madureira, este estágio é atingido 10 a 15 anos após a floração sincronizada, embora a taxa de recuperação/adensamento do bambu possa variar localmente.

Em função da variação nos padrões de refletância associados com o ciclo de vida de *Guadua*, além das bordas controladas ou não pela topografia e solos, a floresta com bambu também apresenta bordas temporais internas, perfeitamente detectáveis. As populações de *Guadua* apresentam periodicidade de florescimento e mortalidade muito diferentes, e a mortalidade parece envolver populações numerosas, sendo possível observar manchas de grandes extensões com padrões de coloração distintos das manchas vivas, que completam esse processo em escala de poucos anos. Muitas áreas podem estar cobertas com floresta homogeneamente dominada por bambu em um ano, e então mostram apenas uma parte dessa área morrendo um ano depois.

A seqüência temporal (1988-1989) do quadrante 002-066c (Figura 35) mostrou à nordeste de Sena Madureira, duas bordas arredondadas e abruptas entre florestas com bambu morto e outras, formadas por populações *G. weberbaueri*, que permanecem vivas por meses, na seqüência temporal. Em outras bordas semelhantes, detectadas em outras cenas, a segunda população morre anos após a primeira.

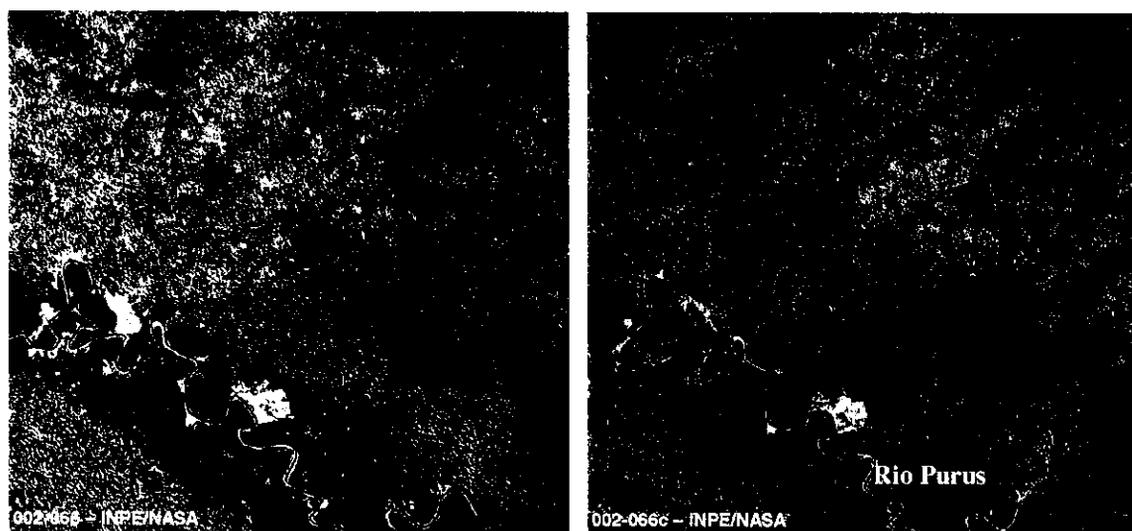


Figura 35 - Bordas arredondadas e abruptas formadas pela assincronia na mortalidade de populações de *Guadua*, em floresta com bambu localizada no terreno colinoso da Depressão Rio Acre-Javari, margem esquerda do Rio Purus, nordeste de Sena Madureira. A tonalidade castanha avermelhada indica floresta com bambu recém morto e a tonalidade amarelo clara corresponde a floresta com bambu vivo. Composição falsa cor das bandas 3-4-5 (B-G-R) do satélite Landsat TM. Fonte: INPE

A tonalidade castanha avermelhada no canto inferior direito da imagem de 1988 (cena 002-066c) indica a presença de vegetação não fotossintetizante na paisagem colinosa da Depressão Rio Acre-Javari (bambu morto ainda presente no dossel). A tonalidade verde clara na parte superior, é um sinal da alta refletância do infra-vermelho próximo pela densa folhagem de populações vivas de *Guadua*. Na imagem de 1989 a tonalidade vermelha progride, indicando um avanço na mortalidade em populações que estavam vivas em 1988. A tonalidade verde em 1989 da mancha morta em 1988, indica vegetação sem bambu maduro.

Como as manchas cobrem milhares de quilômetros quadrados e as plantas reproduzem-se sexualmente em escala de tempo de décadas, a expansão vegetativa sobre tal grande área em um único ciclo de vida é improvável. De fato, as manchas não são clones, mas sim populações de genets distintos sempre oriundos de sementes, conforme constatado por Smith (2000) e no capítulo 2 desta tese.

Nelson & Irmão (1998) sugeriram que a pequena assincronia (~12 meses na Figura 35) entre as manchas pode ser resultado de fogos separados no passado, que teriam reajustado o relógio fenológico das manchas. Moradores entrevistados não apoiaram esta hipótese, afirmando que os bambus rebrotados após fogo em capoeira ou margem da pastagem acabam morrendo em sincronia com o bambu na floresta próxima. Alternativamente, duas populações adjacentes, internamente sincronizadas mas assíncronas entre si, podem ter estabelecidos seus relógios fenológicos quando separadas e posteriormente expandidas até se contactarem. A borda nítida bem como a assincronia entre as duas populações seriam mantidas pelas mesmas pressões evolutivas postuladas por Janzen (1976) quando tentou explicar a sincronia interna. Sementes da primeira população a morrer podem ser dispersas para dentro da segunda população e colmos jovens também podem se infiltrar, mas ambas estariam em desvantagem competitiva na sombra dos bambus adultos que ainda não morreram na segunda população. Da mesma forma, quando esta segunda população morre, suas plântulas e colmos que eventualmente se infiltrarem na área da primeira população, estariam em desvantagem competitiva frente a uma *cohort* de plantas jovens já estabelecidas e mais avançadas no seu crescimento.

CONCLUSÕES

A paisagem no sudoeste da Amazônia é formada por um mosaico vegetacional onde predomina a floresta aberta com bambu arborescente do gênero *Guadua*, freqüentemente encontrada em associação com a floresta com palmeiras.

As imagens Landsat detectam limites entre as florestas com bambu e sem bambu e variações na geometria das bordas entre as florestas, permitindo identificar a natureza física das transições entre florestas, reguladas por uma mudança abrupta no gradiente topográfico-edáfico, possivelmente associado com diferentes graus de intemperização do solo.

O sensor orbital Landsat detecta na floresta com bambu um tipo de borda internamente difuso, em função da variação na densidade dos colmos das partes mais altas das colinas para as vertentes e fundos de vale, também em resposta ao gradiente topográfico-edáfico.

As transições onde a borda das manchas é circular, como aquelas encontradas à sudoeste de Sena Madureira, não podem ser explicadas através deste gradiente, e nestes casos, provavelmente ou o fogo pretérito foi o agente atuante, favorecendo a expansão do bambu, ou a simples expansão competitiva, sem fogo, ainda está em curso.

O mapeamento das manchas de vegetação e a identificação dos limites de sua distribuição assim como das formas de controle, ajudam no reconhecimento de padrões espaciais e temporais apresentados pela floresta, permitindo associar mecanismos ocorrendo em determinadas escalas, com padrões detectados em outras.

CAPÍTULO 6

História de vida de *Guadua weberbaueri*: mecanismos biológicos e padrões ecológicos nas diferentes escalas

INTRODUÇÃO

Silveira (1999) descreveu aspectos da história de vida de *Guadua weberbaueri* e suas relações com a dinâmica florestal, através de um modelo ecológico conceitual. O modelo descreveu etapas do ciclo de vida de *Guadua weberbaueri*: florescimento, mortalidade, regeneração, crescimento, estabelecimento e dominância do bambu. Os processos relacionados com as mudanças fisionômicas e estruturais da floresta pós-mortalidade, a facilitação do estabelecimento de espécies de estágios iniciais de sucessão secundária, e os efeitos potenciais da dominância do bambu sobre a floresta foram descritos no modelo.

Adicionalmente, o presente estudo gerou novos resultados e traz à luz a importância dos padrões e processos que ocorrem em diferentes escalas ecológicas. Deste modo, o modelo proposto anteriormente (Silveira 1999) será complementado através do detalhamento de alguns padrões outrora observados, especialmente na escala da comunidade ecológica. Busca-se particularmente relacionar os padrões que ocorrem nesta escala com mecanismos que ocorrem nas outras escalas.

A HISTÓRIA DE VIDA DE *GUADUA WEBERBAUERI*

Guadua weberbaueri floresce de forma gregária em ciclos de 29 à 32 anos. Após a reprodução, a mortalidade é sempre total; embora eventos esporádicos de florescimento que abrangessem apenas uma parcela das plantas de uma dada população, tenham sido observados na região de Rio Branco (observação pessoal). O bambu frutifica produzindo uma grande quantidade de cariópses (sementes), ricas em carboidratos, que atraem muitas espécies animais. Apesar da predação intensa, muitas delas germinam, provavelmente em função da saciação dos predadores (Janzen 1976). A densidade de plântulas é alta assemelhando-se a um campo de arroz, mas logo nos primeiros anos após a germinação, há mortalidade intensa e o desenvolvimento é lento.

A mortalidade de *Guadua weberbaueri* promove a abertura de grandes clareiras, uma diminuição na densidade do subosque e do dossel, e conseqüentemente um aumento na variação horizontal da intensidade luminosa e da temperatura, no nível do solo. Toneladas de biomassa morta são depositadas de uma única vez, e uma grossa camada de liteira forma-se no solo da floresta. A decomposição de folhas e ramos é rápida, embora uma camada de colmos cubra o solo por quase três anos.

As grandes clareiras deixadas pelo bambu são rapidamente ocupadas por lianas como *Acacia* spp., *Uncaria guianensis*, *Celtis schipii* e *Bauhinia* spp., arbustos de crescimento rápido (*Piper* spp. e *Acalipha* spp.) e bambus herbáceos escandentes do gênero *Olyra*. Estes bambus herbáceos são espécies pioneiras características das fases iniciais da sucessão ecológica, predominando em algumas áreas que sofreram mortalidade no leste do Acre.

Quando a mortalidade é parcial, os clones remanescentes continuam a colonização da área através do crescimento vegetativo. Aproximadamente 10 anos após a germinação, *G. weberbaueri* já possuirá clones com até 30 m de diâmetro. A arquitetura clonal de *G. weberbaueri* favorece a ocupação do espaço horizontal, enquanto o hábito trepador permite que o bambu escale grandes árvores do dossel. Durante o período mais chuvoso, a taxa de crescimento relativo dos colmos é alta, o bambu produz densa folhagem e ultrapassa o subosque em apenas três meses. Na ausência de uma árvore para escalar, os colmos se curvam formando emaranhados densos sobre as árvores do subosque. Quando há chuvas e ventos fortes, o peso do bambu sobre a copa das árvores promove danos mecânicos e a sua queda. Vento, chuva e lianas são comumente apontados como agentes causadores da queda de árvores em florestas neotropicais (Brokaw 1982, Putz *et al.* 1983, Putz 1984). O desenvolvimento rápido dos colmos e ramos secundários permite que o bambu preencha essas clareiras, mais rapidamente do que qualquer outra espécie arbórea vizinha, competindo diretamente com as espécies de crescimento rápido.

EFEITOS DIRETOS E INDIRETOS DE *GUADUA WEBERBAUERI* SOBRE A COMUNIDADE

Efeitos indiretos

Acúmulo de liteira após a mortalidade

A liteira funciona como uma barreira para a germinação de várias espécies arbóreas (Vázquez-Yanes & Orozco-Segovia 1992). Tanaka (1988) verificou que a barreira formada

pela liteira de *Sasa* sp., um bambu que domina o subosque de algumas florestas no Japão, inibe o recrutamento de árvores durante sua fase de estabelecimento. *Guadua weberbaueri* pode influenciar indiretamente a germinação de sementes e o estabelecimento das plântulas, especialmente durante a mortalidade, quando a liteira formada por folhas, ramos e colmos do bambu ultrapassa 50 cm de espessura. Além das alterações estruturais, o acúmulo de liteira pode afetar o ciclo de nutrientes e a microbiota do solo (G. Andrade comunicação pessoal), e provavelmente o funcionamento do sistema.

Escala e intensidade das perturbações

As perturbações reduzem a habilidade competitiva de espécies dominantes (Pickett 1980) e geram habitats sucessionais recentes e seletos para plantas com ciclo de vida curto, crescimento e reprodução rápidas, além de afetar vários outros atributos fisiológicos da história de vida das espécies (Bazzaz 1979, 1987). Perturbações endógenas ou exógenas influenciam a interação entre as espécies (McCook 1994) e alteram as taxas de nascimento e mortalidade dos indivíduos presentes na comunidade (Petraits *et al.* 1989), alterando aspectos estruturais da floresta.

Algumas perturbações estão limitadas a certas porções do gradiente ambiental, e outras tem um grande efeito sobre condições particulares de recursos. Nesse contexto, o padrão temporal das mudanças na fisionomia e na estrutura das florestas com bambu, aparentemente está associado com as perturbações endógenas em diferentes escalas, promovidas por *G. weberbaueri*. Enquanto as perturbações em larga escala são promovidas por eventos cíclicos de florescimento e subsequente mortalidade do bambu (29-32 anos), as perturbações de escala intermediária advém das habilidades competitivas dessa espécie na ocupação do espaço e na dominância do dossel.

A mortalidade de *Guadua weberbaueri* promove um regime de perturbação cíclico de grande magnitude, congruente com o tamanho das manchas, identificada no nível de paisagem e com uma freqüência que segue o ritmo da senescência do bambu. Por isso pode ser considerada uma perturbação mais intensa do que as perturbações contínuas, de escala intermediária, relacionadas ao papel de *G. weberbaueri* na dinâmica de clareiras.

Em ambos os casos, os regimes de perturbação promovidos pelo bambu tem um efeito indireto sobre as características da comunidade, afetando os processos relacionados com

a regeneração das espécies, e selecionando alguns membros da comunidade em detrimento de outros.

Efeitos diretos

Estrutura florestal

Os efeitos da mortalidade do bambu sobre a fisionomia e a estrutura da floresta (abertura do dossel, variação na luminosidade e temperatura) podem afetar a regeneração das espécies arbóreas. Esse fato pode ser compreendido através da comparação da variação temporal na densidade de árvores em florestas com bambu, conhecendo-se previamente a história de mortalidade de *Guadua weberbaueri*. Na região do alto Rio Macauã, município de Sena Madureira, Miranda & Diógenes (1998) encontraram uma densidade menor de árvores na classe de 2,5-10 cm de diâmetro à altura do peito na floresta com bambu, quando comparada com a floresta sem bambu. Aproximadamente 150 km à nordeste, Oliveira (2000) encontrou mais árvores entre 2,5-10 cm na floresta com bambu. Através de imagens Landsat de 1999, Oliveira (2000) verificou que a floresta com bambu, estudada por Miranda & Diógenes (1998), viria a morrer dois anos após aquele estudo, indicando, portanto, que *G. weberbaueri* estava no auge do seu desenvolvimento, enquanto que na floresta estudada pela autora, o bambu morreu em 1988. Passados apenas 9 anos desse evento de mortalidade, a floresta adquiriu o padrão espectral de uma floresta com bambu “madura”, indicando alta densidade de bambu no dossel.

Quando o bambu morre, tanto o dossel quanto o subosque tornam-se mais abertos, propiciando condições micro-climáticas favoráveis para as espécies de estágios iniciais de sucessão, que livres dos efeitos diretos do bambu, podem crescer por um período aproximado de 10 anos, quando a floresta atinge o padrão espectral de floresta “madura”.

As análises de crescimento efetuadas por Miranda & Valentin (2000) mostraram que em 4 anos, *Acacia polyphylla* apresentou um incremento médio em altura de 2,66 m. Considerando 15 anos como o tempo mínimo para que o bambu domine a área, *A. polyphylla* não teria dificuldades em se estabelecer no dossel, livre da influência do bambu, mas *Cedrela odorata* e *Aspidosperma vargasii*, por apresentarem um incremento médio de 0,47 m e 0,74 m (Miranda & Valentin 2000), sofreriam os efeitos diretos da cobertura do bambu.

As árvores que hoje ocupam o dossel da floresta com bambu no seringal Dois Irmãos, como *Acacia polyphylla*, *Zanthoxylum rhoifolium* e *Erythrina fusca*, provavelmente fazem parte do evento de regeneração que resultou da mortalidade de *G. weberbaueri*, ocorrida entre 1988-1990, ou são árvores estabelecidas acima da região afetada pela cobertura do bambu, antes da mortalidade.

O retorno do domínio do bambu imprime um padrão estrutural à floresta, cujas causas podem estar associadas preponderantemente com a supressão da regeneração de espécies arbóreas e com as perturbações provocadas pelo bambu. Bambus arbustivos ou arbóreos suprimem a regeneração de árvores no Japão e China (Nakashizuka 1988, Makita 1992, Makita *et al.* 1993, Yamamoto *et al.* 1995, Taylor *et al.* 1991, Taylor & Qin 1992), no sudoeste da Ásia e Panamá (Wong 1991), e no Chile (Veblen 1982).

Além das adaptações fisiológicas requeridas pelas espécies arbóreas associadas com o bambu, elas necessitam estar adaptadas às características dos Vertissolos. A presença de argilas contráteis faz com que esses solos se tornem mais encharcados durante o período chuvoso e mais quebradiços nos meses mais secos do ano (Vidalenc 2000), o que tem fortes implicações para a sustentação das árvores, que necessitam de uma sistema radicular adaptado tanto ao encharcamento como ao solo quebradiço.

Redução da biomassa e aceleração do "turnover" da floresta

Guadua weberbaueri atua na estruturação da comunidade como um agente redutor da biomassa florestal. O estudo de Oliveira (2000), abrangendo caules com DAP $\geq 2,5$ cm amostrados em floresta com e sem bambu, mostrou que o bambu promove uma redução de 30% na área basal da floresta. Considerando as árvores com DAP ≥ 10 cm, *Guadua weberbaueri* reduziu em até 50% esse atributo da comunidade na floresta com bambu na Reserva Extrativista Chico Mendes, quando comparada com a floresta com palmeiras. Torezan & Silveira (2000) desenvolveram uma equação para o cálculo da biomassa viva acima do solo (BVAS) de *G. weberbaueri*. Combinando-a com uma equação geral para espécies arbóreas, mostraram que em uma parcela de floresta com bambu de 3.000 m², considerando caules com DAP $\geq 2,5$ cm, *G. weberbaueri* alcançou a 7ª posição na ordenação das espécies pela biomassa e representou apenas 4,2% da BVAS. Apesar de sua pequena participação na biomassa total, *G. weberbaueri* tem um papel importante na partição de recursos, pois é um agente que pode reduzir entre 30-50% o potencial de armazenamento de carbono nas florestas

do sudoeste da Amazônia, e nenhuma compensação da perda de biomassa arbórea pode ser esperada com o aumento da biomassa de *G. weberbaueri*.

Muitas espécies tolerantes à sombra são árvores de grande porte responsáveis por uma proporção importante da biomassa. Dessa forma, a redução da biomassa também é seletiva, atingindo espécies de crescimento lento ou de "turnover" lento. A dinâmica da mortalidade na floresta com bambu pode ser indiretamente influenciada por *G. weberbaueri*, já que o alto "turnover" e o baixo tempo de substituição da floresta, provavelmente estão relacionados com as características das espécies favorecidas pelo bambu, que possuem um ciclo de vida curto.

Composição florística e riqueza

Tanto a ausência temporária do bambu na comunidade como sua dominância, torna as características de espécies dissimilares, tendo um efeito direto sobre a composição florística, via modificação do ambiente, selecionando espécies com habilidades diferenciadas. Pelo menos 56% das morfoespécies abundantes (mais de 20 indivíduos) amostradas por Oliveira (1999) são afetadas pelo bambu, sendo favorecidas ou desfavorecidas. Entre as favorecidas estão: *Acacia polyphylla*, *Banara* sp., *Cecropia* sp., *Croton palanostygma*, *Jacaratia* sp., *Himatanthus* sp., *Urera* e *Guapira*, características de floresta secundária, e *Ceiba insignis*, *Cordia* sp., *Tabebuia* sp. e *Cavanillesia hylogeiton*, espécies de crescimento rápido e vida longa, que necessitam de clareiras quando jovens. *Schizolobium amazonicum*, *Schefflera morototoni*, *Tabebuia serratifolia*, *Jacaranda copaia*, *Jacaratia digitata*, *Guazuma ulmifolia*, *Apeiba tiborbou*, *Astronium* cf. *lecointei*, *Sapium marmieri*, *Pourouma guianensis*, *Urera caracasana*, *Cecropia leucocoma*, *Cordia alliodora*, *Zantoxylum rhoifolium* e *Acacia polyphylla* são espécies características de estágios iniciais de sucessão amostrados na floresta com bambu na Reserva Extrativista Chico Mendes, com ampla ocorrência em florestas secundárias na região de Rio Branco (observações pessoais; C. Salimon, comunicação pessoal), provavelmente favorecidas com a saída temporária do bambu do eco-sistema.

Guadua weberbaueri também afeta a diversidade alfa, reduzindo em 38% o número de espécies na floresta quando comparada com a floresta com palmeiras. As perturbações em escala larga e intermediária, promovidas pela história de vida de *G. weberbaueri*, podem estar favorecendo o próprio bambu, e outras espécies hábeis na colonização do ambiente, restringindo sua coexistência. A diminuição temporal na riqueza de espécies pode ocorrer em

função da competição assimétrica, quando espécies com maior sucesso partilham progressivamente mais os recursos disponíveis (Tilman 1988). Na floresta com bambu a perda de espécies é seletiva, recaindo sobre as tolerantes à sombra, e provavelmente sobre formas de vida subordinadas, como palmeiras, lianas e epífitas.

Sucessão secundária

Embora exista uma visão de que a competição (Tilman 1982, 1988, Schoener 1983) e a diferenciação de nicho (Smith 1982, Austin 1985) são elementos importantes da estruturação das comunidades, fatores estocásticos como inconstância nas condições ambientais, perturbação física e limitação no recrutamento, tem se tornado proeminentes com maior ênfase sobre a sucessão e aos padrões de perturbação (Bazzaz 1987, Pickett & Bazzaz 1978, Pickett & White 1985, Hubell *et al.* 1999).

McCook (1994) considera que as comunidades naturais existam em um estado dinâmico de mudanças contínuas em resposta às variações nas condições ambientais e às interações biológicas. O processo sucessional está ligado às flutuações nos atributos estruturais da comunidade (Pickett & White 1985), os quais variam em diferentes escalas espaciais e temporais, e podem ser modificados por vários fatores, incluindo a disponibilidade de espécies, níveis de perturbação, história e efeitos das interações inter-específicas (McCook 1994).

Pickett *et al.* (1987) distinguiram entre caminhos, causas e mecanismos de mudanças na vegetação, sendo que o caminho é o padrão temporal de mudança da vegetação, a causa é um agente, circunstância ou ação responsável pelos padrões sucessionais, e o mecanismo é uma interação que contribui para a mudança sucessional. Para Connell & Slatyer (1977), a facilitação, a inibição e a tolerância são três tipos de interações entre as espécies, que variam dentro da seqüência sucessional. A facilitação (*sensu* Callaway 1995) opera na estruturação das comunidades vegetais em diferentes escalas espaciais e temporais, sendo que, o balanço entre interações positivas e negativas entre espécies pode variar de acordo com o grau do estresse abiótico, o estágio de vida e a fisiologia das espécies envolvidas.

A floresta com bambu apresenta um padrão vegetacional, cujas mudanças temporais são causadas pelo ciclo de colapso e o re-estabelecimento de *Guadua weberbaueri*. A mortalidade e as perturbações intermediárias promovidas pelo bambu podem estar favorecendo as espécies iniciais, que aproveitam sua ausência temporária para crescer. O bambu promove uma diminuição na cobertura florestal, especialmente do dossel, cujo efeito direto é o aumento

na amplitude da variação diária da luminosidade e da temperatura, atuando de forma seletiva sobre as espécies tolerantes à sombra, cujo estabelecimento requer ambientes pouco perturbados. A diminuição na abundância de espécies tardias na sucessão (tolerantes à sombra) via competição pode ser um mecanismo de facilitação indireta das espécies iniciais por *G. weberbaueri*.

Pelo fato de diminuir direta e indiretamente a dominância das espécies tardias e favorecer o crescimento de espécies iniciais, *Guadua weberbaueri* pode ser considerada uma das causas determinantes dos padrões sucessionais, atenuando a substituição sucessional seqüencial e intensificando a supressão da dominância de espécies tardias na sucessão ecológica.

Sementes de espécies iniciais na sucessão, geralmente são longevas, dispersas pelo vento, tem a capacidade de aguardar por condições favoráveis para germinar e necessitam de clareiras pelo menos em uma fase do seu desenvolvimento. Essas espécies também apresentam sistema radicular de superficial à intermediário, madeira mole, crescimento rápido; a maioria tem ciclo de vida relativamente curto e seriam melhor adaptadas às condições predominantes na floresta com bambu.

INTEGRANDO PADRÕES E PROCESSOS EM DIFERENTES ESCALAS

De uma forma geral, os processos ocorrendo na escala individual (ramet) e de população de colmos são blocos de construção dos padrões espaciais e temporais manifestados na escala de comunidade e paisagem (Figura 36). O modelo descritivo ilustra como os padrões detectados nessas escalas sofrem a influência de mecanismos biológicos ocorrendo nas escalas mais finas.

A estratégia de ocupação do espaço predominantemente guerrilheira e as evidências indiretas de integração fisiológica entre os ramets, são características importantes do crescimento clonal que imprimem padrões à estrutura do sistema rizomático, e afetam processos ocorrendo na escala populacional. Diretamente associados às características do crescimento clonal, o crescimento rápido dos colmos e a alta taxa de recrutamento refletem a agressiva habilidade competitiva de *Guadua weberbaueri*. Como resultado das altas taxas de recrutamento, o aumento crescente na densidade de colmos e a carga de peso sobre as árvores, promovem perturbações e afetam a estrutura e a dinâmica da floresta. As características da comunidade e da paisagem também são afetadas quando as populações de *Guadua* morrem,

sendo esses eventos detectados como padrões temporais das florestas com bambu, ou quando existe controle topográfico na distribuição das florestas.



Figura 36 – Modelo ecológico conceitual integrando padrões e processos em diferentes escalas, relacionados com a história de vida de *Guadua weberbaueri*.

A floresta aberta com bambu pode ser um exemplo de invasão biológica iniciada há muito tempo, mas que ainda está em curso, sendo atualmente uma fisionomia comum na paisagem regional. Embora grande parte da área do Estado do Acre esteja protegida por unidades de conservação, os padrões de uso da terra, especialmente no leste do estado têm mudado rapidamente nos últimos 10 anos. A mudança nos padrões de uso da terra, dependendo do tipo e intensidade, pode alterar as condições ambientais e ao mesmo tempo favorecer a expansão da floresta de bambu, ou diminuir sua área de ocorrência. Como conseqüências, o funcionamento e o equilíbrio do sistema podem ser alterados, favorecendo a entrada e saída de diferentes grupos funcionais.

Assim, o entendimento dos princípios básicos da ecologia de populações que, no caso específico de *Guadua*, resulta em interferências profundas no nível de comunidade e na determinação de padrões na escala de paisagem, teriam implicações para as políticas de planejamento e uso da terra, sendo essencial para o desenvolvimento e aplicação de estratégias específicas de conservação e manejo.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Abrahamson, W.G. (1980). Demography and vegetative reproduction. *Demography and evolution in plant populations* (Ed. by O.T. Solbrig), pp. 89-106. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Absy, M.L., Prance, G.T. & Barbosa, E.M. 1986/1987. Inventário florístico de floresta natural na área da estrada Cuiabá-Porto Velho (BR - 364). *Acta Amazônica* **16/17(supl.)**, 85-121.
- Adachi, N., Terashima, I. & Takahashi, M. 1996. Mechanisms of central die-back of *Reynoutria japonica* in the volcanic desert on Mt. Fuji. A stochastic model analysis of rhizome growth. *Annals of Botany* **78**, 69-179.
- Alpert, P. (1990). Water sharing among ramets in a desert population of *Distichlis spicata*. *American Journal of Botany* **77**, 1648-1651.
- Alpert, P. (1991). Nitrogen-sharing among ramets increases clonal growth in *Fragaria chiloensis*. *Ecology* **72**, 69-80.
- Alpert, P. (1996). Nutrient sharing in natural clonal fragments of *Fragaria chiloensis*. *Journal of Ecology* **84**, 395-406.
- Araújo, G.M., Guimarães, A.J.M. & Nakajima, J.N. (1997). Fitossociologia de um remanescente de mata mesófila semidecídua urbana, Bosque John Kennedy, Araguari, MG, Brasil. *Revista Brasileira de Botânica* **20**, 67-77.
- Austin, M.P. (1985). Continuum concept, ordination methods and niche theory. *Annual Reviews of Ecology and Systematic* **16**, 39-61.
- Bakker, J.P., Olff, H., Willems, J.H. & Zobel, M. (1996). Why do we need permanent plots in the study of long-term vegetation dynamics? *Journal of Vegetation Science* **7**, 147-156.
- Balslev, H., Luteyn, J., Olldaard, B. & Holm-Nielsen, L.B. 1987. Composition and structure of adjacent unflooded and floodplain forest in Amazonian Ecuador. *Opera Botanica* **92**, 37-57.
- Bazzaz, F.A. (1979). Physiological ecology of plant succession. *Annual Reviews of Ecology and Systematics* **10**, 351-371.
- Bazzaz, F.A. (1987). Experimental studies on the evolution of niche in successional plant populations. *Colonization, succession and stability* (Ed. by A.J. Gray, M.J. Crawley & P.J. Edwards), pp. 245-272. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Bell, A.D. (1984). Dynamic morphology: a contribution to plant population ecology. *Perspectives on plant population ecology* (Ed. by R. Dirzo & J. Sarukán), pp. 48-65. Sinauer, Massachusetts.
- Bell, G., Lechowicz, M.J., Appenzeller, A., Chandler, M., DeBlois, E., Jackson, L., Mackenzie, B., Preziosi, R., Schallenberg, M. & Tinker, N. (1993). The spatial structure of the physical environment. *Oecologia* **96**, 114-121.
- Black, G.A., Dobzhansky, T.H. & Pavan, C. (1950). Some attempts to estimate species diversity and population density of trees in Amazonian forests. *Bot. Gaz.* **11**, 413-425.
- Boom, B.M. (1986). A forest inventory in Amazonian Bolivia. *Biotropica* **18**, 413-425.
- Briske, D.D. & Butler, J.L. (1989). Density-dependent regulation of ramet populations within the bunchgrass *Schizachryrium scoparium*: interclonal versus intraclonal interference. *Journal of Ecology* **77**, 963-974.

- Brokaw, N.V.L. (1982). Treefalls: frequency, timing and consequences. *The ecology of a tropical rain forest: seasonal rhythms and long term changes*. (Ed. by E.F. Leigh, A.S. Rand & D.M. Windsor, pp.101-108. Smithsonian Institution Press. Washington DC.
- Burman, A.G. & Filgueiras, T. (1993). A review of the woody bamboo genera of Brazil (Gramineae: Bambusoideae: Bambuseae). *Thaiszia, Kosice* **3**:53-88.
- Callaghan, T.V., Carlsson, B.A., Jónsdóttir, I.S., Svensson, B.M. & Jonasson, S. (1992). Clonal plants and environmental change: introduction to the proceedings and summary. *Oikos* **63**:341-347.
- Callaway, R.M. (1995). Positive interactions among plants. *Botanical Review* **61**:306-349.
- Campbell, D.G., Daly, D.C., Prance, G.T. & Maciel, U.N. (1986). Quantitative ecological inventory of terra firme and várzea tropical forest on the Rio Xingú, Brazilian Amazonia. *Brittonia* **38**, 369-393.
- Carvalho, D.A., Oliveira-Filho, A.T. & Vilela, E.A. (1999). Floristics and phytosociology of the arboreal-shrubby vegetation of a semideciduous riparian forest of the low Paranaíba (Santa Vitória, Minas Gerais). *Revista Árvore* **23**, 11-320.
- Casper, B.B. & Jackson, R.B. (1997). Plant competition underground. *Annual Reviews of Ecology and Systematic* **28**, 545-570.
- Castellanos, E.M., Heredia, C., Figueroa, M.E. & Davy, A.J. (1998). Tiller dynamics of *Spartina maritima* in successional and non-successional mediterranean salt marsh. *Plant Ecology* **137**, 213-225.
- Cavassan, O., Cesar, O. & Martins, F.R. (1984). Fitossociologia da vegetação arbórea da Reserva Estadual de Bauru, Estado de São Paulo. *Revista Brasileira de Botânica* **7**, 91-106.
- Cesar, O. & Leitão Filho, H.F. (1990). Estudo fitossicológico de mata mesófila semidecídua na Fazenda Barreiro Rico, município de Anhembi, SP. *Revista Brasileira de Biologia* **50**, 443-452.
- Clark, D.A. & Clark, D.B. (1992). Life history diversity of canopy and emergent trees in a neotropical rain forest. *Ecological Monographs* **62**, 315-344.
- Clark, L.G. (1990). Diversity and biogeography of neotropical bamboos (Poaceae: Bambusoideae). *Acta Botânica Brasilica* **4**, 125-132.
- Clark, L.G. (1995). Diversity and distribution of the Andean woody bamboos (Poaceae: Bambuseae). *Biodiversity and Conservation of Neotropical Montane Forest*. (Ed. by S.P. Churchill, H. Balslev, H. Forero & J.L. Luteyn), pp.501-512. New York, The New York Botanical Garden.
- Condit, R., Hubbell, S.P. & Foster, R.B. (1995). Mortality rates of 250 neotropical tree and shrub species and the impact of a severe drought. *Ecological Monographs* **65**, 419-439.
- Connell, J.H. (1978). Diversity in tropical rain forests and coral reefs. *Science* **199**, 1302-1310.
- Connell, J.H. & Slatyer, R.O. (1977). Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization. *American Naturalist* **111**, 1119-1144.
- Connell, J.H. & Lowman, M.D. (1989). Low-diversity tropical rainforests: some possible mechanisms for their existence. *American Naturalist* **134**, 88-119.

- Cook, R.E. (1985). Growth and development in clonal plant populations. *Population biology and evolution of clonal organisms* (Ed. by J.B.C. Jackson, L.W. Buss & R.E. Cook), pp259-296. Yale University Press, New Haven.
- Curtis, J.T. & MacIntosh, R.P. (1951). An upland forest continuum in the prairie-forest border region of Wisconsin. *Ecology* **32**, 476-496.
- Curtis, J.T. & Cottam, G. (1962). *Plant ecology workbook*. Burgess Publishing. Minneapolis.
- Daubenmire, R. (1966). Vegetation: identification of typical communities. *Science* **151**, 291-298.
- de Kroon, H. (1993). Competition between shoots in stands of clonal plants. *Plant Species Biology* **8**, 85-94.
- de Kroon, H. & Kwant, R. (1991). Density-dependence growth response in two clonal herbs: regulation of shoot density. *Oecologia* **86**, 298-304.
- de Kroon, H. & Hutchings, M.J. (1995). Morphological plasticity in clonal plants: the foraging concept reconsidered. *Journal of Ecology* **83**, 143-152.
- Denslow, J.S. (1987). Tropical rainforest gaps and tree species diversity. *Annual Reviews of Ecology and Systematics* **18**, 431-451.
- Dickie, L.M., Kerr, S.R. & Boudreau, P.R. (1987). Size-dependent processes underlying regularities in ecosystem structure. *Ecological Monographs* **57**, 233-250.
- Dinerstein, E.D., Olson, M., Graham, D.J., Webster, A.L., Rim, A.A., Bookbinder, M.P. & Ledec, G. (1995). *A conservation assessment of the terrestrial ecoregions of Latin America and Caribbean*. World Wildlife Fund - The World Bank, Washington DC.
- Dong, M. (1993). Morphological plasticity of the clonal herb *Lamium galeobdolon* (L.) Ehrend. & Polatschek in response to partial shading. *New Phytologist* **124**, 291-300.
- Dong, M. (1995). Morphological responses to clonal light conditions in clonal herbs from contrasting habitats, and their modification due to physiological integration. *Oecologia* **101**, 280-288.
- Dong, M. & Pierdominici, M.G. (1995). Morphology and growth of stolons and rhizomes in three clonal grasses, as affected by different light supply. *Vegetatio* **116**, 25-32.
- Dunning, J.B.; Danielson, B.J. & Pulliam, H.R. (1992). Ecological processes that affect populations in complex landscapes. *Oikos* **65**, 169-175
- Eriksson, O. (1993). Dynamics of genets in clonal plants. *Trends in Ecology and Evolution* **8**, 313-316.
- Eriksson, O. (1993). The species-pool hypothesis and plant community diversity. *Oikos* **68**, 371-374.
- Ferreira, L.V. & Laurance, W.F. (1997). The effects of forest fragmentation on mortality and damage of selected trees in central Amazonia. *Conservation Biology* **11**, 797-801.
- Fonseca, W.N., Koury Jr., O., Ribeiro, A.G. & Barros-Silva, S. (1976). Projeto RADAMBRASIL. *Vegetação*. Folha SC. 19 Rio Branco, volume 12, pp.315-392. Ministério das Minas e Energia, Departamento Nacional de Produção Mineral, Brasil.

- Franklin, J.F. (1995). Why link species conservation, environmental protection, and resource management? *Linking species and ecosystems* (Ed. by C.G. Jones & J. H. Lawton), pp.326-335. Chapman & Hall, New York.
- Friedman, D. & Alpert, P. (1991). Reciprocal transport between ramets increases growth of *Fragaria chiloensis* when light and nitrogen occur in separate patches but only if patches are rich. *Oecologia* **86**, 76-80.
- Gatsuk, L.E., Smirnova, O.V., Vorontzova, L.I., Zaugolnova, L.B. & Zhukova, L.A. (1980). Age states of plants of various growth forms: a review. *Journal of Ecology* **68**, 675-696.
- Gentry, A.H. (1982). Patterns of neotropical plant species diversity. *Evolutionary Biology* **15**, 1-84.
- Gentry, A.H. (1988a). Changes in plant community diversity and floristic composition on geographical and environmental gradients. *Annals of the Missouri Botanical Garden* **75**, 1-34.
- Gentry, A.H. (1988b). Tree species richness of upper Amazonian forests. *Proceedings of Natural Academy of Science, USA* **85**, 156-159.
- Gentry, A.H. (1990). Floristic similarities and differences between Southern Central America and Upper and Central Amazonia. *Four Neotropical Rainforests*. (Ed. by A.H. Gentry), pp.141-157. Yale University Press, New Haven.
- Gentry, A.H. & Terborgh, J. (1990). Composition and dynamics of the Cocha Cashu 'mature' floodplain forest. *Four Neotropical rain forests*. (Ed. by A.H. Gentry), pp.542-564. Yale University Press, New Haven, CT.
- Goodchild, M.F. (1994). Integrating GIS and remote sensing for vegetation analysis and modelling: methodological issues. *Journal of Vegetation Science* **5**, 615-626.
- Governo do Estado do Acre. 2000. Zoneamento Ecológico-Econômico do Acre. *Recursos Naturais e Meio Ambiente*, vol. 1. Rio Branco, Ministério do Meio Ambiente/Cooperação Brasil-Alemanha/PPG-7.
- Grimm, N.B. (1995). Why link species and ecosystems? A perspective from ecosystem ecology. *Linking species & ecosystems* (Ed. by C.G. Jones & J. H. Lawton), pp5-14. Chapman & Hall, New York.
- Hara, T., Der Toorn, J.V. & Mook, J.H. (1993). Growth dynamics and size of shoots of *Fragmites australis*, a clonal plant. *Journal of Ecology* **81**, 47-60.
- Harper, J.L. (1977). *Population biology of plants*. Academic Press, London.
- Harper, J.L. (1985). Modules, branches, and the capture of resources. *Population biology and evolution of clonal organisms*. (Ed. by J.B.C. Jackson, L.W. Buss & R.E. Cook), pp1-33. Yale University Press, New Haven.
- Harper, J.L. & White, J. (1974). The demography of plants. *Annual Reviews of Ecology and Systematic* **5**, 419-463.
- Harper, J.L. & Bell, A.D. (1979). The population dynamics of growth form in organisms with modular construction. *Population dynamics* (Ed. by R.M. Anderson, B.D. Turner & L.R. Taylor), pp.29-52. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Hart, T.B. (1990). Monospecific dominance in tropical rain forests. *Trends in Ecology and Evolution* **5**, 6-11.

- Hart, T.B., Hart, J.A. & Murphy, P.G. (1989). Monodominant and species-rich forests of the humids tropics: causes for their co-occurrence. *American Naturalist* **133**, 613-633.
- Hartnett, D.C. & Bazzaz, F. A. (1985a). The integration of neighborhood effects by clonal genets in *Solidago canadensis*. *Journal of Ecology* **73**, 415-427.
- Hartnett, D.C. & Bazzaz, F.A. (1985b). The regulation of leaf, ramet and genet densities in experimental populations of the rhizomatous perennial *Solidago canadensis*. *Journal of Ecology* **73**, 429-443.
- Hartshorn, G.S. (1978). Tree falls and tropical forest dynamics. *Tropical trees as living systems* (Ed. by P.B. Tomlinson & M.H. Zimmerman), pp.617-638. Cambridge University Press, Cambridge.
- Hartshorn, G.S. (1990). An overview of neotropical forest dynamics. *Four Neotropical Rainforests* (Ed. by A.H. Gentry), pp. 585-589. Yale University Press, New Haven.
- Horn, S.P. (1990). Vegetation recovery after the 1976 páramo fire in Chirripó National Park, Costa Rica. *Revista de Biología Tropical* **38**, 267-275.
- Hubbell, S.P. & Foster, R.B. (1986). Canopy gaps and the dynamics of a tropical rain forest. *Plant Ecology* (Ed. by M.J. Crawley), pp. 77-96. Blackwell Scientific, Oxford.
- Hubbell, S.P. & Foster, R.B. (1990). Structure, dynamics, and equilibrium status of old-growth forest on Barro Colorado Island. *Four Neotropical Rainforests* (Ed. by A.H. Gentry), pp. 522-541. Yale University Press, New Haven.
- Hubbell, S.P., Foster, R.B., O'Brien, S.T., Harms, K.E., Condit, R., Wechsler, B., Wright, S.J. & de Lao, S.L. (1999). Light-gap disturbances, recruitment limitation, and tree diversity in a neotropical forest. *Science* **283**, 554-557.
- Huber, H. & Stuefer, J.F. (1997). Shade induced changes in the branching pattern of a stoloniferous herb: functional response or allometric effect? *Oecologia* **110**, 478-486.
- Huber, H. & Wiggerman, L. (1997). Shade avoidance in the clonal herb *Trifolium fragiferum*: a field study with experimentally manipulated vegetation height. *Plant Ecology* **130**, 53-62.
- Huber, J. (1906). La végétation de la vallée du Rio Purus (Amazonie). *Bulletin de l'Herbier Boissier* **4**, 199-289.
- Huston, M.A. (1994). *Biological diversity: the coexistence of species on changing landscapes*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Hutchings, M.J. & Slade, A.J. (1988). Morphological plasticity, foraging and integration in clonal perennial herbs. *Plant population biology* (Ed. by A.J. Davy, M.J. Hutchings & A.R. Watkinson), pp. 83-109. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Hutchings, M.J. & M. Mogie. (1990). The spatial structure of clonal plants: control and consequences. *Clonal growth in plants: regulation and function* (Ed. by J. van Groenendael & H. de Kroon), pp. 57-76. SPB Academic Publishing bv, The Hague
- Hutchings, M.J. & de Kroon, H. (1994). Foraging in plants: the role of morphological plasticity in resource allocation. *Advances in Ecological Research* **25**:159-238.
- Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística. (1997). *Diagnóstico Ambiental da Amazônia Legal* (CD-ROM). Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística, Rio de Janeiro.
- Instituto Nacional de Meteorologia. (1999). *Mapa das isoetas anuais de pluviosidade para o período de 1931-1990 no Brasil*. Instituto Nacional de Meteorologia, Brasília. <http://www.inmet.gov.br/>

- Isagi, I., Kawahara, T., Kamo, K. & Ito, H. (1993). Biomass and net production in a bamboo *Phyllostachys bambusoides* Stand. *Ecological Research* **8**, 123-133.
- Janzen, D. H. 1976. Why bamboos wait so long to flower. *Annual Reviews of Ecology and Systematic* **7**, 347-391
- Jónsdóttir, I.S. & Watson, M.A. (1997). Extensive physiological integration: an adaptative trait in resource-poor environments ? *The Ecology and Evolution of Clonal Plants* (Eds. H. de Kroon & J. van Groenendael), pp.109-136. Backhuys Publishers, Leiden, The Netherlands.
- Kahn, F. (1987). The distribution of palms as a function of local topography in Amazonian terra-firme forests. *Experientia* **43**, 251-259.
- Kauffman, J.B. (1991). Survival by sprouting following fire in tropical forests of the eastern Amazon. *Biotropica* **23**, 219-224.
- Kays, S. & Harper, J.L. (1974). The regulation of plant and tiller density in a grass sward. *Journal of Ecology* **62**, 97-105.
- Killeen, T.J., Jardim, A., Mamani, F. & Rojas, N. (1998). Diversity, composition and structure of a tropical simideciduous forest in the Chiquitanía region of Santa Cruz, Bolivia. *Journal of Tropical Ecology* **14**, 803-827.
- Kiyoshi, O., Shigeyuki, S. & Hiroko, F. (1996). Causal analysis of the invasion of broad-leaved forest by bamboo in Japan. *Journal of Vegetation Science* **7**, 723-728.
- Klimeš, L., Klimešová, J., Hendriks, R. & van Groenendael, J. (1997). Clonal plant architecture: a comparative analysis of form and function. *The Ecology and Evolution of Clonal Plants* (Eds. H. de Kroon & J. van Groenendael), pp.1-29. Backhuys Publishers, Leiden, The Netherlands.
- Korning, J., Thonsen, K. & Ollgaard, B. (1991). Composition and structure of a species rich Amazonian rain forest obtained by two different sample methods. *Nordic Journal of Botany* **11**, 103-110.
- Korning, J. & Balslev, H. (1994). Growth rates and mortality patterns of tropical lowland tree species and the relation to forest structure in Amazonian Ecuador. *Journal of Tropical Ecology* **10**, 151-166.
- Lang, G.E. & Knight, D.H. (1983). Tree growth, mortality, recruitment, and canopy gap formation during a 10-year period in a tropical moist forest. *Ecology* **64**, 1075-1080.
- Lapham, J.T. & Drennan, D.S.H. (1987). Intraspecific regulation of populations of the clonal herb, *Cyperus sculentus*. *Journal of Applied Ecology* **24**, 1011-1024.
- Lauver, C.L. (1997). Mapping species diversity patterns in the Kansas shortgrass region by integrating remote sensing and vegetation analysis. *Journal of Vegetation Sciences* **8**, 387-394.
- Levin, S.A. (1992). The problem of pattern and scale in ecology. *Ecology* **73**, 1943-1967.
- Levin, S.A. & Pacala, S.W. (1997). Theories of simplification and scaling of spatially distributed processes. *Spatial ecology: the role of space in population dynamics and interspecific interaction* (Ed by D. Tilman & P. Kareiva), pp. 271-295. Monographs in Population Biology 30. Princeton University Press, Princeton, NY.
- 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.

- Londoño, X.P. (1992). Distribución, morfología, taxonomía, anatomía, silvicultura y usos de los bambúes del nuevo mundo. *Cespedezia* **19**, 87-137.
- Londoño, X. & Peterson, P.M. (1991). *Guadua sarcocarpa* (Poaceae:Bambuseae), a new species of Amazonian bamboo with fleshy fruits. *Systematic Botany* **16**, 630-638.
- Lovett Doust, L. (1981). Population dynamics and local specialization in a clonal perennial (*Ranunculus repens*). I. The dynamics of ramets in contrasting habitats. *Journal of Ecology* **69**, 743-755.
- Lovett Doust, L. & Lovett Doust, J. (1981). The battle strategies of plants. *New Scientist* **95**, 81-84.
- Maciel, U.N. & Lisboa, P.L.B. (1989). Estudo florístico de 1 hectare de mata de terra firme no Km 15 da rodovia Presidente Médici - Costa Marques (RO-429), Rondônia. Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi, série Botânica **5**, 25-37.
- Magurran, A.E. (1988). *Ecological diversity and its measurement*. Princeton University Press, New Jersey.
- Makita, A. (1992). Survivorship of a monocarpic bamboo grass, *Sasa kurilensis*, during early regeneration process after mass flowering. *Ecological Research* **7**, 245-254.
- Makita, A., Konno, Y., Fujita, N., Takada, K. & Hamabata, E. (1993). Recovery of a *Sasa tsuboiana* population after mass flowering and death. *Ecological Research* **8**, 215-224.
- Marshall, C. (1990). Source-sink relations of interconnected ramets. *Clonal growth in plants: regulation and function* (Ed. by J. van Groenendael & H. de Kroon), pp.23-41. SPB Academic Publishing bv, The Hague.
- Martinez, R.V. & Philips, O.L. (2000). Allpahuayo: floristics, structure, and dynamics of a high-diversity forest in Amazonian Peru. *Annals of the Missouri Botanical Garden* **87**, 499-527.
- McCook, L.J. (1994). Understanding ecological community succession: causal models and theories, a review. *Vegetatio* **110**, 115-147.
- Melo, D.P., Pitthan, J.H.L. & Almeida, V.J. (1976). Geomorfologia. *Geologia, geomorfologia, pedologia, vegetação e uso potencial da terra*, (Brasil, DNPM, Projeto RADAMBRASIL, Folha SC 19 Rio Branco), pp.119-166. Ministério das Minas e Energia, Rio de Janeiro.
- Méthy, M., Alpert, P. & Roy, J. (1990). Effects of light quality and quantity on growth of the clonal plant *Eichornia crassipes*. *Oecologia* **84**, 265-271.
- Milton, K., Laca, E.A. & Demment, M.W. (1994). Successional patterns of mortality and growth of large trees in a Panamanian lowland forest. *Journal of Ecology* **82**, 79-87.
- Miranda, E.M. & Valentin, J.F. (2000). Desempenho de doze espécies arbóreas nativas e introduzidas com potencial de uso múltiplo no Estado do Acre. *Acta Amazônica* **30**, 471-480.
- Miranda, I.S. & Diógenes, M.B. (1998). *Caracterização florística, fisionômica e estrutural da vegetação da Floresta Nacional do Macauã*. Relatório técnico elaborado para o Centro de Trabalhadores da Amazônia (CTA). Rio Branco, AC. 118p.
- Mori, S.A. & Boom, B.M. (1987). The forest. Lecythidaceae of a lowland neotropical forest: La Fumée Mountain, French Guyana (Org. S. A. Mori.). *Memoirs of the New York Botanical Garden* **44**, 1-190.

- Mori, S.A., Boom, B.M., Carvalino, A.M. & Santos, T.S. (1983a). Ecological importance of Myrtaceae in an eastern Brazilian moist forest. *Biotropica* **15**, 68-69.
- Mori, S.A., Boom, B.M., Carvalino, A.M. & Santos, T.S. (1983b). Southern Bahia Moist Forest. *Botanical Review* **49**, 155-232.
- Nakashizuka, T. (1988). Regeneration of beech (*Fagus crenata*) after the simultaneous death of undergrowing dwarf bamboo (*Sasa kurilensis*). *Ecological Research* **3**, 21-35.
- Nelson, B.W. (1994). Natural forest disturbance and change in the Brazilian Amazon. *Remote Sensing Reviews* **10**, 105-125.
- Nelson, B.W. & Irmão, M.N. (1998). Fire penetration in standing Amazon forest. *Proceedings Ninth Brazilian Remote Sensing Symposium*, pp. 1-12.. Santos, SP, Brazil, 11-18, September, 1998. INPE, São José dos Campos, SP.
- Oldeman, R.A.A. (1978). Architecture and energy exchange of dicotyledonous trees in the forest. *Tropical trees as living systems* (Ed. by P.B. Tomlinson & M.H. Zimmermann), pp. 1535-560. Cambridge University Press, Oxford.
- Oliveira, A.A. (1997). *Diversidade, estrutura e dinâmica do componente arbóreo de uma floresta de terra firme de Manaus, Amazonas*. Tese de Doutorado, Departamento de Botânica, Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo. 187p.
- Oliveira, A.A. & Daly, D.C. (1999). Geographic distribution of tree species occurring in the region of Manaus, Brazil: implications for regional diversity and conservation. *Biodiversity and Conservation* **8**, 1245-1259
- Oliveira, A.A. & Mori, S.A. (1999). A central Amazonian terra firme forest. I. High tree species richness on poor soils. *Biodiversity and Conservation* **8**, 1219-1244.
- Oliveira, A.C.A. (2000). *Efeitos do bambu Guadua weberbaueri Pilger sobre a fisionomia e estrutura de uma floresta no sudoeste da Amazônia*. Dissertação de mestrado. Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia/Fundação Universidade do Amazonas. Manaus, Amazonas. 84p.
- Oliveira-Filho, A.T., Vilela, E.A., Carvalho, D.A. & Gavilanes, M.L. (1994a). Differentiation of streamside and upland vegetation in an area of montane semideciduous forest in southeastern Brazil. *Flora* **189**, 287-305.
- Oliveira-Filho, A.T., Vilela, E.A., Gavilanes, M.L. & Carvalho, D.A. (1994b). Effect of flooding regime and understory bamboos on the physiognomy and tree species composition of a tropical semideciduous forest in Southeastern Brazil. *Vegetatio* **113**, 99-124.
- Oliveira-Filho, A.T., Curi, N., Vilela, E.A. & Carvalho, D.A. (1997). Tree species distribution along soil catenas in a riverside semideciduous forest in southeastern Brazil. *Flora* **192**, 47-64.
- Pacala, S.W. & Deutschman, T.H. (1995). Details that matter: the spatial distribution of individual trees maintains forest ecosystem function. *Oikos* **74**, 357-365
- Pagano, S.N. & Leitão Filho, H.F. (1987). Composição florística do estrato arbóreo de mata mesófila semidecídua no município de Rio Claro, Estado de São Paulo. *Revista Brasileira de Botânica* **10**, 37-47.
- Pearson, A.K., Pearson, O.P. & Gomez, I.A. (1994). Biology of the bamboo *Chusquea culeou* (Poaceae, Bambusoideae) in southern Argentina. *Vegetatio* **111**, 93-126.

- Peres, C.A. (2001). Paving the way to the future of Amazonia. *Trends in Ecology and Evolution* **16**, 217-219.
- Petratis, P.S., Latham, R.E. & Niesenbaum, R.A. (1989). The maintenance of species diversity by disturbance. *The Quarterly Review of Biology* **64**, 393-418.
- Phillips, O.L. & Gentry, A.H. (1994). Increase turnover through time in tropical forests. *Science* **263**, 954-958.
- Phillips, O.L., Hall, P., Gentry, A.H., Sawyer, S.A. & Vásquez, R. (1994). Dynamics and species richness of tropical rain forests. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **91**, 2805-2809.
- Pickett, S.T.A. & Bazzaz, F.A. (1978). Organization of an assemblage of early successional species on a soil moisture gradient. *Ecology* **59**, 1248-1255.
- Pickett, S.T.A. & White, P.S. (1985). *The Ecology of Natural Disturbance and Patch Dynamics*. Academic Press, New York.
- Pickett, S.T.A., Collins, S.L. & Armesto, J.J. (1987). A hierarchical consideration of causes and mechanisms of succession. *Vegetatio* **69**, 109-114.
- Pielou, E.C. (1975). *Ecological diversity*. Wiley, New York.
- Pires, J.M. & Prance, G.T. (1976). The Amazon forest: a natural heritage to be preserved. *Extinction is Forever*, (Ed. by G.T. Prance & T.S. Elias). New York Botanical Garden, New York.
- Pitelka, L.F. & Ashmun, J.W. (1985). Physiology and integration of ramets in clonal plants. *Population biology and evolution of clonal organisms* (Ed. by J.B.C. Jackson, L.W. Buss & R.E. Cook), pp. 399-435. Yale University Press, New Haven.
- Prado, D.E. & Gibbs, P.E. (1993). Patterns of species distributions in the dry seasonal forests of South America. *Annals of the Missouri Botanical Garden* **80**, 902-927.
- Prance, G.T. (1989). American Tropical Forest. *Tropical Rain Forest Ecosystem, Biogeographical and ecological studies, Ecosystem of the world 14B, Tropical forest ecosystem* (Ed. by H. Lieth & M.J.A. Werger), pp.99-132. New York, Elsevier Scientific Publications.
- Putz, F.E. (1984). The natural history of lianas on Barro Colorado island, Panama. *Ecology* **65**, 1713-1724.
- Putz, F.E., Coley, P.D., Lu, K., Montalvo, A. & Aiello, A. (1983). Uprooting and snapping of trees: structural determinants and ecological consequences. *Canadian Journal of Forest Research* **13**, 1011-1020.
- RADAMBRASIL. (1976-1977). *Levantamento de Recursos Naturais*. Vols 12-13. Ministério das Minas e Energia. Departamento Nacional de Produção Mineral, Rio de Janeiro.
- Räsänen, M.E., Salo, J.S. & Kalliola, R.J. (1987). Fluvial perturbation in the Western Amazon Basin: regulation by long-term sub-Andean tectonics. *Science* **238**, 1398-1401.
- Ravan, S.A. & Roy, P.S. (1997). Satellite remote sensing for ecological analysis of forested landscape. *Plant Ecology* **131**, 129-141.
- Read, J., Hallam, P. & Cherrier, J.F. (1995). The anomaly of monodominant tropical rainforests: some preliminary observations in the *Nothofagus*-dominated rainforests of New Caledonia. *Journal of Tropical Ecology* **11**, 359-389.

- Reed, B.C., Brown, J.F. VanderZee, D., Loveland, T.R., Merchant, J.W. & Ohlen, D.O. (1994). Measuring phenological variability from satellite imagery. *Journal of Vegetation Science* **5**, 703-714.
- Richards, J.A. (1986). *Remote sensing digital image analysis, an introduction*. Springer, Berlin.
- Rodrigues, R.R., Morellato, L.P.C., C.A. Joly & Leitão Filho, H.F. 1989. Estudo florístico e fitossociológico em um gradiente altitudinal de mata estacional mesófila semidecídua, na Serra do Japi, Jundiá, SP. *Revista Brasileira de Botânica* **12**, 71-84.
- Sale, P.F. (1984). The structure of communities of fish on coral reefs and the merit of a hypothesis-testing, manipulative approach to ecology. *Ecological communities: conceptual issues and the evidence* (Ed. by D.R. Strong, D. Simberloff, L.G. Abele & A.B. Thistle), pp. 478-490. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- Salo, J., Kaliola, R., Häkkinen, I., Mäkinen, Y, Niemelä, P., Puhakka, M. & Coley, P.D. (1986). River dynamics and the diversity of Amazon lowland forest. *Nature* **322**, 254-258.
- Salomão, R. (1991). Uso de parcela permanente para estudo da vegetação da floresta tropical úmida. I. Município de Marabá, Pará. *Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi* **7**, 543-604.
- Salomão, R. & Lisboa, P.L.B. (1988). Inventário ecológico em floresta pluvial tropical de terra firme, Rondônia. *Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi* **4**, 195-233.
- Sarukhán, J. & Harper, J.L. (1973). Studies on plant demography: *Ranunculus repens* L., *R. bulbosus* L. e *R. acris* L. I. Population flux and survivorship. *Journal of Ecology* **61**, 675-716.
- Schmid, B. (1990). Some ecological and evolutionary consequences of modular organization and clonal growth in plants. *Evolutionary Trends in Plants* **4**, 25-34.
- Schmid, B. & Harper, J.L. (1985). Clonal growth in grassland perennials. I. Density and pattern dependent competition between plants with different growth forms. *Journal of Ecology* **73**, 793-808.
- Schnitzer, S.A., Dalling, J.W. & Carson, W.P. (2000). The impact of lianas on tree regeneration in tropical forest canopy gaps: evidence for an alternative pathway of gap-phase regeneration. *Journal of Ecology* **88**, 655-666.
- Schoener, T.W. (1983). Field experiments on interspecific competition. *American Naturalist* **122**, 240-285.
- Shanmughavel, P. & Francis, K. (1996). Above ground biomass production and nutrient distribution in growing bamboo (*Bambusa bambos* (L.) Voss). *Biomass & Bioenergy* **10**, 383-391.
- Sheil, D. (1996). Species richness, tropical forest dynamics and sampling: questioning cause and effect. *Oikos* **76**, 587-590.
- Sheil, D. & May, R.M. (1996). Mortality and recruitment rate evaluations in heterogeneous tropical forests. *Journal of Ecology* **84**, 91-100.
- Sheil, D., Burslem, D. & Alder, B. (1995). The interpretation and misinterpretation of mortality rate measures. *Journal of Ecology* **83**, 331-333.
- Shein, T. & Jackson, D.I. (1972). Interaction between hormones, light and nutrition on extension of lateral buds in *Phaseolus vulgaris* L. *Annals of Botany* **36**, 791-800.

- Shepherd, G.J. (1994). *FITOPAC 1. Manual do Usuário*. Departamento de Botânica, UNICAMP. 88p.
- Silveira, M. (1999). Ecological aspects of bamboo-dominated forest in southwestern Amazonia: an ethnosciences perspective. *Ecotropica* **5**, 213-216.
- Silveira, M. (2000). *Estudos sobre a diversidade florística e arbórea como subsídios para o Zoneamento Ecológico-Econômico do Estado do Acre (ZEE/AC)*. Relatório Técnico. Zoneamento Ecológico-Econômico do Estado do Acre/World Wildlife Fund. 148p.
- Silveira, M. & Torezan, J.M.D. (1999). *Diversidade florística e arbórea como ferramentas para o Plano de Manejo do Parque Nacional Serra do Divisor*. Relatório técnico. SOS Amazônia/IBAMA/The Nature Conservancy. 36p.
- Simberloff, D. (1988). The contribution of population and community biology to conservation sciences. *Annual Reviews of Ecology and Systematics* **19**, 473-511.
- Slade, A.J. & Hutchings, M.J. (1987a). The effects of nutrient availability on foraging in the clonal herb *Glechoma hederacea*. *Journal of Ecology* **75**, 95-112.
- Slade, A.J. & Hutchings, M.J. (1987b). The effects of light intensity on foraging in the clonal herb *Glechoma hederacea*. *Journal of Ecology* **75**, 639-650.
- Slade, A.J. & Hutchings, M.J. (1987c). Clonal integration and plasticity in foraging behaviour in *Glechoma hederacea*. *Journal of Ecology* **75**, 1023-1036.
- Smith, E.P. (1982). Niche breadth, resource availability and interference. *Ecology* **63**, 1675-1681.
- Smith, M. (2000). *Efeito de perturbações sobre a abundância, biomassa e arquitetura de Guadua weberbaueri Pilg. (Poaceae - Bambusoideae) em uma floresta dominada por bambu no Sudoeste da Amazônia*. Dissertação de mestrado. Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia/Fundação Universidade do Amazonas. Manaus, Amazonas. 79p.
- Smith, T. & Houston, M. (1986). *A theory of the spatial and temporal dynamics of plant communities*. Symposium on the Ecosystem and Community Implications of Population Models. p49-69.
- Soares-Silva, L.H., Bianchini, E., Fonseca, E.P., Dias, M.C., Medri, M.E. & Zangaro Filho, W. (1992). *Composição florística e fitossociologia do componente arbóreo das florestas ciliares da Bacia do Rio Tibagi. I. Fazenda Doralice, Ibitiporã-PR*. Anais do Congresso Nacional sobre Essências Nativas, Parte 1, pp.199-206. Instituto Florestal. São Paulo.
- Soares-Silva, L.H., Kita, K.K. & Silva, F.C. (1998). Fitossociologia de um trecho de floresta de galeria no Parque Estadual Mata dos Godoy, Londrina, PR., Brasil. *Boletim do Herbário. Ezechias Paulo Heringer* **3**, 46-62.
- Solangaarachchi, S.M. & Harper, J.L. (1987). The effect of canopy filtered light on the growth of white clover *Trifolium repens*. *Oecologia* **71**, 372-376.
- Solbrig, O., Newell, S.J. & Kincaid, D.T. (1980). The population biology of the genus *Viola*. I. The demography of *Viola sororia*. *Journal of Ecology* **68**, 521-546.
- Sombroek, W. 2001. Annual rainfall and dry-season strength in the Amazon region and their environmental consequences. *Ambio* (no prelo).
- Spichiger, R., Bertoni, B.S. & Loizeau, P.A. (1992). The forests of Paraguayan Alto Parana. *Candollea* **47**, 220-250.

- Stern, M.J., Judziewicz, E.J. & Clark, L.G. (1999). Bamboos in native landscapes. *American Bamboos* (E.J. Judziewicz, L.G. Clark, X. Londoño & M.J. Stern), pp.55-86. Smithsonian Institution Press, Washington and London.
- Stuefer, J. F. (1996). Potential and limitations of current concepts regarding the response of clonal plants to environmental heterogeneity. *Vegetatio* **127**, 55-70.
- Stuefer, J.F. & Hutchings, M.J. (1994). Environmental heterogeneity and clonal growth: a study of the capacity for reciprocal translocation in *Glechoma hederaceae* L. *Oecologia* **100**, 302-308.
- Stuefer, J.F., During, H.J. & de Kroon, H. (1994). High benefits of clonal integration in two stoloniferous species, in response to heterogeneous light environments. *Journal of Ecology* **82**, 511-518.
- Stuefer, J.F. & Huber, H. (1998). Differential effects of light quantity and spectral light quality on growth, morphology and development of two stoloniferous *Potentilla* species. *Oecologia* **117**, 1-8.
- Suzuki, J.I. & Hutchings, M.J. (1997). Interactions between shoots in clonal plants and the effects of stored resources on the structure of shoot populations. *The Ecology and Evolution of Clonal Plants* (Ed. by H. de Kroon & J. van Groenendael), pp.311-329. Backhuys Publishers, Leiden, The Netherlands.
- Svensson, B.M. & Callaghan, T.V. (1988). Apical dominance and the simulation of metapopulation dynamics in *Lycopodium annotinum*. *Oikos* **51**, 331-342.
- Swaine, M.D. & Whitmore, T.C. (1988). On the definition of ecological species groups in tropical rain forests. *Vegetatio* **75**, 81-86.
- Swaine, M.D., Lieberman, D. & Putz, F.E. (1987). The dynamics of tree populations in tropical forest: a review. *Journal of Tropical Ecology* **3**, 359-366
- Tanaka, N. (1988). Tree invasion into patchy dwarf-bamboo thickets within a climax beech-fir forest in Japan. *Diversity and Pattern in Plant Communities* (Ed. by J. J. During, M. J. A. Werger & J. H. Willems), pp. 253-251. Academic Publishing, The Hague.
- Taylor, A.H. & Qin Z. (1987). Culm dynamics and dry matter production of bamboos in the Wolong and Tangjiahe Giant Panda Reserves, Sichuan, China. *Journal of Applied Ecology* **24**, 419-433.
- Taylor, A. H. & Qin, Z. (1988a). Regeneration patterns in old-growth *Abies-Betula* forests in the Wolong Natural Reserve, Sichuan, China. *Journal of Ecology* **76**, 1204-1218.
- Taylor, A. H. & Qin, Z. (1988b). Tree replacement patterns in subalpine *Abies-Betula* forests, Wolong Natural Reserve, China. *Vegetatio* **78**, 141-149.
- Taylor, A.H. & Qin, Z. (1992). Tree regeneration after bamboo dieback in Chinese *Abies Betula* forests. *Journal of Vegetation Science* **3**, 253-260.
- Taylor, A.H. & Qin Z. (1993). Structure and dynamics of bamboos in the Wolong Natural Reserve, China. *Journal of Botany* **80**, 375-384.

- Taylor, A.H., Reid, D.G., Zisheng, Q. & Jinchu, H. (1991). Spatial patterns and environmental associates of bamboo (*Bashania fangiana* Yi) after mass-flowering in southwestern China. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* **118**, 247-254.
- ter Steege, H., Sabatier, D., Castellanos, H., Pitman, N., van der Hout, P., Daly, D.C., Silveira, M., Phillips, O., Vasquez, R., van Andel, T., Duivenvoorden, J., Oliveira, A.A., Renske, E., Lilwah, R., Thomas, R., van Essen, J., Baider, C., Maas, P., Mori, S., Terborgh, J., Vargas, P.N. & Mogollón, H. (2001). Mapping tree diversity of the Amazon. *Nature* (submitted)
- Terborgh, J. & Andresen, E. (1998). The composition of Amazonian forests: patterns at local and regional scales. *Journal of Tropical Ecology* **14**, 645-664.
- Tilman, D. (1982). *Resource competition and community structure*. Princeton University Press, Princeton, NJ.
- Tilman, D. (1988). Plant strategy and the dynamics and structure of plant communities. *Monographs in Population Biology* **26**, 184-212. Princeton, New Jersey.
- Tonn, W.M.; Magnuson, J.J.; Rask, M. & Toivonen, J. (1990). Intercontinental comparison of small-lake fish assemblages: the balance between local and regional processes. *The American Naturalist* **136**, 345-375.
- Torezan, J.M.D. & Silveira, M. (2000). Biomass of *Guadua weberbaueri* Pilger (Poaceae: Bambusoideae) in bamboo-forest, southwestern of Amazon. *Ecotropica* **6**, 71-76.
- Tuomisto, H. (1998). What satellite imagery and large-scale field studies can tell about biodiversity patterns in Amazonian forests. *Annals of the Missouri Botanical Garden* **85**, 48-72.
- Uhl, C. (1982). Tree dynamics in a species rich tierra firme forest in Amazonia, Venezuela. *Acta de Ciências Venezuela* **33**, 72-77.
- Uhl, C. & Murphy, P.G. (1981). Composition, structure, and regeneration of terra firme in the Amazon basin of Venezuela. *Tropical Ecology* **22**, 219-237.
- Valencia, R., Balslev, H. & Paz y Mino, G.C. (1994). High tree alpha-diversity in Amazonian Ecuador. *Biodiversity Conservation* **3**, 21-28.
- Van den Berg, E. & Oliveira-Filho, A.T. (1999). Spatial partitioning among tree species within an area of tropical montane gallery forest in south-eastern Brazil. *Flora* **194**, 249-266.
- van Groenendael, J.M., Klimeš, L., Klimešová, J. & Hendriks, R.J.J. (1996). Comparative ecology of clonal plants. *Philosophical Transactions Royal Society of London B* **351**, 1331-1339.
- Van Tongeren, O.F.R. (1995). Cluster Analysis. *Data Analysis in Community and Landscape Ecology* (Ed. by R.H.G. Jongman, C.J.F. Ter Braak & O.F.R. van Tongeren), pp. 174-212. Cambridge University Press, Cambridge.
- Vázquez-Yanes, C. & Orozco-Segovia, A. (1992). Effects of litter from a tropical rainforest on tree seed germination and establishment under controlled conditions. *Tree Physiology* **11**, 391-400.
- Veblen, T.T. (1982). Growth pattern of *Chusquea* bamboos in the understory of Chilean *Notophagus* forests and their influences in forest dynamics. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* **109**, 474-487.

- Veblen, T.T., Schlegel, F.M. & Escobar, B.R. (1980). Dry-matter production of two species of bamboo (*Chusquea culeou* and *C. tenuiflora*) in south-central Chile. *Journal of Ecology* **68**, 397-404.
- Veloso, H.P. Rangel-Filho, A.L.R. & Lima, J.C.A. (1991). *Classificação da vegetação brasileira, adaptada a um sistema universal*. Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística-IBGE, Rio de Janeiro.
- Verburg, R.W. & During, H.J. (1998). Vegetative propagation and sexual reproduction in the woodland understory pseudo-annual *Circaea lutetiana* L. *Plant Ecology* **134**, 211-224.
- Vidalenc, D. (2000). *Distribuição das florestas dominadas pelo bambu Guadua weberbaueri Pilger em escala de paisagem no sudoeste da Amazônia e fatores edáficos que afetam sua densidade*. Dissertação de Mestrado, Universidade do Amazonas/Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia. 102p.
- Waller, D.M. & Steingraeber, D.A. (1985). Branching and modular growth: theoretical models and empirical patterns. *Population biology and evolution of clonal organisms* (Ed. by J.B.C. Janckson; L.W. Buss & R.E. Cook), pp. 225-257. New Haven, Yale University Press.
- Watkinson, A.R. (1986). Plant population dynamics. *Plant Ecology* (Ed. by M.J. Crawley), pp. 137-184. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Watkinson, A.R. & White, J. (1986). Some life-history consequences of modular construction in plants. *Philosophical Transactions Royal Society of London B*. **313**, 31-51.
- Whittaker, R.H. (1967). *Gradient analysis of vegetation*. *Biological Review* **42**, 207-264.
- Whittaker, R.H. (1975). *Communities and ecosystems*. Macmillan, New York.
- Widmer, Y. (1997). Life history of some *Chusquea* species in old-growth oak forest in Costa Rica. *The Bamboos* (Ed. by G. P. Chapman). Academic Press, New York.
- Widmer, Y. (1998). Pattern and performance of understory bamboos (*Chusquea* spp.) under different canopy closures in old-growth oak forests in Costa Rica. *Biotropica* **30**, 400-415.
- Wiens, J. A. (1989). Spatial scaling in ecology. *Functional Ecology* **3**, 385-397.
- Wiens, J.A. (1984). On understanding a non-equilibrium world: myth and reality in community pattern and process. *Ecological communities: conceptual issues and the evidence* (Ed. by D.R. Strong, D. Simberloff, L.G. Abele & A.B. Thistle), pp.439-457. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- Wong, K.M. (1991). The growth architecture and ecology of some tropical bamboos. *Journal of the American Bamboo Society* **8**, 43-58.
- Yamamoto, S., Nishimura, N. & Matsui, K. (1995). Natural disturbance and tree species coexistence in an old-growth beech-dwarf bamboo forest, southwestern Japan. *Journal of Vegetation Science* **6**, 875-886.

AGRADECIMENTOS

Ao Conselho Nacional de Pesquisa (CNPq), pela bolsa concedida durante o período de realização deste trabalho.

Ao World Wildlife Fund (WWF), pelo apoio financeiro concedido para a elaboração desta pesquisa, e por estender até o Estado do Acre, as preocupações com a conservação dos recursos naturais.

Ao Projeto Experimento de Grande Escala da Biosfera-Atmosfera na Amazônia (LBA) no Acre, na pessoa do Dr. Irving Foster Brown, pela reserva técnica concedida para a última fase das atividades no campo.

Ao Departamento de Ciências da Natureza da Universidade Federal do Acre (UFAC), pela liberação para a capacitação, e à Coordenadoria de Apoio à Pós-Graduação, pelo apoio durante este período.

Ao Parque Zoobotânico, pela infra-estrutura e logística de campo, de forma carinhosa aos técnicos, Reinaldo Oliveira (*in memorian*), Leonildo Lima (*in memorian*), Írio Rivero, Edilson Consuelo e José de Ribamar, verdadeiras alavancas e incansáveis nas atividades de campo. Ao motorista José Lira Neto, pelas inúmeras idas e vindas.

Ao Sebastião, Lene e Dona Augusta da colocação Já-começa, pelas hospitalidade durante a fase de campo no seringal Dois Irmãos, na Reserva Extrativista Chico Mendes. Ao Sr. Francisco Portela, seringueiro da Fazenda Experimental Catuaba, pela hospitalidade e por compartilhar muitas histórias sobre a floresta com bambu.

Ao New York Botanical Garden (NYBG), pelas visitas técnicas e aos especialistas responsáveis pelas determinações botânicas, em especial ao Dr. Douglas Daly, pela amizade e companherismo.

Aos amigos do Laboratório de Termobiologia da Universidade de Brasília, Fabian, Flávia, Paulo, Alfredo, Luciana, Patrícia, Sarah, Isabel, Edriana, Steffano, Aparecida e Fábio Nakamura, pela companhia e momentos agradáveis em Brasília. Ao amigo José Marcelo Domingues Torezan pelo apoio, discussões e elocubrações sobre a floresta Amazônica, desde os tempos da graduação.

Aos Profs. Drs. Raimundo Henriques e John Hay, pela leitura crítica de alguns capítulos da tese.

Ao Prof. Dr. Bruce Nelson, pela disponibilização das imagens de satélite e incentivo quanto ao uso das mesmas, e pela colaboração na composição do capítulo 5.

Ao Prof. Dr. Carlos Augusto Klink, pela orientação e oportunidade para trilhar novos caminhos no estudo da ecologia.

À Giane, Sarah e Gabriela, pela compreensão, apoio e investimento, especialmente durante as longas ausências do lar, doce lar.

Anexo 1 - Listagem das espécies e respectivos parâmetros fitossociológicos na floresta com bambu; NI=número de indivíduos, DR=densidade relativa, DoR=dominância relativa, FR=frequência relativa, VIE=valor de importância específico, VC=valor de cobertura e AB=área basal. Seringal Dois Irmãos, Reserva Extrativista Chico Mendes, Xapuri-AC.

Espécie	NI	DR	DoR	FR	VIE	IVC	AB
Anacardiaceae							
Astronium cf. lecointei Ducke	5	1,69	2,42	1,60	5,71	4,11	0,36
Spondias mombin L. var. globosa J.D. Mitch. & Daly	3	1,02	0,71	1,20	2,92	1,72	0,11
Spondias testudinis J.D. Mitch. & Daly	2	0,68	0,15	0,80	1,63	0,83	0,02
Annonaceae							
Indeterminada	9	3,05	1,24	3,20	7,49	4,29	0,19
Onychopetalum krukoffii R. E. Fr.	1	0,34	0,05	0,40	0,79	0,39	0,01
Porcelia cf. ponderosa (Rusby) Rusby	2	0,68	0,50	0,80	1,98	1,18	0,08
Apocynaceae							
Aspidosperma cf. ulei Markgr.	1	0,34	0,33	0,40	1,06	0,66	0,05
Aspidosperma parvifolium A. DC.	1	0,34	0,35	0,40	1,09	0,69	0,05
Aspidosperma vargasii A. DC.	5	1,69	1,35	2,00	5,04	3,04	0,20
Tabernaemontana vanheurckii Müll. Arg.	3	1,02	0,23	1,20	2,44	1,24	0,03
Araliaceae							
Schefflera morototoni (Aubl.) Dechne & Planch.	2	0,68	0,21	0,80	1,69	0,89	0,03
Areaceae							
Astrocaryum murmurum Mart.	1	0,34	0,13	0,40	0,87	0,47	0,02
Bignoniaceae							
Jacaranda copaia (Aubl.) D. Don	1	0,34	0,08	0,40	0,81	0,41	0,01
Sparattosperma leucanthum (Vell. Conc.) Schumann	3	1,02	0,92	0,80	2,73	1,93	0,14
Tabebuia serratifolia (Vahl) G. Nicholson	1	0,34	0,09	0,40	0,83	0,43	0,01
Bombacaceae							
Ceiba insignis (H.B.K.) P. E. Gibbs & Semir	1	0,34	0,08	0,40	0,81	0,41	0,01
Ceiba pentandra (L.) Gaertn.	1	0,34	20,83	0,40	21,57	21,17	3,14
Chorisia sp.	3	1,02	5,43	1,20	7,65	6,45	0,82
Matisia sp.	1	0,34	0,10	0,40	0,84	0,44	0,02
Matisia cordata Humboldt. & Bonpland	7	2,37	1,29	2,80	6,46	3,66	0,19
Pseudobombax cf. septenatum Dugand	4	1,36	0,98	1,20	3,54	2,34	0,15
Quararibea guianensis Aubl.	1	0,34	0,05	0,40	0,79	0,39	0,01
Boraginaceae							
Cordia alliodora (Ruiz & Pav.) Cham.	2	0,68	0,85	0,80	2,33	1,53	0,13
Cordia sellowiana Cham.	3	1,02	0,28	1,20	2,50	1,30	0,04
Cordia sp.1	1	0,34	0,12	0,40	0,86	0,46	0,02
Cordia sp.2	1	0,34	0,09	0,40	0,83	0,43	0,01
Burseraceae							
Crepidospermum rhoifolium (Benth.) Triana & Planch.	2	0,68	0,14	0,40	1,22	0,82	0,02
Caesalpinaceae							
Dialium guianense Benth	1	0,34	0,10	0,40	0,84	0,44	0,02
Hymenaea cf. oblongifolia Huber	1	0,34	0,75	0,40	1,49	1,09	0,11
Indeterminada	2	0,68	0,15	0,80	1,63	0,83	0,02
Poeppigia procera C. Presl.	1	0,34	0,15	0,40	0,89	0,49	0,02
Schizolobium amazonicum Ducke	2	0,68	0,24	0,80	1,72	0,92	0,04
Senna silvestris (Vell.) Irwin & Barneby	5	1,69	1,12	2,00	4,82	2,82	0,17
Tachigali paniculata Aubl.	8	2,71	1,89	3,20	7,80	4,60	0,28
Caricaceae							
Jacaratia digitata (Poepp. & Endl.) Solms	3	1,02	2,98	1,20	5,20	4,00	0,45
Cecropiaceae							
Cecropia leucocoma Miq.	3	1,02	0,56	1,20	2,78	1,58	0,08
Pourouma guianensis Aubl.	5	1,69	0,61	1,60	3,90	2,30	0,09

Combretaceae

Terminalia oblonga (Ruiz & Pav.) Steud. 1 0,34 2,20 0,40 2,94 2,54 0,33

Euphorbiaceae

Drypetes sp. 5 1,69 1,46 1,60 4,75 3,15 0,22

Hevea brasiliensis (Willd. ex Adr. Juss.) Muell. Arg. 2 0,68 5,40 0,80 6,88 6,08 0,81

Sapium marmieri Huber 6 2,03 1,48 1,60 5,11 3,51 0,22

Fabaceae

Erythrina fusca Lour. 10 3,39 4,07 3,20 10,66 7,46 0,61

Hymenolobium sericeum Ducke 3 1,02 0,36 1,20 2,58 1,38 0,05

Indeterminada 1 0,34 0,15 0,40 0,89 0,49 0,02

Lonchocarpus spiciflorus Mart. 4 1,36 0,36 1,20 2,92 1,72 0,06

Machaerium tortipes Hoehne 1 0,34 0,53 0,40 1,27 0,87 0,08

Swartzia ingifolia Ducke 3 1,02 0,25 1,20 2,47 1,27 0,04

Flacourtiaceae

Casearia arborea (L.C. Rich.) Urban 1 0,34 0,28 0,40 1,01 0,61 0,04

Lauraceae

Mezilaurus itauba (C.F.W. Meiss.) Taub. ex Mez 1 0,34 0,57 0,40 1,31 0,91 0,09

Nectandra pulverulenta Nees 2 0,68 0,68 0,80 2,16 1,36 0,10

Lecythidaceae

Cariniana estrellensis (Raddi) Kuntze 1 0,34 5,21 0,40 5,95 5,55 0,79

Eschweilera coriacea (DC.) S. A. Mori 1 0,34 1,05 0,40 1,79 1,39 0,16

Eschweilera parvifolia Mart. ex DC. 2 0,68 0,45 0,80 1,93 1,13 0,07

Lythraceae

Lafoensia puniceifolia DC. 1 0,34 0,21 0,40 0,95 0,55 0,03

Meliaceae

Cedrela odorata L. 1 0,34 0,15 0,40 0,89 0,49 0,02

Trichilia micrantha Benth. 2 0,68 0,22 0,80 1,70 0,90 0,03

Trichilia pleeana (A. Juss.) C. DC. 1 0,34 0,28 0,40 1,01 0,61 0,04

Mimosaceae

Acacia paniculata (Linn.) Willd. 1 0,34 0,09 0,40 0,83 0,43 0,01

Acacia polyphylla DC. 38 12,88 7,00 7,60 27,48 19,88 1,05

Inga alba Willd. 5 1,69 0,46 1,60 3,75 2,15 0,07

Inga sp. 2 0,68 0,13 0,80 1,61 0,81 0,02

Parkia pendula (Willd.) Benth. ex Walp. 3 1,02 0,33 1,20 2,55 1,35 0,05

Piptadenia sp. 5 1,69 1,12 1,20 4,02 2,82 0,17

Stryphnodendron sp. 2 0,68 0,56 0,80 2,04 1,24 0,09

Stryphnodendron pulcherrimum (Willd.) Hochreutiner 1 0,34 0,10 0,40 0,84 0,44 0,02

Moraceae

Brosimum lactescens (S. Moore) C. C. Berg 3 1,02 0,22 0,80 2,03 1,23 0,03

Ficus maxima Mill. 1 0,34 1,88 0,40 2,61 2,21 0,28

Pseudolmedia macrophylla Trécul 1 0,34 0,10 0,40 0,84 0,44 0,02

Myristicaceae

Virola elongata (Benth.) Warb. 2 0,68 0,27 0,80 1,75 0,95 0,04

Myrtaceae

Eugenia sp. 1 0,34 0,09 0,40 0,83 0,43 0,01

Indeterminada 1 0,34 0,06 0,40 0,80 0,40 0,01

Nyctaginaceae

Neea cauliflora Heimerl 7 2,37 0,79 2,80 5,96 3,16 0,12

Neea sp. 10 3,39 0,85 3,20 7,44 4,24 0,13

Olacaceae

Heisteria acuminata (Humb. & Bonpl.) Engl. 8 2,71 1,46 3,20 7,37 4,17 0,22

Polygonaceae

Coccoloba sp. 5 1,69 0,74 2,00 4,43 2,43 0,11

Rhamnaceae

Colubrina glandulosa Perkins 2 0,68 0,50 0,80 1,98 1,18 0,08

Rubiaceae							
Alseis peruviana Standl.	2	0,68	2,62	0,80	4,09	3,29	0,39
Indeterminada 1	1	0,34	0,10	0,40	0,84	0,44	0,02
Indeterminada 2	3	1,02	0,29	1,20	2,50	1,30	0,04
Rutaceae							
Galipea trifoliata Aublet.	3	1,02	1,08	1,20	3,30	2,10	0,16
Metrodorea flavida Krause	5	1,69	0,68	1,60	3,97	2,37	0,10
Zanthoxylum rhoifolium Lam.	11	3,73	2,74	2,00	8,47	6,47	0,41
Sapindaceae							
Cupania cinerea Poepp.	1	0,34	0,13	0,40	0,87	0,47	0,02
Talisia cerasina (Benth.) Radlk.	1	0,34	0,06	0,40	0,80	0,40	0,01
Sapotaceae							
Manilkara inundata (Ducke) Ducke	1	0,34	0,06	0,40	0,80	0,40	0,01
Pouteria sp.1	2	0,68	0,37	0,80	1,85	1,05	0,06
Pouteria sp.2	1	0,34	0,13	0,40	0,87	0,47	0,02
Sterculiaceae							
Guazuma ulmifolia Lam.	3	1,02	0,41	1,20	2,63	1,43	0,06
Theobroma speciosum Willd. ex Spreng.	2	0,68	0,22	0,80	1,70	0,90	0,03
Tiliaceae							
Apeiba tibourbou Aubl.	2	0,68	0,34	0,80	1,82	1,02	0,05
Lueheopsis sp.	3	1,02	0,29	0,80	2,11	1,31	0,04
Urticaceae							
Urera cf. caracasana (Jacq.) Griseb.	4	1,36	0,27	1,60	3,22	1,62	0,04
Violaceae							
Rinoreaocarpus ulei (Melchior) Ducke	2	0,68	0,14	0,80	1,62	0,82	0,02
Indeterminada							
Indeterminada 1 (angelim branco)	1	0,34	0,09	0,40	0,83	0,43	0,01
Indeterminada 2 (cipó)	1	0,34	0,23	0,40	0,97	0,57	0,03
Indeterminada 3 (guaribero)	1	0,34	0,10	0,40	0,84	0,44	0,02

Anexo 2 - Listagem das espécies e respectivos parâmetros fitossociológicos na floresta com palmeiras; NI=número de indivíduos, DR=densidade relativa, DoR=dominância relativa, FR=frequência relativa, VIE=valor de importância específico, VC=valor de cobertura e AB=área basal. Seringal Dois Irmãos, Reserva Extrativista Chico Mendes, Xapuri-AC.

Espécie	NI	DR	DoR	FR	VIE	VC	AB (m ²)
Anacardiaceae							
Anacardium graveolens Jacq.	1	0,21	0,04	0,25	0,5	0,25	0,01
Astronium cf. lecointei Ducke	2	0,42	0,17	0,51	1,1	0,59	0,05
Spondias mombin L. var. globosa J.D Mitchell & Daly	1	0,21	0,03	0,25	0,49	0,23	0,01
Spondias testudinis J.D. Mitchell & Daly	1	0,21	0,45	0,25	0,91	0,66	0,14
Annonaceae							
Duguetia sp.	1	0,21	0,03	0,25	0,5	0,24	0,01
Onichopetalum krukoffii R.E. Fr.	1	0,21	0,08	0,25	0,54	0,29	0,03
Unonopsis sp.	2	0,42	0,11	0,51	1,04	0,53	0,04
Xylopia cuspidata Diels.	1	0,21	0,06	0,25	0,52	0,27	0,02
Apocynaceae							
Aspidosperma vargasii A. DC.	6	1,25	0,24	1,02	2,51	1,49	0,08
Geissospermum cf. reticulatum A.H. Gentry	2	0,42	0,25	0,51	1,17	0,66	0,08
Tabernaemontana vanheurckii Müll. Arg.	6	1,25	1,33	1,27	3,85	2,58	0,42
Arecaceae							
Astrocaryum aculeatum G. Mey.	2	0,42	0,22	0,51	1,15	0,64	0,07
Astrocaryum murmurum Mart.	2	0,42	0,2	0,51	1,12	0,62	0,06
Atallea phalerata Mart. ex. Spreng.	2	0,42	0,7	0,51	1,63	1,12	0,22
Euterpe precatoria Mart.	32	6,65	1,51	4,83	13	8,16	0,47
Iriartea deltoidea Ruiz & Pav.	16	3,33	1,43	1,78	6,54	4,75	0,44
Oenocarpus bataua Mart.	1	0,21	0,07	0,25	0,53	0,27	0,02
Socratea exorrhiza (Mart.) H. Wendl	1	0,21	0,05	0,25	0,51	0,26	0,02
Bignoniaceae							
Arrabidaea sp.	1	0,21	0,04	0,25	0,5	0,25	0,01
Jacaranda copaia (Aubl.) D. Don	5	1,04	0,46	1,27	2,78	1,5	0,14
Bombacaceae							
Bombacopsis paraensis (Ducke) A. Robyns	1	0,21	0,65	0,25	1,11	0,85	0,20
Ceiba insignis (H.B.K.) P. E. Gibbs & Semir	1	0,21	0,75	0,25	1,21	0,95	0,23
Ceiba pentandra (L.) Gaertn.	1	0,21	0,35	0,25	0,81	0,56	0,11
Chorisia sp.	1	0,21	0,08	0,25	0,55	0,29	0,03
Quararibea amazonica Ulbrich	8	1,66	0,44	1,53	3,63	2,1	0,14
Boraginaceae							
Cordia sp.	1	0,21	0,1	0,25	0,56	0,3	0,03
Cordia sylvestris Fresenius	1	0,21	0,03	0,25	0,49	0,23	0,01
Bursaceae							
Tetragastris altissima (Aubl.) Swart	36	7,48	4,97	4,58	17,04	12,46	1,55
Trattinnickia boliviana (Swart.) Daly	2	0,42	0,14	0,51	1,06	0,55	0,04
Caesalpiniaceae							
Apuleia leiocarpa (Voguel) J.F. Mac	3	0,62	2,36	0,76	3,75	2,98	0,73
Dialium guianense Benth.	15	3,12	2,4	2,8	8,32	5,52	0,75
Hymenaea oblongifolia Huber	2	0,42	0,14	0,51	1,06	0,55	0,04
Hymenaea reticulata Ducke	1	0,21	0,03	0,25	0,49	0,24	0,01
Poeppigia procera C. Presl	2	0,42	0,32	0,25	0,99	0,74	0,10
Tachigali paniculata Aublet.	3	0,62	0,72	0,76	2,1	1,34	0,22
Vouacapoua sp.	2	0,42	0,32	0,51	1,25	0,74	0,10
Cecropiaceae							
Cecropia leucocoma Miq.	2	0,42	0,17	0,25	0,84	0,58	0,05
Cecropia sciadophylla Mart.	2	0,42	0,21	0,51	1,13	0,63	0,07

Chrysobalanaceae							
<i>Hirtella racemosa</i> Lam.	2	0,42	0,09	0,51	1,01	0,5	0,03
<i>Licania heteromorpha</i> Benth.	1	0,21	0,1	0,25	0,57	0,31	0,03
<i>Licania miltonii</i> Prance	3	0,62	0,23	0,76	1,62	0,86	0,07
Clusiaceae							
<i>Vismia cayennensis</i> (L.) Pers.	1	0,21	0,07	0,25	0,53	0,27	0,02
Combretaceae							
<i>Combretum</i> sp.	3	0,62	0,12	0,76	1,51	0,74	0,04
<i>Terminalia oblonga</i> (Ruiz & Pav.) St	1	0,21	0,28	0,25	0,74	0,49	0,09
Ebenaceae							
<i>Diospyrus banisteriae</i> DC.	1	0,21	0,03	0,25	0,49	0,24	0,01
Euphorbiaceae							
<i>Alchornea discolor</i> Poepp.	1	0,21	0,32	0,25	0,78	0,53	0,10
<i>Drypetes</i> sp.	2	0,42	0,33	0,51	1,26	0,75	0,10
<i>Hevea brasiliensis</i> (Willd. ex Adr. Juss.) Muell. Arg.	5	1,04	1,34	1,02	3,4	2,38	0,42
<i>Omphalea diandra</i> L.	1	0,21	0,03	0,25	0,49	0,24	0,01
<i>Sapium glandulosum</i> (L.) Morong	1	0,21	0,04	0,25	0,51	0,25	0,01
Fabaceae							
<i>Dalbergia gracilis</i> Benth.	1	0,21	0,07	0,25	0,54	0,28	0,02
<i>Diploptropis brasiliensis</i> (Tul.) Benth.	1	0,21	0,03	0,25	0,49	0,24	0,01
<i>Erythrina verna</i> Vell.	2	0,42	1,24	0,51	2,16	1,65	0,39
<i>Hymenolobium sericeum</i> Ducke	2	0,42	0,34	0,51	1,27	0,76	0,11
<i>Machaerium tortipes</i> Hoehne	1	0,21	0,37	0,25	0,83	0,57	0,11
<i>Ormosia coccinea</i> Jacks	1	0,21	0,72	0,25	1,18	0,93	0,22
<i>Pterocarpus rohrii</i> Vahl	3	0,62	21,06	0,76	22,44	21,68	6,55
Flacourtiaceae							
<i>Lindackeria paludosa</i> (Benth.) Gilg.	5	1,04	0,25	1,02	2,31	1,29	0,08
<i>Casearia</i> sp.	1	0,21	0,17	0,25	0,64	0,38	0,05
<i>Casearia arborea</i> (L.C. Rich.) Urban	3	0,62	0,36	0,51	1,49	0,99	0,11
<i>Casearia javitensis</i> H.B.K.	3	0,62	0,09	0,76	1,48	0,71	0,03
Lauraceae							
Indeterminada	1	0,21	0,05	0,25	0,51	0,25	0,01
<i>Mezilaurus itauba</i> (C.F.W. Meiss.) T	1	0,21	0,28	0,25	0,74	0,49	0,09
<i>Nectandra pulverulenta</i> Nees	1	0,21	0,06	0,25	0,52	0,26	0,02
Lecythydaceae							
<i>Bertholletia excelsa</i> Humb. & Bonpl.	4	0,83	11,47	1,02	13,32	12,3	3,57
<i>Couratari macrosperma</i> A. C. Sm.	1	0,21	0,27	0,25	0,73	0,48	0,08
<i>Eschweilera coriacea</i> (DC.) S.A. Mori	1	0,21	0,06	0,25	0,52	0,27	0,02
<i>Eschweilera</i> sp.	8	1,66	1,93	1,78	5,37	3,59	0,60
<i>Gustavia hexapetala</i> (Aubl.) Sm.	3	0,62	0,23	0,76	1,62	0,86	0,07
Malpigiaceae							
<i>Byrsonima</i> sp.	1	0,21	0,08	0,25	0,54	0,29	0,03
<i>Byrsonima crispa</i> Adr. Juss.	2	0,42	0,48	0,51	1,4	0,89	0,15
Meliaceae							
<i>Cedrela odorata</i> L.	3	0,62	1,35	0,51	2,48	1,97	0,42
<i>Swietenia macrophylla</i> King.	1	0,21	2,68	0,25	3,14	2,88	0,83
<i>Trichilia</i> sp.	1	0,21	0,05	0,25	0,51	0,26	0,02
<i>Trichilia pleeana</i> (A. Juss.) C. DC.	6	1,25	0,42	1,27	2,94	1,66	0,13
<i>Guarea gomme</i> Pulle	1	0,21	0,09	0,25	0,56	0,3	0,03
<i>Guarea kunthiana</i> A. Juss.	1	0,21	0,11	0,25	0,57	0,32	0,04
Melastomataceae							
<i>Henriettella sylvestris</i> Gleason	4	0,83	0,36	0,76	1,95	1,19	0,11
<i>Miconia</i> sp.1	1	0,21	0,04	0,25	0,5	0,24	0,01
<i>Miconia</i> sp.2	2	0,42	0,12	0,51	1,05	0,54	0,04
<i>Miconia</i> sp.3	1	0,21	0,13	0,25	0,59	0,33	0,04
<i>Mouriri</i> cf. <i>grandiflora</i> DC.	3	0,62	0,14	0,76	1,52	0,76	0,04

Mimosaceae							
Acacia riparia Humb., Bonpl. & Kunth	1	0,21	0,07	0,25	0,54	0,28	0,02
Indeterminada	1	0,21	0,04	0,25	0,5	0,25	0,01
Inga auristella Harms.	1	0,21	0,03	0,25	0,49	0,23	0,01
Inga sp.1	7	1,46	0,95	1,27	3,67	2,4	0,29
Inga sp.2	1	0,21	0,32	0,25	0,78	0,53	0,10
Parkia nitida Miq.	1	0,21	2,83	0,25	3,3	3,04	0,88
Parkia pendula (Willd.) Benth. ex Walp.	1	0,21	0,1	0,25	0,57	0,31	0,03
Piptadenia sp.	2	0,42	0,1	0,51	1,03	0,52	0,03
Stryphnodendron pulcherrimum (Willd.) Hochr.	1	0,21	0,03	0,25	0,49	0,23	0,01
Monimiaceae							
Siparuna sp.	3	0,62	0,35	0,76	1,73	0,97	0,11
Siparuna cf. glyxicarpa (Ducke) S.S. Renner	4	0,83	0,2	1,02	2,05	1,03	0,06
Moraceae							
Brosimum sp.	2	0,42	0,09	0,51	1,02	0,51	0,03
Brosimum alicastrum Sw. subsp. bolivarense (Pittier) C. C. Berg	1	0,21	0,05	0,25	0,51	0,26	0,02
Brosimum guianense (Aubl.) Huber	5	1,04	0,99	1,27	3,3	2,03	0,31
Brosimum lactescens (S. Moore) C. C. Berg	5	1,04	0,22	1,02	2,28	1,26	0,07
Castilla ulei Warb.	4	0,83	0,55	0,76	2,15	1,39	0,17
Clarisia sp.	2	0,42	0,09	0,51	1,02	0,51	0,03
Clarisia racemosa Ruiz & Pav.	4	0,83	1,24	1,02	3,09	2,07	0,39
Ficus cf. trigona L.f.	3	0,62	0,6	0,25	1,48	1,23	0,19
Helicostylis sp.	1	0,21	0,03	0,25	0,49	0,23	0,01
Helicostylis tomentosa (P. & E.) Rusby	4	0,83	0,98	1,02	2,83	1,81	0,30
Perebea mollis (P. & E.) Huber	3	0,62	0,54	0,76	1,93	1,16	0,17
Pseudolmedia laevigata Trecul.	2	0,42	0,18	0,51	1,1	0,59	0,06
Pseudolmedia laevis (Ruiz et Pav.) J.F. Macbr.	8	1,66	0,75	1,02	3,43	2,42	0,23
Pseudolmedia macrophylla Trecul.	3	0,62	0,22	0,51	1,35	0,84	0,07
Pseudolmedia sp.1	1	0,21	0,28	0,25	0,74	0,49	0,09
Pseudolmedia sp.2	1	0,21	0,27	0,25	0,73	0,48	0,08
Pseudolmedia sp.3	4	0,83	0,84	0,76	2,44	1,68	0,26
Sorocea brigueitii Macbr.	1	0,21	0,31	0,25	0,77	0,52	0,10
Myristicaceae							
Iryanthera juruensis Warb.	4	0,83	0,17	1,02	2,02	1	0,05
Otoba cf. parvifolia (Markgr.) A.H.	2	0,42	0,07	0,51	0,99	0,48	0,02
Virola calophylla Warb.	1	0,21	0,12	0,25	0,58	0,33	0,04
Myrtaceae							
Eugenia sp.	1	0,21	0,03	0,25	0,49	0,23	0,01
Nyctaginaceae							
Neea cauliflora Heimerl.	7	1,46	0,21	1,53	3,19	1,66	0,06
Olacaceae							
Heisteria ovata Benth.	10	2,08	0,66	2,04	4,77	2,74	0,20
Opiliaceae							
Agonandra sylvatica Ducke	1	0,21	0,65	0,25	1,11	0,86	0,20
Polygonaceae							
Coccoloba sp.	1	0,21	0,15	0,25	0,61	0,36	0,05
Quinaceae							
Quina florida Tul.	3	0,62	0,14	0,76	1,52	0,76	0,04
Sapindaceae							
Allophylus floribundus (Poepp. & Endl.) Radlk.	1	0,21	0,03	0,25	0,49	0,24	0,01
Rubiaceae							
Amaioua guianensis Aubl.	3	0,62	0,15	0,76	1,53	0,77	0,05
Capirona decorticans Spruce	5	1,04	0,36	1,27	2,68	1,4	0,11
Coussarea longiflora Müll. Arg.	1	0,21	0,03	0,25	0,49	0,24	0,01
Faramea corymbosa Aubl.	1	0,21	0,03	0,25	0,49	0,24	0,01

<i>Isertia</i> sp.	4	0,83	1,19	0,76	2,79	2,02	0,37
<i>Psychotria poeppigiana</i> Müll. Arg.	1	0,21	0,03	0,25	0,49	0,23	0,01
Rutaceae							
<i>Galipea trifoliata</i> Aublet.	9	1,87	0,49	1,27	3,64	2,36	0,15
<i>Metrodorea flavida</i> Krause	12	2,49	1,13	1,78	5,4	3,62	0,35
<i>Zanthoxylum juniperum</i> Poepp.	1	0,21	0,17	0,25	0,64	0,38	0,05
<i>Zanthoxylum riedelianum</i> Engler	2	0,42	0,32	0,51	1,24	0,73	0,10
Sapindaceae							
<i>Cupania scrobiculata</i> Rich.	4	0,83	0,32	1,02	2,17	1,15	0,10
<i>Matayba</i> sp.	10	2,08	0,7	2,54	5,32	2,78	0,22
Sapotaceae							
<i>Ecclinusa ramiflora</i> Mart.	2	0,42	0,13	0,51	1,06	0,55	0,04
Indeterminada	1	0,21	0,05	0,25	0,51	0,26	0,02
<i>Manilkara inundata</i> (Ducke) Ducke	1	0,21	0,04	0,25	0,51	0,25	0,01
<i>Micropholis</i> sp.	3	0,62	0,25	0,76	1,64	0,88	0,08
<i>Micropholis egensis</i> (A. DC.) Pierre	1	0,21	0,1	0,25	0,56	0,31	0,03
<i>Micropholis guyanensis</i> (A. DC.) Pierre	1	0,21	0,11	0,25	0,57	0,31	0,03
<i>Pouteria</i> sp.1	1	0,21	0,42	0,25	0,88	0,63	0,13
<i>Pouteria</i> sp.2	10	2,08	4,04	2,29	8,41	6,12	1,26
<i>Pouteria</i> sp.3	2	0,42	0,15	0,51	1,07	0,57	0,05
<i>Pouteria</i> sp.4	1	0,21	0,25	0,25	0,71	0,45	0,08
Sterculiaceae							
<i>Sterculia frondosa</i> Rich.	3	0,62	0,83	0,76	2,22	1,46	0,26
<i>Theobroma</i> cf. <i>sylvestre</i> Aubl. ex Mart.	5	1,04	0,24	1,27	2,56	1,28	0,08
Tiliaceae							
<i>Apeiba echinata</i> Gaertn.	3	0,62	1,15	0,76	2,54	1,78	0,36
<i>Lueheopsis</i> sp.	1	0,21	0,05	0,25	0,51	0,26	0,02
Ulmaceae							
<i>Celtis schippii</i> Standl.	3	0,62	0,22	0,76	1,61	0,84	0,07
Verbenaceae							
<i>Vitex triflora</i> Vahl	2	0,42	0,26	0,25	0,93	0,68	0,08
Violaceae							
<i>Rinoreaocarpus ulei</i> (Melchior) Ducke	11	2,29	0,58	2,04	4,9	2,87	0,18
Vochysiaceae							
<i>Erisma</i> sp.	2	0,42	0,77	0,51	1,69	1,19	0,24
<i>Erisma uncinatum</i> Warm.	1	0,21	0,05	0,25	0,51	0,25	0,01
<i>Qualea</i> sp.	1	0,21	0,03	0,25	0,49	0,23	0,01
<i>Qualea tessmannii</i> Mildbr.	1	0,21	0,09	0,25	0,55	0,29	0,03
Indeterminada							
Indeterminada (macucu sangue)	1	0,21	0,03	0,25	0,5	0,24	0,01
Indeterminada (açoita cavalo)	1	0,21	0,04	0,25	0,5	0,24	0,01

ESTRUTURA DE PLANTAS CLONAIS, ESTRATÉGIAS DE DESENVOLVIMENTO E REGULAÇÃO

A produção repetitiva (iteração) de unidades modulares não reprodutivas, ou unidades de construção, que sejam morfológicamente semelhantes, caracteriza o crescimento de plantas clonais. À estas unidades modulares cunhou-se o termo "ramet" (Harper 1977). Os ramets permanecem interligados à planta parental durante seu desenvolvimento, e uma vez estabelecidos, podem formar novos indivíduos se separados uns dos outros por processos naturais ou injúrias. Em contraposição, o conjunto de módulos originados dos tecidos de um mesmo zigoto ou vindo de semente não apomítica é denominado "genet" (Kays & Harper 1974).

Os ramets adquirem recursos do meio, pois realizam a fotossíntese, absorvem água e nutrientes, e contém todos os órgãos necessários para uma sobrevivência independente (Callaghan *et al.* 1992). São conectados por caules plagiotrópicos modificados (rizomas ou estolões cujo desenvolvimento não é necessariamente horizontal), chamados "espaçadores" (Bell 1984), que permitem o transporte de água, nutrientes e assimilados entre ramets (Pitelka & Ashmun 1985). Os rizomas crescem sobre ou abaixo da superfície do solo, são mais longevos e tem maior capacidade de estocar reservas que os estolões, os quais usualmente são aéreos, apoiam-se sobre a vegetação e apenas ocasionalmente fazem contato com o substrato (Hutchings & Moggie 1990).

Muitas vezes a plasticidade morfológica das plantas clonais lhes permite responder à heterogeneidade da distribuição espacial e temporal dos recursos ou às variações nas condições ambientais, tanto bióticas quanto abióticas (e.g., Pitelka & Ashmun 1985, Hutchings & Slade 1988, Callaghan *et al.* 1992, Hutchings & de Kroon 1994, Dong 1995, Dong & Pierdominici 1995). A plasticidade se manifesta através das mudanças no comprimento dos entre-nós e pecíolos, na presença ou não de ramificação e na alocação de biomassa para as partes subterrâneas e aéreas da plantas (Stuefer 1996). Isso altera a arquitetura do clone o que aumenta a possibilidade de capturar recursos (Casper & Jackson 1997) e afeta a eficiência de ocupação do espaço modificando atributos como: mobilidade, persistência, dispersão, desenvolvimento e reprodução (Hutchings & Moggie 1990).

A proliferação de ramets aumenta a área de ocupação do clone e tem sido interpretada como um hábito "forrageador" destas plantas (Slade & Hutchings 1987 a, b, Hutchings & de Kroon 1994, de Kroon & Hutchings 1995). A distância entre os ramets "mãe" e "filho" e a

existência de “espaçadores” (meristemas laterais que originarão novos rizomas), são parâmetros críticos do comportamento forrageador de uma planta clonal (de Kroon & Hutchings 1995).

A longevidade e o comprimento das conexões entre ramets variam, gerando dois extremos de um contínuo de formas de crescimento clonal: fragmentado versus compactado. Quando a distribuição dos módulos é espaçada e as conexões longas, a planta apresenta um comportamento fugitivo e oportunista, lembrando uma força armada em movimento constante, que desaparece de certas áreas e penetra em outras. Essa forma de crescimento é chamada de “guerrilheira”. Se as conexões são curtas e a distribuição dos módulos compacta, a planta expande-se lentamente, permanecendo na área ocupada por longos períodos, limitando a penetração de plantas vizinhas, sendo sua forma de crescimento chamada de “falangeal”, em referência às unidades dos exércitos grego e romano (Lovett Doust 1981, Lovett Doust & Lovett Doust 1981).

O balanço entre hormônios derivados da raiz e do broto, a densidade de fluxo de fótons, a relação entre o vermelho e o vermelho extremo, a disponibilidade de nutrientes e a integração fisiológica são fatores determinantes da forma de crescimento clonal e da morfologia de espécies com caules plagiotrópicos (Deregibus *et al.* 1985, Marshall 1990, Hutchings & Mogie 1990, Hutchings & de Kroon 1994). Tanto acima como abaixo do solo, a forma de uma planta é um produto da atividade diferencial dos meristemas, que é controlada pelo balanço das substâncias de crescimento (Hutchings & Mogie 1990). As auxinas são produzidas nos meristemas de brotos e folhas, impõem dominância apical do broto, inibem a atividade de meristemas laterais no caule e promovem a ramificação no sistema radicular. As citocininas são sintetizadas primariamente na raiz, promovem a dominância apical no sistema radicular e estimulam a ramificação do broto. As giberelinas são sintetizadas nos brotos e raízes, promovem o desenvolvimento do caule principal e estimulam o crescimento lateral de gemas (Hutchings & de Kroon 1994). Shein & Jackson (1972) sugeriram que o balanço hormonal pode ser modificado pela disponibilidade de água e nutrientes, regime de luz e idade da planta.

Diversos estudos investigaram as respostas plásticas das plantas clonais aos efeitos da quantidade e qualidade espectral da luz, e da disponibilidade de nutrientes. Slade & Hutchings (1987b) registraram um aumento no comprimento dos entre-nós e uma diminuição na ramificação dos estolões de *Glechoma hederacea*, quando as plantas cresceram em baixa disponibilidade de luz. A baixa densidade de fluxo de fóton fotossintético (DFFF) e a baixa

relação entre o vermelho e o vermelho extremo, promoveram uma diminuição na ramificação (produção de ramets) e um aumento no comprimento dos pecíolos de *Trifolium repens* (Solangaarachchi & Harper 1987). Sob condições similares, Méthy *et al.* (1990) observaram que *Eichornia crassipes* reduziu a produção de ramets e aumentou a partição para o crescimento do ramet mais “velho”. Plantas de *Lamiastrum galeobdolon* crescendo em um gradiente de alta para baixa intensidade luminosa, apresentaram um aumento no comprimento dos entre-nós (Dong 1993). Dong & Pierdominici (1995) mostraram que os rizomas de *Holcus mollis*, os estolões de *Agrostis stolonifera* e os rizomas e estolões de *Cynodon dactylon*, todas gramíneas, ramificaram intensamente sob níveis altos de luminosidade. Quando os níveis de luz foram baixos, os estolões de *C. dactylon* desenvolveram entre-nós mais longos e os rizomas não responderam significativamente. Na sombra, *Trifolium fragiferum* apresentou um aumento de 75% no comprimento dos entre-nós, comparado com as plantas crescendo sob condições luminosas altas (Huber & Wiggerman 1997). *Potentilla reptans* produziu uma quantidade menor de ramos que plantas crescendo em plena luz (Huber & Stuefer 1997). Verburg & During (1998) verificaram que o número de rizomas em *Circaea lutetiana* está positivamente relacionado com a disponibilidade de luz. Mudanças na composição espectral influenciaram os processos de desenvolvimento e a morfogênese de *Potentilla anserina* e *P. repens*, apresentando maior efeito sobre o tamanho das estruturas modulares (folhas e ramets), ao mesmo tempo que mudanças na quantidade da luz afetaram principalmente o crescimento e a reprodução (Stuefer & Huber 1998).

Sob níveis altos de nutrientes, os ramets de *Glechoma hederacea* apresentaram uma diminuição no comprimento dos entre-nós e um aumento na ramificação do estolão e na produção de ramets, indicando uma estratégia de consolidação da ocupação do habitat. Ramets que crescem sob níveis baixos de nutrientes mostraram um aumento no comprimento dos entre-nós e uma redução na ramificação do estolão, indicando forrageamento intenso (Slade & Hutchings 1987b). *Lycopodium annotinum* (Svensson & Callaghan 1988) e *Trifolium repens* (Solangaarachchi & Harper 1987), também mostraram um aumento na ramificação frente à disponibilidade de nutrientes.

Outra característica que determina a performance de uma planta clonal, é a longevidade da conexão funcional, ou seja, a integração fisiológica entre ramet “mãe e filho”. Em muitas plantas clonais, as conexões entre ramets permanecem intactas por longos períodos, conferindo maior longevidade ao genet e promovendo a ocupação de áreas, através do suprimento “materno” de recursos aos ramets “filhos” e do aumento da habilidade competitiva

de ramets em relação às plantas vizinhas (Briske & Butler 1989, Hartnett & Bazzaz 1985a). Esse suporte mútuo entre ramets fisiologicamente integrados pode ser um meio efetivo de “liberar” uma planta clonal dos locais desfavoráveis (Stuefer *et al.* 1994). O compartilhamento de recursos é vantajoso quando as plantas clonais estão crescendo em ambiente heterogêneo, pois permite uma redistribuição interna dos recursos adquiridos pelos ramets que crescem nos locais favoráveis do ambiente (Stuefer & Hutchings 1994, Stuefer 1996). Slade & Hutchings (1987c) verificaram que os ramets jovens de *Glechoma hederacea*, quando sob condições desfavoráveis (sombreamento e escassez de nutrientes) são supridos por ramets mais velhos que estejam crescendo sob condições favoráveis (não sombreada e rica em nutrientes), evidenciando translocação acropetalar de recursos (de ramets “velhos” para “jovens”). Nenhum suporte de translocação basipetalar (de ramets “jovens” para mais “velhos”) foi encontrado nesse experimento, embora os autores sugiram que ramets jovens crescendo sob condições favoráveis, suportem ramets previamente estabelecidos quando em condições desfavoráveis.

Este estudo teve os seguintes objetivos: i) descrever a morfologia de *Guadua weberbaueri*, realçando a estrutura do sistema rizomático de plantas que sabidamente se originaram de sementes; ii) investigar o desenvolvimento das plantas e seu crescimento horizontal a partir de parâmetros estruturais do sistema rizomático e da taxa cumulativa de crescimento; e iii) quantificar a alocação de biomassa entre as partes subterrânea e aérea da planta, e a taxa cumulativa à partir da ordem cronológica dos ramets.

MATERIAL E MÉTODOS

Área de estudos

A Reserva Florestal Humaitá da Universidade Federal do Acre (9° 45' 1,9" S 67° 40' 18,8" W) possui uma área de 2.000 ha e está localizada cerca de 33 km de Rio Branco, no município de Porto Acre. O relevo na área é suave-ondulado e cortado por igarapés estreitos e profundos que alagam as regiões mais baixas do terreno durante o período chuvoso. A vegetação predominante é a Floresta Tropical Aberta em baixos platôs (Governo do Estado do Acre 2000), mas existem áreas cobertas por floresta densa e floresta de várzea.

A unidade morfoestrutural onde está situada a área é representada pela Depressão Amazônica com feição geomorfológica colinosa (relevos de topo pouco convexo), talhada em

sedimentos da Formação Solimões, onde a dimensão horizontal das colinas está em torno de 250 m, com vales apresentando aprofundamento de drenagem que varia de muito fraco a fraco. As florestas abertas com palmeiras, bambu e cipós desenvolvem-se sobre os Argissolos dessa Formação, antigamente chamados de Podzólicos (Governo do Estado do Acre 2000).

A precipitação pluviométrica média anual na região varia entre 2.000-2.100 mm, sendo o período de janeiro à março o mais chuvoso, e o de junho à agosto o mais seco. Durante o período mais seco, o avanço de frentes polares pela planície do Chaco até a Amazônia Ocidental, causa o fenômeno das “friagens”, quando a temperatura decresce em poucas horas e atinge 10°C, que dura de três a cinco dias (Governo do Estado do Acre 2000).

Estrutura clonal e biomassa

As incertezas sobre o período de florescimento dos bambus e a necessidade de observações de longo prazo, dificultam a documentação e a descrição dos processos de desenvolvimento das plântulas e dos clones (Makita 1992). Assim como em outras áreas do leste do Acre, as populações de *Guadua weberbaueri* na reserva floresceram, produziram sementes e morreram entre 1991-92. As plântulas são abundantes em toda área de domínio da floresta com bambu, exceto nas porções mais baixas do terreno, ao longo dos igarapés e em floresta secundária, onde existem clones mais desenvolvidos, reconhecidos pela presença de colmos com diâmetro maior.

Para descrever a estrutura do sistema rizomático subterrâneo e inferir sobre a estratégia de crescimento vegetativo de *Guadua weberbaueri*, cinco clones foram escavados de maneira arqueológica em dezembro de 1999. Os clones estavam em diferentes estágios de desenvolvimento. A camada superficial de solo foi removida cuidadosamente até a exposição do rizoma. A escavação foi feita em ordem progressiva, ou seja, à partir de um broto que seguramente foi produzido naquele ano (ausência de ramos e folhas), em direção aos ramets mais antigos. Portanto, a escavação seguiu a direção inversa à construção modular, até que um pequeno rizoma sólido, o módulo “inicial”, fosse encontrado.

Os módulos formados pelo rizoma com corpo desenvolvido e colmo vivo ou morto foram considerados neste trabalho como ramets, enquanto os rizomas em desenvolvimento, sem o corpo formado, foram chamados de “pescoço” do rizoma (espaçadores, *sensu* Bell 1994).

Após a exibição da estrutura subterrânea, a área ocupada pelos clones foi dividida em quadrats de 1 m² e os ramets vivos, mortos, vestigiais e os “pescoços” dos rizomas foram mapeados. Os ramets foram ordenados em ordens de ramets numeradas seqüencialmente à partir do ramet vestigial localizado no “ponto inicial” da construção clonal. As ramificações (novos rizomas) de cada ordem foram identificadas por meio de uma seqüência alfa-numérica. Em seguida, o comprimento total dos rizomas (do ponto de conexão com o rizoma parental até o ramet “filho”) e dos “pescoços”, e o diâmetro basal e comprimento dos colmos vivos foram medidos. Em cada clone foram contados: o número de ramets, ramificações e de “pescoço” por ordem, presença ou ausência de colmo e estado físico (vivo ou morto).

A estrutura dos clones foi avaliada através de correlações entre parâmetros relacionados ao crescimento: número de ordens, ramets, ramificações e “pescoços”; comprimento total do clone (somatório do comprimento dos rizomas e “pescoços” em desenvolvimento) e dos “pescoços”.

Após a escavação o material fresco foi limpo, pesado em balanças Pesola, e seco em estufa elétrica a 70°C, até peso constante, por pelo menos 48 horas, no Parque Zoológico da Universidade Federal do Acre. Em quatro dos cinco clones, obteve-se a alocação de biomassa para as partes subterrânea (rizomas e “pescoço”) e aérea (colmos, ramos e folhas). As raízes adventícias produzidas pelas gemas dos nós do rizoma são profundas e quebram-se facilmente, portanto sua massa foi adicionada à massa do rizoma e do “pescoço” em desenvolvimento. A taxa cumulativa de biomassa nos clones, foi efetuada para cada ordem de ramets, incluindo a massa dos “pescoços” dos rizomas em desenvolvimento.

RESULTADOS E DISCUSSÃO

Morfologia de *Guadua weberbaueri*

Guadua weberbaueri é um bambu lenhoso, arborescente e espinhoso. A espécie apresenta uma estrutura vegetativa modular composta de rizomas, brotos aéreos sem ramos e folhas, e colmos com ramos e folhas.

Este bambu possui um sistema subterrâneo rizomático extensivo, persistente e ramificado, que cresce horizontalmente próximo à superfície do solo (em torno de 20 cm de profundidade), podendo atingir profundidades maiores ou até mesmo emergir à superfície, ao desviar de obstáculos como raízes grandes. Por ser curto, grosso, curvado, achatado