INSTITUTO NACIONAL DE PESQUISAS DA AMAZÔNIA – INPA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS DE FLORESTAS TROPICAIS

DINÂMICA DA POPULAÇÃO DE *Scleronema Micranthum* Ducke EM UMA FLORESTA DE TERRA FIRME, MANAUS - AMAZONAS

KLINGER RENASSON PEREIRA LEITÃO

Manaus, Amazonas
Maio, 2015

KLINGER RENASSON PEREIA LEITÃO

DINÂMICA DA POPULAÇÃO DE *Scleronema micranthum* Ducke EM UMA FLORESTA DE TERRA FIRME, MANAUS - AMAZONAS

ORIENTADOR: Dr. NIRO HIGUCHI

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ciências de Florestas Tropicais, do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, como parte dos requisitos para obtenção do título de Mestre em CIÊNCIAS DE FLORESTAS TROPICAIS, área de concentração em Ciências de Florestas Tropicais.

Manaus, Amazonas
Maio, 2015

Leitão, Klinger Renasson Pereira
Dinâmica da população de *Scleronema micranthum* Ducke em uma floresta de terra firme, Manaus – Amazonas / Klinger Renasson Pereira Leitão. –Manaus : [s.n.], 2014. v, 42 f.: il. (algumas color.)

Dissertação (mestrado) -- INPA, Manaus, 2014.
Orientador: Higuchi, Niro
Área de concentração: Manejo Florestal, Silvicultura

1. Dinâmica florestal. 2. *Scleronema micranthum* Ducke. 3. Incremento. 4. Traços foliares. I. Título

Sinopse:

As diferenças da dinâmica e traços foliares da população de *Scleronema micranthum* Ducke em diferentes gradientes topográficos em uma área de terra firme na Amazônia Central. Não houve diferença de incremento em DAP e traços foliares nos diferentes gradientes topográficos.

Palavras-chave: Floresta natural, monitoramento florestal, dendrometria, traços funcionais

AGRADECIMENTOS

- A Deus e minha família que estão presentes em toda minha vida;

- Ao Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia;

- Ao Dr. Niro Higuchi pela orientação e oportunidade de saber a importância dos trabalhos desenvolvidos pela equipe do Laboratório de Manejo Florestal (LMF);

- A CAPES pela bolsa de estudos;

- Aos doutores Joaquim dos Santos e Adriano Lima pelos conselhos;

- Ao doutorando Daniel pelo aprendizado e sabedoria transmitido para eu desenvolver meu trabalho;

- Aos doutorandos Gabriel e Flávia por todo o suporte e conselho;

- A toda equipe do LMF juntamente com toda a família ZF-2 pelo companheirismo e apoio de campo;

- A equipe da JICA;

- Aos doutores do curso de Ciências de Florestas Tropicais (CFT) pelo conhecimento repassado;

- Aos colegas do curso de CFT, pelo aprendizado, companheirismo e amizade.

SUMÁRIO

1. INTRODUÇÃO 07
2. OBJETIVO.....10
2.1. Geral.....10
2.2. Específicos 10
4. REFERENCIAL TEÓRICO 11
4.1. Dinâmica Florestal.....11
4.2. *Scleronema micranthum* Ducke 13
4.3. Traços funcionais 14
5. MATERIAL E MÉTODOS 17
5.1. Caracterização da área de estudo 17
5.2. Dinâmica da população de *Scleronema micranthum* Ducke 19
5.3. Traços funcionais 20
5.4. Análise estatística 22
6. RESULTADOS E DISCUSSÃO.....23
6.1. Dinâmica da população de *Scleronema micranthum* Ducke 23
6.2. Traços funcionais da população de *Scleronema micranthum* Ducke 27
6.3. Dinâmica e traços funcionais da espécie 31
6.4. Síntese de resultados.....33
7. CONCLUSÃO.....34
8. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS 35

Resumo

O objetivo deste estudo foi avaliar a dinâmica da população de *Scleronema micranthum* Ducke em função de um gradiente ambiental e verificar se possíveis variações são explicadas por meio de traços foliares. O estudo foi realizado sobre dois transectos de 20 por 2500 m (5 hectares) cada, orientadas nos sentidos Leste-Oeste e Norte-Sul, no km 23 da estrada vicinal ZF-2 que se inicia no km 50 da Rodovia BR-174 (Manaus-AM). Foram selecionados indivíduos de *S. micranthum* com DAP≥10 cm, sendo estratificados em diferentes classes topográficas e diferentes classes de exposição de copa a luz solar. A estratificação em classes topográficas (platô, vertente e baixio) foi utilizada para avaliar a diferença na dinâmica populacional e nos traços funcionais. As classes de exposição da copa a incidência de luz solar (emergente, dossel primário, dossel secundário e sub-bosque) foram utilizadas para avaliar somente a variação dos traços funcionais. A dinâmica populacional como o incremento periódico anual em DAP (IPA_{DAP}), dominância absoluta (DA), e taxas anuais de recrutamento (R%) e mortalidade (M%) foram determinados com base em medições feitas em oito intervalos de censo [1996, 2000, 2002, 2004, 2006, 2008, 2010, 2011, 2013]. As folhas dos indivíduos foram coletadas em 2013 e foram analisados os seguintes traços funcionais: área foliar específica (AFE), tenacidade foliar e razão entre carbono e nitrogênio (C:N). O gradiente topográfico não influenciou o IPA_{DAP} e nos traços funcionais, no entanto pode influenciar no R%, M% e DA. A principal variação nos traços ocorre nas mudanças de exposição da copa à irradiância. A AFE, tenacidade e razão C:N tiveram correlação significativa entre si, no entanto não tiveram correlação significativa com o IPA_{DAP} dos indivíduos.

Abstract

The objective of this study was to evaluate the population dynamics *Scleronema micranthum* Ducke during the period from 1996 to 2013, according to an environmental gradient and check possible variations are explained by means of leaf traits. The study was conducted on two transects of 20x2500 m (5 hectares) each, oriented in the East-West and North-South directions, at km 23 of the outer ZF-2 which starts at km 50 of BR-174 (Manaus-AM). We selected individuals of *S. micranthum* with DBH≥10 cm, and stratified into different topographic classes and different classes of crown exposure to sunlight. Stratification in topographic classes (plateau, slope and valley) was used to evaluate the difference in population dynamics and functional traits. The crown exposure classes to incidence of sunlight (emergent, canopy primary, secondary canopy and understory) was used to evaluate only the variation of functional traits. Population dynamics as the periodic annual increment in DBH (PAI_{DBH}), absolute dominance (AD), and annual rates of recruitment (R%) and mortality (M%) were based on measurements made in eight census intervals [1996, 2000, 2002, 2004, 2006, 2008, 2010, 2011, 2013]. The leaves of the individuals were collected in 2013 and the following functional traits were analyzed: specific leaf area (SLA), leaf toughness and ratio of carbon and nitrogen (C:N). The topographic gradient did not influence PAI_{DBH} and functional traits, however can influence the R%, M% and DA. The main variation occurs in traces changes in canopy exposure to irradiation. SLA, tenacity and C:N ratio were correlated with each other, but were not correlated with individuals PAI_{DBH}.

1. INTRODUÇÃO

O entendimento da dinâmica florestal é baseado em informações sobre taxa de mortalidade, recrutamento e crescimento de árvores. Essas informações obtidas a partir de uma floresta são importantes para compreender o tempo que uma espécie ou um grupo de espécies atinge uma determinada dimensão e servem como referência para a floresta manejada. Porém, a rica diversidade e a grande extensão em área do bioma amazônico tornam o estudo da dinâmica de sua floresta tropical úmida um desafio para os pesquisadores.

Ao analisar a dinâmica de uma floresta primária por meio das estimativas dos parâmetros recrutamento, mortalidade e crescimento, é possível entender alguns de seus processos ecológicos e serviços ecossistêmicos. Por exemplo, compreender o balanço de carbono da vegetação primária e saber se a floresta, nessas condições, está funcionando como fonte ou sumidouro de carbono. Porém, a dinâmica pode variar entre e dentre espécies, dependendo das respostas às condições ambientais e aos fatores bióticos que são impostas.

O manejo florestal é uma prática baseada no entendimento da floresta quanto aos processos de recuperação das clareiras naturais (PINTO, 2008). Isso é mais complexo ao levar em consideração que os indivíduos de uma espécie podem apresentar diferentes comportamentos de dinâmica de acordo com ambiente que se estabeleceu. Dessa forma, é importante entender o comportamento da dinâmica florestal por espécie, pois na floresta tropical de terra firme na Amazônia Central há uma grande variedade de espécies arbóreas e elas podem apresentar diferentes padrões de distribuição e demografia determinados por variações temporais e espaciais nos fatores bióticos e abióticos. Algumas espécies arbóreas têm preferências exclusivas por determinado compartimento edáfico, assim auxilia na compreensão dos padrões de distribuição das espécies (CLARK et al., 1998; FINE et al., 2012). Outras espécies possuem comportamento generalista como a *Scleronema micranthum* Ducke, pois é encontrada ao longo de diferentes gradientes edáficos na Amazônia Central (CARNEIRO, 2004; SOUZA, 2011).

O comportamento generalista de algumas espécies está associado ao estabelecimento de seus indivíduos em locais com diferentes recursos e interações bióticas (FAJARDO e PIPER, 2011). Esse comportamento pode demonstrar a

adoção de respostas plásticas às diferenças nas condições ambientais tornando-se uma estratégia vantajosa para as plantas. Com isso, as plantas podem apresentar variação intraespecífica nos seus traços funcionais em resposta as diferentes interações com o meio biótico e/ou abiótico (ROZENDAAL et al., 2006; VIOLLE et al., 2007; VIOLLE e JIANG, 2009).

Os traços funcionais das plantas são medições de aspectos fisiológicos, morfológicos ou fenológicos que são considerados relevantes para sua resposta ao ambiente e/ou seus efeitos sobre o funcionamento do ecossistema (DIAZ e CABIDO, 2001; VIOLLE et al., 2007). Traços morfológicos como tamanho e espessura da folha estão ligadas a capacidade fotossintética de cada espécie, assim como o teor de nitrogênio e clorofila na folha que são considerados traços fisiológicos (BAZZAZ e CARLSON, 1982; KOIKE et al., 2001). Os traços fenológicos estão associados ao modo de dispersão das sementes ou mudanças ontogenéticas na morfologia das plantas.

Muitos estudos avaliam somente as variações interespecíficas nos traços. Isso ocorre devido à mudança substancial da composição de espécies ao longo de gradientes ambientais. No entanto, a variação intraespecífica de alguns traços funcionais ocorre em curtos gradientes ambientais (CIANCIARUSO et al., 2009a) e espécies generalista podem apresentar essa variação nos traços.

A variação intraespecífica nos traços foliares pode permitir a uma planta modificar sua estrutura e padrão de crescimento em diferentes condições edáficas, de temperatura, umidade, irradiância, vento ou herbivoria. A divergência de traços é uma solução para o problema de adaptação em ambientes heterogêneos. Os estudos envolvendo essa abordagem são mais adequados quando se analisa espécies generalistas, pois contribui para distinguir os efeitos ambientais nos traços (FAJARDO e PIPER, 2011).

Nesse contexto, onde o estudo do manejo florestal busca o entendimento do comportamento florestal para melhor obtenção de recursos florestais, o estudo da dinâmica e o conhecimento da variação nos traços funcionais estão interligados. Isso ocorre, pois estão associados no entendimento das respostas da floresta ao ambiente e suas consequências no funcionamento do ecossistema. Com isso, este estudo busca compreender a dinâmica da espécie *S. micranthum* em uma floresta de terra firme e sua relação com traços funcionais por meio das respostas

morfológicas às mudanças da composição do solo em diferentes classes topográficas. Assim, adicionar informações ecológicas sobre a espécie *S. micranthum* com potencial madeireiro, abundante e frequente nas florestas de terra firme do Amazonas podem guiar projetos silviculturais.

2. OBJETIVOS

2.1. Geral

Avaliar a dinâmica da população de *S. micranthum* em função de um gradiente ambiental e verificar se possíveis variações são explicadas por meio de traços foliares.

2.2. Específicos

1- Avaliar a dinâmica da população de *S. micranthum* no período de 1996 a 2013 ao longo de um gradiente topográfico;

H0: Não há diferença da dinâmica populacional nas diferentes classes topográficas
H1: Há diferença da dinâmica populacional nas diferentes classes topográficas

2- Avaliar a variação de traços foliares da espécie ao longo de um gradiente topográfico;

H0: Não há diferença nos traços foliares nas diferentes classes topográficas
H1: Há diferença nos traços foliares nas diferentes classes topográficas

3- Verificar a relação entre o crescimento da população e a variação dos traços foliares da espécie ao longo de um gradiente topográfico.

H0: Não há relação entre o crescimento populacional e os traços foliares de *S. micranthum* ao longo de um gradiente topográfico.
H1: Há relação entre o crescimento populacional e os traços foliares de *S. micranthum* ao longo de um gradiente topográfico.

4. REFERENCIAL TEÓRICO

4.1. Dinâmica Florestal

As florestas naturais estão sendo alteradas continuamente ao longo do tempo e espaço (HIGUCHI et al., 2007). Apesar de estarem em um processo dinâmico contínuo, estão relativamente em equilíbrio, onde as árvores mortas são continuamente substituídas por novos indivíduos (ROSSI et al., 2007). O entendimento da dinâmica da floresta tropical e a complexidade de seus ecossistemas devem ser bem compreendidos a fim de planejar a utilização sustentável de seus recursos e sua conservação (CARVALHO, 1997).

Os estudos sobre dinâmica florestal envolvem o conhecimento de taxas de recrutamento, mortalidade, incremento e entre outros (ALDER, 1980). As estimativas de mortalidade e recrutamento são fundamentais para descrever as populações florestais (LEWIS et al., 2004a). O estudo destes parâmetros auxilia no conhecimento sobre o crescimento da floresta e nas mudanças ocorridas em sua composição e estrutura com o passar do tempo, assim possibilitando um melhor manejo das áreas de floresta (CAREY et al., 1994). Porém, para conhecer a dinâmica de uma floresta é necessário o estabelecimento de um inventário florestal e uma medição periódica dos indivíduos selecionados.

O recrutamento é a admissão de um ser em uma determinada população ou comunidade. O recrutamento de plântulas pode ser confundido com o seu aparecimento ou germinação. Muitas vezes o recrutamento também é chamado de ingresso, e nesse caso deve ser definido como o processo pelo qual as árvores pequenas aparecem em um povoamento, como, por exemplo, em uma parcela permanente, após a primeira medição (CARVALHO, 1997). As taxas de recrutamento são obtidas simplesmente pela contagem das árvores que são menores que um tamanho mínimo em um inventário, mas que atingiram ou ultrapassaram nesse tamanho em um segundo inventário (KOHYAMA e TAKADA, 1998).

A mortalidade dentro de uma comunidade vegetal é um processo importante que afeta a composição florística da comunidade (PINTO, 2008). O entendimento dos processos de mortalidade de árvores contribui para o conhecimento dos

sistemas naturais, tendo em vista que os dados de demografia podem auxiliar a detectar pressões nesses sistemas (ROSSI et al., 2007). A causa mais comum da morte de árvores em florestas tropicais não perturbadas é chuva e vento (FONTES, 2012), entretanto, frequentemente as árvores morrem em pé como resultado de várias possíveis causas como fungos patogênicos, herbivoria, senescência, déficit hídrico ou supressão, ou a combinação destes fatores (LIEBERMAN e LIEBERMAN, 1987). Eventos extremos como blowdowns são responsáveis por elevadas taxas de mortalidade na parte central da bacia amazônica (NELSON et al., 1994; CHAMBERS et al., 2009; NEGRÓN JUÁREZ et al., 2010).

O crescimento da árvore é o aumento de tamanho que apresenta, e rendimento é a integração do crescimento líquido com o decorrer do tempo (PHILIP, 1987). A quantidade de crescimento, determinada por duas medições em um período de tempo é denominado “incremento”. O incremento determina o rendimento e pode ser considerado como a “taxa de acumulação" de um produto. Assim, para a ciência florestal, o incremento é definido como a taxa de acumulação de rendimento (ALDER e SYNNOTT, 1992).

O aumento em área basal durante um período de observação consiste em 3 componentes: contribuição positiva pelo recrutamento e incremento de árvores que foram medidas no início e final de um período; e contribuição negativa por mortalidade (POELS et al., 1998). Há alternativas disponíveis para obtenção de incremento de floresta tropical. As parcelas permanentes são as formas mais apropriadas de obter estimativas confiáveis de incremento (LESLIE, 1994).

As taxas de mortalidade e recrutamento de árvores em florestas tropicais não perturbadas aumentaram ao longo da década de 80 e início dos anos 90 (PHILLIPS e GENTRY, 1994; LAURANCE et al., 2004a; PHILLIPS et al., 2004). Esta afirmação foi obtida a partir de comparações entre estudos sobre dinâmica de floresta que são importantes para entender e inferir sobre as causas fundamentais da dinâmica das florestas (LEWIS et al., 2004a). Esses estudos vêm avaliando as mudanças que ocorrem nas comunidades florestais ao longo dos anos com base em um ou mais intervalos de tempo, descrevendo informações sobre crescimento, taxa de mortalidade e recrutamento. No entanto, estas informações são influenciadas pelo intervalo de tempo entre os monitoramentos (LEWIS et al., 2004b; PHILLIPS et al., 2004; PHILLIPS et al., 2010), tamanho das parcelas (FISHER et al., 2008),

influência na escolha da localidade de implementação das parcelas, caso a área não tenha sido escolhida aleatoriamente (PHILLIPS et al., 2002; 2004) e mudanças ao longo do tempo na distribuição espacial e ambiental dos conjuntos de dados disponíveis (PHILLIPS et al., 2004).

4.2. *Scleronema micranthum* Ducke

Scleronema Micranthum Ducke é uma espécie da família Malvaceae e nativa da floresta Amazônica, sendo conhecida na Amazônia brasileira como "*cardeiro*, *cedrinho*, *cedro bravo* ou *envira de cotia*". Os indivíduos desta espécie se regeneram sob floresta fechada e as árvores emergentes podem atingir até 35 m de altura e 60 cm de DAP (diâmetro à altura do peito). Possui ramos jovens pilosos, tricomas estrelados, glabros quando adulto. As folhas são simples, alternas, com pecíolos de 3-9 cm; folhas de 6-28 x 4-9 cm são oblongo-elípticos, com ápice agudo, obtuso ou acuminado e base arredondada a subcordada. Contém 2-4 flores por fascículo ou solitárias. Os frutos são grandes de 5-10 x 4-8 cm, globosas e rugosas e contendo 1-3 sementes por fruto (RIBEIRO et al., 1999; ESTEVES, 2005).

A polinização da espécie é feita por mariposas e morcegos (VAN DULMEN, 2001) e frutifica anualmente de setembro a fevereiro na Amazônia brasileira (ALENCAR et al., 1979) com dispersão por gravidade e secundariamente por animais (RANKIN-DE-MERONA E ACKERLY, 1987; CAMARGO, 2004). A plântula possui germinação hipógea com cotilédones com reservas e visíveis (fanerocotiledonar) (CAMARGO et al., 2008). A madeira da espécie possui valor econômico (SILVA et al., 2002), sendo moderadamente pesada com densidade aproximada de 0,65 g/cm³ (DIAS, 2009).

A espécie é considerada tolerante a sombra com sucessão tardia podendo crescer em solos ácidos e com poucos nutrientes (MARENCO e VIEIRA, 2005). Possui ampla distribuição não agregada nas florestas de terra firme da Amazônia Central (RANKIN-DE-MERONA e ACKERLY, 1987; CARNEIRO, 2004; CAMARGO, 2004). A ampla distribuição deve-se ao fato das plântulas, no processo de estabelecimento, apresentar variações morfológicas e de crescimento conforme varia a disponibilidade de água e radiação luminosa incidente (TANAKA e VIEIRA, 2006).

Os estudos de crescimento de *S. micranthum* na Amazônia Central apresentaram diferentes resultados. Silva et al. (2002) estimaram aumentos anuais em DAP de 2,1 mm, enquanto Laurance et al. (2004b) relataram 1,76 mm. Os resultados de Dias (2009) foram maiores com 4,3 mm. É provável que a variação de resultados ocorra devido às diferentes técnicas amostrais utilizadas como o número de amostras e classe de diâmetro. Os indivíduos de uma espécie apresentam comportamentos diferentes de crescimento dependendo da disponibilidade de recursos ambientais, das interações bióticas e do seu estágio sucessional.

4.3. Traços funcionais

Os traços funcionais são os atributos morfológicos, fisiológicos e fenológicos e que determinam o desempenho ecológico dos indivíduos (DIAZ e CABIDO, 2001; VIOLLE et al., 2007). Esses traços influenciam a taxa de crescimento, a reprodução e a sobrevivência das plantas e com isso, limitam sua distribuição ao longo de gradientes ambientais (ACKERLY, 2003; VIOLLE et al., 2007). Dessa forma, estão desempenhando um papel cada vez mais importante para nos ajudar a compreender os mecanismos condutores da relação entre o ambiente e a comunidade vegetal (CORNELISSEN et al., 2003).

Algumas espécies de plantas possuem evidências de desenvolvimento de mudanças em traços funcionais entre seus indivíduos associado aos fatores ambientais a que estão expostos (GRIME e MACKEY, 2002). As variações na expressão fenotípica dos genes decorrentes das interações dos indivíduos com o meio resultam na plasticidade fenotípica (BRADSHAW, 1965). Essa é uma importante habilidade para as plantas que podem alterar alguns de seus traços em resposta as alterações do meio ambiente em que se encontram (SCHLICHTING, 1986; FINE et al., 2012).

Os traços morfológicos podem variar consideravelmente entre e dentro de indivíduos de uma espécie (MESSIER, 2010). A variabilidade intraespecífica nos traços pode otimizar o desempenho de um vegetal em resposta aos fatores abióticos e bióticos (KATTGE et al., 2011). Segundo Violle e Jiang (2009), os valores médios dos traços de uma espécie determinam sua posição de nicho ao longo de gradientes e a variabilidade intraespecífica do traço determina a sua largura de nicho. Porém,

os estudos sobre traços funcionais abordam principalmente as variações interespecíficas, ou seja, os traços são agrupados em torno de uma comunidade e só um valor médio do traço por espécie é considerada, ignorando a variação intraespecífica (CIANCIARUSO et al., 2009a; FAJARDO e PIPER, 2011).

Os traços podem distinguir as espécies e suas funções ecológicas, e a variação intraespecífica nos traços pode contribuir para o entendimento da estrutura e funcionamento de comunidade (McGILL et al., 2006; BURNS e STRAUSS, 2012). Os estudos com uma única espécie podem ser mais apropriados para distinguir os efeitos ambientais nos traços funcionais. Porém, esses estudos são mais adequados para espécies generalistas, ou seja, aquelas que ocupam possuem nicho amplo ao ocupar locais com diferentes recursos e interações bióticas com polinizadores, dispersores, herbívoros ou competidores (FAJARDO e PIPER, 2011). Gradientes edáficos, por exemplo, não funcionam como barreiras na diferenciação genética entre indivíduos da mesma espécie, com isso as espécies generalistas podem trocar genes entre seus indivíduos (FINE et al., 2012).

Os estudos sobre variações intraespecíficas nos traços geralmente são realizados em plântulas (por exemplo, MARENCO e VIEIRA, 2005; TANAKA e VIEIRA, 2006). Fajardo e Piper (2011) avaliaram traços de uma espécie ao longo de variações na temperatura e umidade, e afirmam serem pioneiros ao abordar esse tema em um contexto de larga escala. No entanto, são resultados de áreas com pouca variabilidade de espécies vegetais e que não correspondem com a diversidade de espécies na área deste estudo.

Segundo Cianciaruso et al. (2009b), há uma vasta literatura, principalmente para plantas, dedicadas a testar o poder preditivo dos traços funcionais em relação às respostas ou efeitos no funcionamento das comunidades e a processos biológicos de difícil mensuração. Porém, Kattge et al. (2011) ressaltam a importância dos pesquisadores entrarem em consenso na forma de como analisar os traços funcionais dos indivíduos. No entanto, Cornelissen et al. (2003) já havia elaborado um manual padronizado, com base no consenso entre um grupo amplo de cientistas, para analisar 28 traços funcionais reconhecidas como essenciais no entendimento das grandes questões ecológicas.

Os estudos, dependendo de seus objetivos, avaliam somente determinados traços. A área foliar específica (AFE) compreende a área de captura de luz foliar por

unidade de biomassa investida pelas folhas (ROZENDAAL et al., 2006; POORTER et al., 2008). Esse traço pode ser correlacionado com outros traços como concentração de nutrientes na folha, altura de plântulas, resistência foliar e taxa fotossintética máxima. Valores baixos na AFE tendem a corresponder em investimentos relativamente altos na resistência estrutural e longevidade foliar, enquanto valores altos correspondem às espécies tolerantes à sombra ou ambientes com muitos recursos (CORNELISSEN et al., 2003).

As variações na AFE geralmente são usadas para testar os efeitos de diferentes níveis de irradiância entre indivíduos de uma espécie e em diferentes grupos funcionais de plantas (MARENCO e VIEIRA, 2005; ROZENDAAL et al., 2006). Poorter e Bongers (2006) encontraram AFE como preditor razoável de variação interespecífica no crescimento em altura (r^2 = 0,18) e mortalidade (r^2 = 0,26), porém analisaram variações interespecíficas.

As propriedades mecânicas da folha como a tenacidade, influenciam fortemente no tempo de vida da folha, interação com herbívoros e no funcionamento do ecossistema por decomposição e ciclagem de nutrientes (ONODA et al., 2011). A alta tenacidade foliar é um dos traços que responde ao estresse ambiental como vento ou herbivoria, e determina a diminuição na velocidade de decomposição e ciclagem dos nutrientes (DIAZ e CABIDO, 2001). Segundo Luizão et al. (2004) a velocidade de decomposição também está relacionado com a razão de concentração C:N (carbono/nitrogênio) do material, onde a velocidade aumenta quando a razão C:N diminui. Com isso, a tenacidade pode estar positivamente correlacionada com a razão C:N da folha.

As variações na resistência mecânica da folha geralmente são avaliadas em plantas de diferentes grupos funcionais ou níveis de sombreamento. Folhas desenvolvidas na sombra de espécies tolerantes à sombra ou indivíduos juvenis de árvores de dossel no sub-bosque, muitas vezes têm maior AFE, assim, espera-se que tenham menor resistência estrutural do que as folhas que se desenvolveram em condições de maior luminosidade (ONODA et al., 2011). Muitos traços fenotípicos mudam consideravelmente ao longo do crescimento da planta, portanto, o tamanho ou a idade da planta deve ser considerado ao avaliar sua plasticidade fenotípica (VALLADARES et al., 2007).

5. MATERIAL E MÉTODOS

5.1. Caracterização da área de estudo

O estudo foi realizado na Estação Experimental de Silvicultura Tropical do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (EEST./INPA), no km 23 da estrada vicinal ZF-2 que se inicia no km 50 da Rodovia BR-174 (Manaus - Boa Vista).

Transectos (2°36’55" Sul, 60°12'09" Oeste) foram posicionados de acordo com a sua localização cardeal, sendo um no sentido Norte-Sul (Figura 1) e o outro no sentido Leste-Oeste (Figura 2). Os transectos (20 x 2500 m, cada) foram instalados em 1995 pelo Projeto Jacaranda (convênio INPA/JICA) e desde 2000 árvores com DAP ≥ 10 cm sua vegetação vem sendo monitorada a cada dois anos. O relevo da área é levemente ondulado, podendo ser dividido em platô, encosta e baixio (FERRAZ et al., 1998). A maioria das ondulações é formada por pequenos platôs que variam de 500 a 1.000 m de extensão, sendo que a diferença de nível entre as calhas dos igarapés e a superfície dos platôs é de 70 a 80 m (SANTOS, 1996). O solo do platô é de textura argilosa, já nas encostas a concentração de argila decresce à medida que se aproximam os baixios, que por sua vez possuem solo de textura arenosa (FERRAZ et al., 1998) e são sazonalmente encharcados.

Os solos nas áreas dos transectos são classificados em três tipos: Latossolo Amarelo distrófico nos platôs, Argissolo Vermelho Amarelo distrófico nas encostas e Espodossolo Cárbico Hidromórfico nos baixios. O transecto Leste-Oeste (LO) apresenta uma segunda área de baixio, onde foi observado um Podzol. Ao longo das duas classes topográficas os solos são muitos ácidos e nas depressões, apresentam maiores concentrações de cargas negativas (FERRAZ et al., 1998).

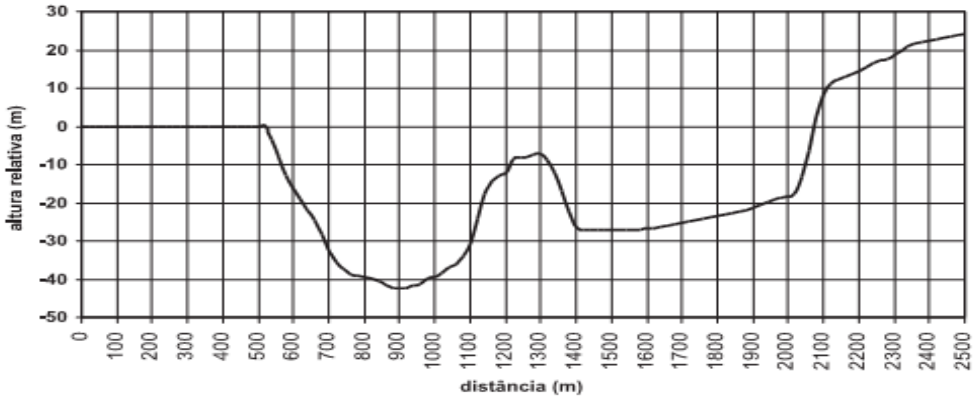

Figura 1 - Perfil da topossequência do transecto Norte-Sul na floresta primária de terra firme, na bacia do rio Cuieiras, Manaus-AM. Fonte: Higuchi et al., 1998

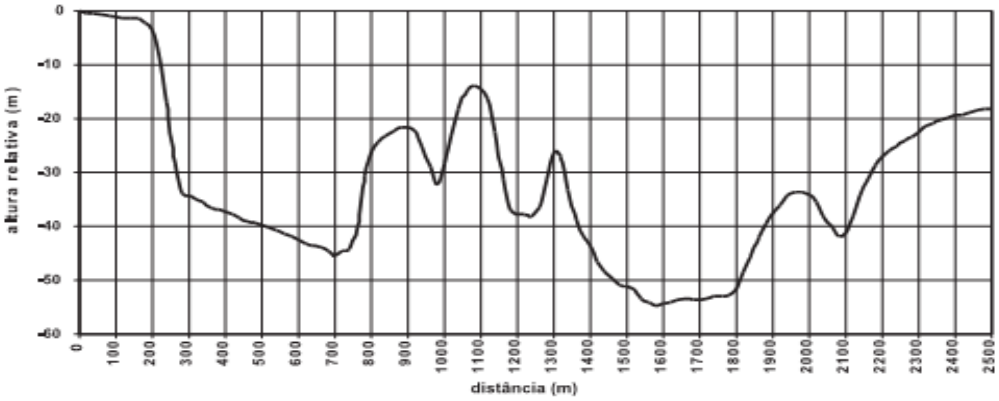

Figura 2 - Perfil da topossequência do transecto Leste-Oeste na floresta primária de terra firme, na bacia do rio Cuieiras, Manaus-AM. Fonte: Higuchi et al., 1998

A vegetação é de floresta tropical úmida de terra firme, com grande diversidade de espécies lenhosas e herbáceas, não apresentando vestígios de ação antrópica, pelo menos durante os últimos 50 anos (HIGUCHI et al., 1998). O Radam-Brasil (1978) denominou a área de sub-região dos baixos platôs da Amazônia e, com base na geomorfologia, em levantamentos florísticos e em inventários florestais, classificou a mesma em macro-ambiente de relevo tabular. Isso porque a cobertura florestal densa, raramente com estrato superior uniforme, é frequentemente alterada por manchas de floresta aberta, onde os estratos arbustivo e herbáceo são compostos por regeneração natural das espécies arbóreas, palmeiras e plantas não vasculares. A área apresenta vegetação diversificada com 737 espécies, pertencentes a 238 gêneros de 59 famílias. Dentre as famílias mais ricas em espécies estão Sapotaceae (69 espécies) e Chrysobalanaceae e Lauraceae (44

spp.). As espécies que mais se destacaram foram *Oenocarpus bataua* Mart., *Eschweilera wachenheimii* (Benoist) Sandwith e *Eperua glabriflora* (Ducke) R.S. Cowan (CARNEIRO, 2004).

De acordo com a classificação de Köppen, o clima da região é do tipo “Amw”, caracterizado como quente e úmido durante o ano inteiro, é um clima tropical chuvoso, apresentando temperatura, precipitação e umidade relativa elevadas. A temperatura média anual é de 26,7°C, apresentando respectivamente, valores médios de 31,4°C e 23,3°C para as máximas e mínimas (MIRANDA, 2002). A precipitação anual na bacia amazônica varia ao longo dos anos e regiões, sendo que para a região de Manaus a precipitação anual média é 2.200mm variando de 2.000 mm a 2.400 mm, distribuídos em dois diferentes períodos: chuvoso que ocorre entre os meses de novembro a maio e seco que ocorre entre junho a outubro (SILVA et al., 2002).

5.2. Dinâmica da população de *Scleronema micranthum* Ducke

A dinâmica populacional de *S. micranthum* foi avaliada a partir dos dados registrados nos transectos (Norte – Sul, Leste – Oeste) desde 1996. Os transectos foram remedidos nove vezes [1996, 2000, 2002, 2004, 2006, 2008, 2010, 2011, 2013].

Dentro dos transectos, todas as árvores com DAP≥10 cm foram mapeadas, medidas e identificadas com placas de alumínio numeradas e, quando possível, com material botânico fértil ou estéril coletado para identificação de espécies. A população de *S. micranthum* foi escolhida devido à sua ocorrência ao longo de diferentes classes topográficas (platô, vertente e baixio) dos transectos (CARNEIRO, 2004). Nesse estudo foram considerados indivíduos de platô, vertente e baixio.

Os parâmetros utilizados para avaliar a dinâmica dos indivíduos com DAP≥10 cm neste estudo foram:

(1) Taxa de mortalidade (M%) = (número de indivíduos que morreram / número total da medição anterior)*100.

(2) Taxa de recrutamento (R%) = (número de indivíduos que ingressaram / número total da medição anterior)*100.

(3) Incremento periódico anual em DAP (IPA_{DAP}) = $(M_2 – M_1)/(A_2 – A_1)$, onde M2 e M1 são medidas nos tempos 2 e 1, respectivamente; A2 e A1 são os anos 2 e 1, respectivamente.

(4) Dominância Absoluta (DA) = somatório das áreas das secções transversais g das árvores (sendo g = $[\pi * DAP^2]/4000$), por área.

5.3. Traços funcionais

A variação do traço funcional da população nas diferentes classes topográficas foi obtida a partir de traços morfológicas e fisiológicos da folha. Os parâmetros analisados foram: área foliar específica, tenacidade (resistência à tração) foliar e a razão C:N. Foram selecionados 70 indivíduos, com DAP≥10 cm, sendo 21 indivíduos em platô, 16 em vertente e 33 no baixio, nos dois transectos em conjunto.

As árvores foram classificadas em quatro classes de exposição de copa, de acordo com a incidência de luz solar:

i- *Classe emergente*, a superfície da copa está exposta à luz no sentido vertical e lateral;

ii- *Classe dossel primário*, a parte superior da copa está completa ou parcialmente exposta à luz direta, mas ocorre sombreamento lateral de outras copas;

iii- *Classe dossel secundário*, logo abaixo do dossel primário, a copa recebe iluminação parcial ou difusa devido à extremidade de uma copa superior;

iv- *Classe sub-bosque*, a superfície da copa está totalmente sombreada, tanto no sentido vertical quanto lateral.

Os indivíduos presentes em clareiras, com folhas muito jovens ou grande dificuldade de coleta foram desconsideradas nas análises de traços foliares, porém incluídos na relação entre crescimento e traços funcionais.

Foram coletados, de cada árvore, ramos que estejam em plena luz, sendo que nas árvores de sub-bosque os ramos foram coletados da parte superior da copa. Após a coleta foram retiradas, aleatoriamente, 10 folhas expandidas e maduras, não deterioradas ou com evidências de ataques por herbívoros. A coleta das amostras foi realizada nos meses de julho e outubro de 2013.

A tenacidade das folhas foi medida por meio de um aparelho mecânico portátil (Figura 3). O mesmo foi levado a campo a fim de testar a tenacidade de folhas frescas. Os testes foram realizados imediatamente após a coleta das folhas. De cada ramo coletado foram retiradas, aleatoriamente, três folhas sadias e maduras. No meio de cada folha foram recortados retângulos de 4x2 cm, retirados a 1/2 cm da nervura central. A tenacidade foi dada pela tração máxima suportada pela amostra, antes do rompimento, dada em quilograma.

Figura 3 – Aparelho mecânico portátil medidor de tenacidade foliar. Fonte: Laboratório de Manejo Florestal do INPA

A área foliar específica (AFE) é a razão entre área foliar e peso seco. A área foliar foi obtida após escaneamento das folhas e medição pelo software de imagens “PhotoShifter”. Em seguida, as folhas foram lavadas em água destilada e o peso seco foi obtido em balança de precisão após secagem em estufa a 60°C até atingir peso constante.

As folhas foram trituradas em moinho de facas e peneiradas até 1 mm. Para evitar a contaminação das amostras o moinho foi limpo com um jato de ar a cada moagem. Em seguida, as concentrações de carbono e nitrogênio total foram obtidas a partir do Analisador Elementar CHNS/O Perkin Elmer 2400 Series II. Os valores obtidos do analisador é a razão entre gramas do elemento por quilograma de matéria seca ($g.kg_{ms}^{-1}$).

A variação intraespecífica dos traços da população *S. micranthum* em relação à topografia foi definida como a diferença do valor médio da AFE, tenacidade e razão C:N entre platô, vertente e baixio. Também foi avaliada a diferença dos traços entre as diferentes classes de exposição de copa.

5.4. Análise Estatística

Foram analisadas as diferenças da dinâmica florestal (R%, M% e IPA_{DAP}) entre platô, vertente e baixio. Foi utilizado ANOVA para comparar o IPA_{DAP} entre classes topográficas. A fim de verificar se há diferença dos traços foliares (AFE, tenacidade foliar e razão C:N) entre as classes topográficas e entre os níveis de classe de exposição de copa (emergente, dossel primário, dossel secundário e sub-bosque) foi utilizado ANOVA fatorial 3x4. Para ANOVA com $p < 0,05$ foi utilizado teste post-hoc de Tukey a 95% de probabilidade. A fim de verificar se há relação dos traços foliares (AFE, tenacidade foliar e razão C:N) com IPA_{DAP} foi utilizada matriz de correlação de Pearson. As análises estatísticas foram realizadas no software estatístico Systat 12.0.

6. RESULTADOS E DISCUSSÃO

6.1. Dinâmica da população de *Scleronema micranthum* Ducke

Durante o período de 1996 a 2013 foram monitorados 99 indivíduos da espécie, sendo 25 no platô, 26 na vertente e 48 no baixio. No ano de 2013, o maior número de indivíduos foi encontrado nas primeiras classes de diâmetro 10<30 cm com 49 indivíduos; seguido das classes 30<50 cm com 23 e ≥50 cm com 8 indivíduos

Mortalidade e Recrutamento

Conforme a figura 4, M% foi maior nas áreas de baixio e menor nas áreas de platô, porém o inverso ocorre com R% onde foi maior nas áreas de platô e menor nas áreas baixio. Nas áreas de vertente e platô, há maiores valores de R% em relação à M%, sendo menor essa diferença no platô. No entanto, ao analisar a área em conjunto (Total), há um balanço entre R% e M%.

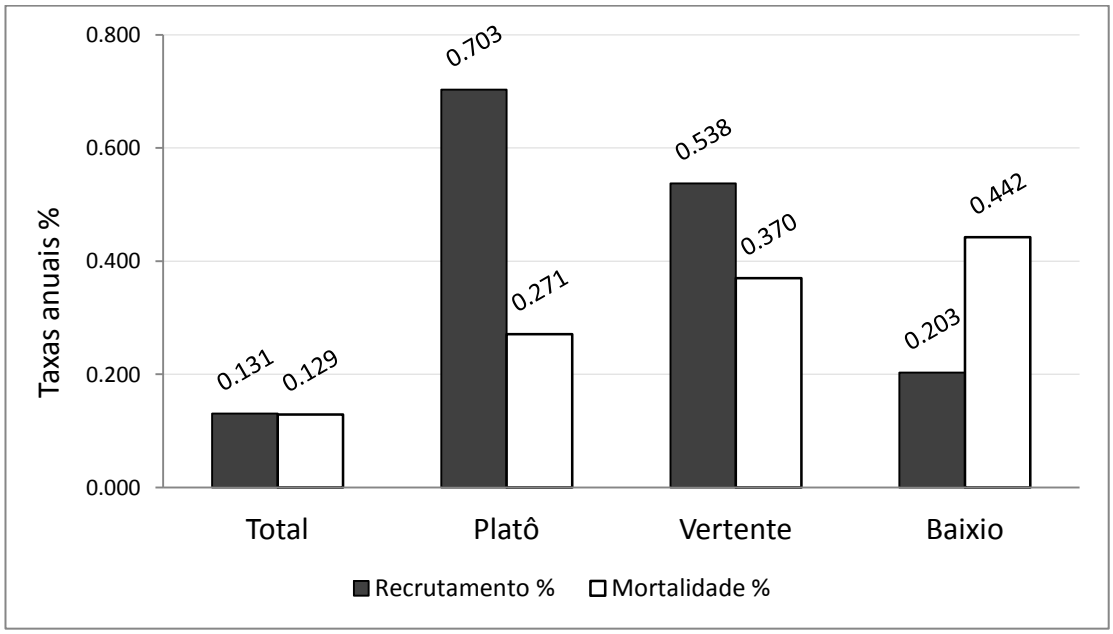

Figura 4. Taxas anuais de Recrutamento e Mortalidade da população de *Scleronema micranthum* Ducke na área total dos transectos e em suas diferentes classes topográficas (platô, vertente e baixio).

A diferença de mortalidade e recrutamento entre as classes topográficas talvez seja ocasionado pelas diferenças de composição de espécies e condições nutricionais do solo. Áreas de platô possuem maior composição das espécies devido ao solo que é mais argiloso e sofre menor processo de lixiviação de nutrientes. As condições do solo de platô podem estar favorecendo com maior R% e menor M%. Áreas de baixio possuem menor diversidade de espécies, gênero e família (ROCHA, 2001), dessa forma pode estar contribuindo com menor competição e maior número de indivíduos de cardeiro. No entanto, as condições do solo de baixio, diferente do platô, podem estar influenciando com menor R% e maior M%.

As taxas anuais de recrutamento e mortalidade também foram obtidas por outros estudos em áreas de terra firme próximos a Manaus, no entanto abrangendo toda a comunidade arbórea (ver Quadro 1). Os valores de R% encontrados nestes estudos estavam em equilíbrio ou maiores que M%, semelhante com os resultados aqui encontrados. Rocha (2001) encontrou diferenças entre R% e M% nas diferentes classes topográficas, no entanto, diferente deste estudo, R% foi menor que M% no platô e maior no baixio.

Quadro 1. Resultados de taxas de mortalidade (M%) e recrutamento (R%) de estudos em florestas de terra firme próximos a Manaus-AM.

Autor	**Intervalo de censo**	**M%**	**R%**
Higuchi et al. (1997)	-	1,03	1,10
Rocha (2001)	1996 – 2000	0,86	0,90
Teixeira et al. (2007)	2000 – 2004	1,13	1,65
Higuchi et al. (2004)	1986 – 2000	0,70	0,70
Souza et al. (2012)	2005 – 2010	1,13	1,90

Incremento Periódico Anual

O IPA_{DAP} para os indivíduos de cardeiro na área de estudo foi 1,96 mm. Nas áreas de vertente foram obtidos maiores valores (2,17 mm) do que baixio (1,90 mm) e platô (1,89 mm). No entanto, não há diferença significativa de acordo com análise de variância (p = 0,662). O valor de IPA_{DAP} foi aproximado aos encontrados por Silva et al. (2002) e Laurance et al. (2004b) para a mesma espécie, cujos valore são respectivamente 2,13 mm e 1,76 mm.

Os valores de IPA_{DAP} apresentam o mesmo padrão ao longo dos intervalos de censo para as diferentes classes topográficas e classes de DAP, conforme as figuras 5 e 6, respectivamente. Em média, o IPA_{DAP} foi maior para a classe de DAP > 50 cm (2,05 mm), seguido das classes 30<50 cm (2,00 mm) e 10<30 cm (1,93 mm). Somente houve diferença de IPA_{DAP} entre classes topográficas durante o intervalo 2004-2006 (p < 0,02), onde os valores para vertente (2,55 mm) foram maiores que baixio (1,43 mm) e platô (1,00 mm).

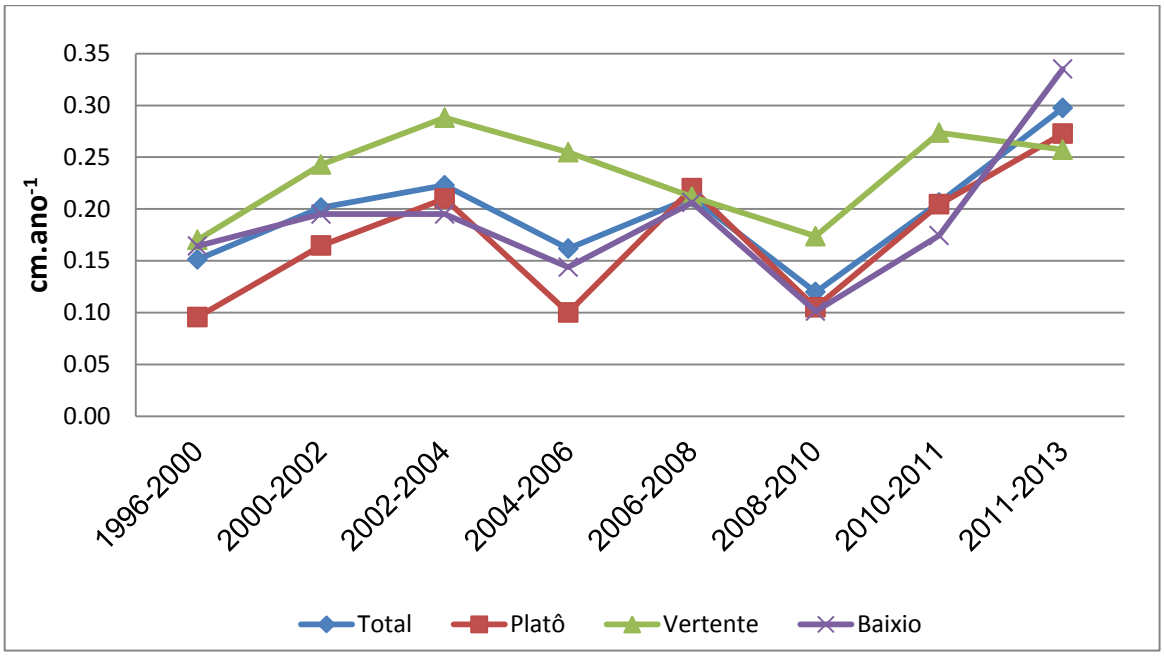

Figura 5. IPA_{DAP} da população de *Scleronema micranthum* Ducke em diferentes classes topográficas, por intervalo de censo.

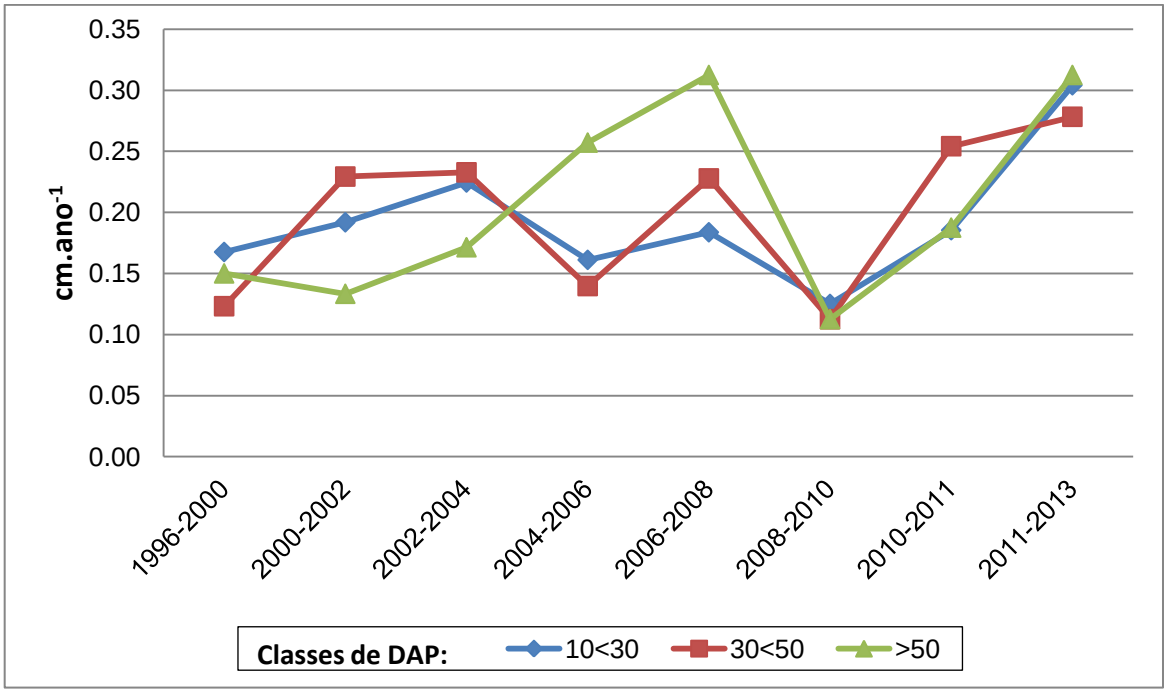

Figura 6. IPA_{DAP} da população de *Scleronema micranthum* Ducke em diferentes classes de DAP, por intervalo de censo.

As variações no incremento da espécie podem estar relacionadas com a precipitação. Higuchi et al. (2011) estudando a comunidade arbórea também nesta área de estudo encontraram correlação positiva ($r = 0,73$) e significante ($p < 0,020$) entre as médias mensais de incremento e precipitação, no intervalo de 2000 a 2006. As menores taxas de incremento no intervalo 2004-2006 podem estar relacionadas com a seca que ocorreu em 2005. Esta seca na bacia Amazônica foi ocasionada pela elevada temperatura da superfície do oceano Atlântico Norte (PHILLIPS et al., 2009). Neste período também ocorreram tempestades convectivas que contribuíram com maior parte da mortalidade das árvores em comparação à seca (NEGRÓN-JUÁREZ et al., 2010). Souza (2011) analisando a comunidade arbórea desta área de estudo durante intervalo 2004-2006 obteve maiores taxas de mortalidade (1,94 ± 0,84%.ano^{-1}). Efeitos do fenômeno El Ninõ também ocorreram na Amazônia em 2010 (LEWIS et al., 2011). No entanto, apesar da ocorrência destes dois eventos, não houve grandes variações de dominância da espécie nos intervalos 2004-2006 e 2010-2011 (Figura 7).

Dominância da espécie

A DA média ao longo do período de 1996 a 2013 foi 0,646 m².ha^{-1}, sendo maior em áreas de baixio (0,977 m².ha^{-1}), seguido das áreas de vertente (0,501 m².ha^{-1}) e platô (0,453 m².ha^{-1}) (Figura 7). Os maiores valores de DA no baixio é resultado da maior concentração de indivíduos por área em comparação com as outras classes topográficas. Durante esse período, houve um equilíbrio nos valores de DA das classes topográficas através da contribuição positiva de incremento ou recrutamento e negativa de mortalidade.

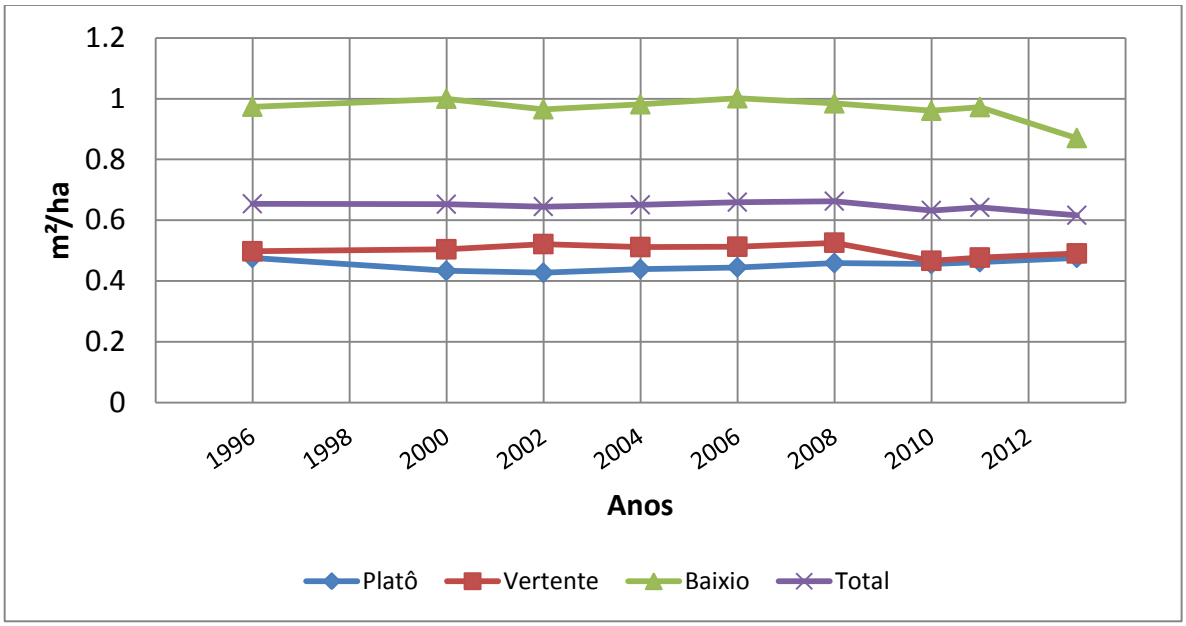

Figura 7. Dominância Absoluta (DA) (m².ha^{-1}) da população de *Scleronema micranthum* Ducke durante os nove censos no período de 1996 a 2013, na área total dos transectos e nas diferentes classes topográficas (platô, vertente e baixio).

6.2. Traços funcionais da população de *Scleronema micranthum* Ducke

A maioria dos indivíduos possuía a exposição de copa classificada como dossel primário com 24 indivíduos, seguidos de 19 emergentes, 17 no dossel secundário, 14 de sub-bosque e 5 em clareiras.

Área Foliar Específica

Conforme ANOVA (Tabela 1), os valores de área foliar específica não se diferenciaram significativamente entre classes topográficas e na interação topossequência com exposição de copa, porém há diferença significativa entre as diferentes classes exposição de copa. Indivíduos de sub-bosque possuem maior média de AFE seguidos de indivíduos de dossel secundário, dossel primário e emergente (Tabela 2). Com isso, os valores de AFE decrescem de acordo com o aumento da área de copa iluminada.

Tabela 1. ANOVA para AFE nas diferentes classes topográficas e exposição de copa.

Fonte de Variação	SQ	GL	QM	F	*p*
Topossequência	336,367	2	168,184	0,712	0,495
Copa	10038,741	3	3346,247	14,159	<0,001
Topo. x Copa	2398,563	6	399,761	1,691	0,139
Error	13707,220	58	236,331		

Tabela 2. Valor médio de AFE em diferentes níveis de exposição de copa e valores *p* pelo teste de Tukey (95%).

Copa	AFE ($cm^2.g^{-1}$)	E	D1	D2
Emergentes (E)	85,33			
Dossel primário (D1)	88,26	(0,37)		
Dossel secundário (D2)	101,12	(>0,01)	(0,02)	
Sub-bosque	116,19	(>0,01)	(>0,01)	(0,15)

A AFE dos indivíduos de cardeiro não foi influenciada pela variação da classe topográfica. O maior valor de AFE com o maior sombreamento de copa do cardeiro são características idênticas às de espécies tolerantes à sombra que também apresentam maior AFE (por exemplo, EVANS e POORTER, 2001; CORNELISSEN et al., 2003; DOMINGUES et al., 2007; ONODA et al., 2011). No entanto, Poorter (2007) cita que espécies de sucessão tardia, como o cardeiro, se mantêm em condições de sombreamento protegendo as folhas com baixio AFE, diferente dos resultados deste estudo.

A variação da AFE pode ser também relacionada com o desenvolvimento dos indivíduos em uma floresta. Indivíduos maiores em altura provavelmente possuem

maior área de copa exposta à irradiância (POORTER, 2007). Dessa forma, a variação desse traço foliar é uma habilidade importante para os indivíduos utilizarem melhor os recursos disponibilizados pela luz solar.

Tenacidade foliar

A análise de variância para os valores de tenacidade não resultou em diferenças significativas entre classes topográficas e interação topossequência com exposição de copa, porém há diferença significativa entre as diferentes classes de exposição de copa (Tabela 3). Conforme tabela 4, folhas de árvores de dossel primário possuem maior valor médio de tenacidade (2,13 kg) e são estatisticamente maiores que folhas de árvores de sub-bosque (1,82 kg).

Tabela 3. ANOVA para tenacidade nas diferentes classes topográficas e classes de exposição de copa

Fontes de Variação	SQ	GL	QM	F	*p*
Topossequência	0,067	2	0,033	0,328	0,722
Copa	0,854	3	0,286	2,798	0,048
Topo. x Copa	0,361	6	0,060	0,592	0,735
Erro	5,900	58	0,102		

Tabela 4. Valor médio de Tenacidade em diferentes níveis de exposição de copa e valores *p* pelo teste de Tukey (95%).

Copa	Tenacidade (kg)	E	D1	D2
Emergentes (E)	2,06			
Dossel primário (D1)	2,13	(0,92)		
Dossel secundário (D2)	2,06	(0,99)	(0,99)	
Sub-bosque	1,82	(0,16)	(0,04)	(0,14)

A variação topográfica não é um fator que influenciou na tenacidade das folhas dos indivíduos, somente as mudanças de exposição de copa. Indivíduos com maior área de copa exposta a irradiância tiveram maior tenacidade, com exceção dos indivíduos emergentes que possuem menor tenacidade que as de dossel primário e secundário, porém não houve diferença estatística. Apesar das árvores de sub-bosque possuir maior AFE, elas possuem menor tenacidade média nas folhas, assim como descrito na literatura onde indivíduos nessas condições de luminosidade

possuem maior AFE e menor resistência estrutural foliar (ONODA et al., 2011). A alta resistência neste caso pode estar relacionada ao estresse ambiental como herbivoria, pois na coleta foi possível observar vários indivíduos com as folhas atacadas por herbívoros, principalmente em indivíduos com a copa mais exposta a irradiância.

Razão C:N

Os diferentes níveis de classes topográficas, exposição de copa e interação entre esses dois fatores não se diferenciaram significativamente com valores da razão C:N, conforme ANOVA apresentada na tabela 5. Também não houve diferença nas concentrações dos elementos analisados separadamente ($p > 0,05$). Em geral, a média de C:N foi 24,43 ± 0,41 (média ± Erro Padrão), sendo que para C foi 461,26 ± 0,76 $g.kg_{ms}^{-1}$ e N 19,29 ± 0,34 $g.kg_{ms}^{-1}$. Assim como a AFE e tenacidade, a razão C:N nas folhas dos indivíduos não sofreu influência da variação topográfica. No entanto, diferente dos outros traços, não sofreu influência da diferença de exposição de copa.

Tabela 5. ANOVA para razão C:N nas diferentes classes topográficas e classes de exposição de copa

Fontes de Variação	SQ	GL	QM	F	*p*
Toposequência	2,764	2	1,382	0,107	0,897
Copa	44,637	3	14,875	1,162	0,331
Topo. x Copa	103,896	6	17,316	1,352	0,249
Erro	742,474	58	12,801		

A mudança topográfica pode alterar a disponibilidade de nutrientes do solo. As áreas de baixio possuem solo arenoso (FERRAZ et al., 1998) e consequentemente sofre maiores processos de lixiviação dos nutrientes, possuem muitas palmeiras (CARNEIRO, 2004), menor cobertura de dossel e menor quantidade de matéria orgânica (LUIZÃO et al., 2004). No entanto, devido à alta variabilidade dos valores de concentração de C, N e razão C:N das folhas, não foi possível detectar influência significativa das classes topográficas.

Mudança de exposição da copa à luz influencia na taxa fotossintética e consequentemente na concentração de N das folhas (POORTER e EVANS, 1998;

POORTER e BONGERS, 2006; PÉREZ-HARGUINDEGUY, 2013), no entanto não ocorreu diferença significativa de concentrações de C, N e razão C:N entre os indivíduos. Luizão et al. (2004) analisando folhas de árvores maduras em uma área próxima, encontraram maior razão C:N em árvores de baixio (C:N = 36,6) do que árvores de platô (C:N = 26,1) ou vertente (C:N = 25,9), devido a menor concentração de N nas folhas (13 $g.kg_{ms}^{-1}$) e camadas superiores do solo, em áreas de baixio. É provável que a não diferença encontrada seja devido a um balanceamento entre os fatores físicos e químicos do solo, com a disponibilidade de luz.

6.3. Dinâmica e traços funcionais da espécie

Os valores de IPA_{DAP}, a partir do intervalo de censo de 1996 a 2013, correlacionam-se negativamente com a AFE, tenacidade e razão C:N, sendo que foi positiva com as concentrações de C e N, mas nenhum foi significante (Tabela 6). A melhor correlação obtida dos valores de incremento foi com a razão C:N.

Também foi realizado correlação dos traços com IPA_{DAP} de um intervalo de censo mais recente (2011-2013), tendo em vista que estes traços podem ser respostas das condições atuais dos indivíduos. Como resultado, os valores de IPA_{DAP} correlacionam-se negativamente com a tenacidade e razão C:N e positiva com AFE, mas nenhum foi significante. Com isso, o IPA_{DAP} não obteve correlação significativa com os traços foliares aqui analisados.

A correlação entre os valores de traços foliares foram conforme esperados e em geral foi significativa com $p < 0,05$. Houve correlação negativa da tenacidade com a AFE e positiva com a razão C:N. A concentração de N foi o principal condutor dos valores de C:N devido a alta correlação. Apesar de somente a razão C:N não corresponder ao gradiente de exposição copa, a correlação positiva com a tenacidade e AFE foi de acordo como esperado.

Tabela 6. Correlação entre os valores de incremento periódico anual em DAP (1996-2013 e 2011-2013), tenacidade foliar, área foliar específica, concentrações de carbono, nitrogênio e razão C:N.

	IPA_{DAP} (96-13)	**IPA_{DAP} (11-13)**	**Tenacidade**	**AFE**	**C**	**N**
Tenacidade	-0,098 (0,399)	-0,086 (0,457)				
AFE	-0,009 (0,938)	0,096 (0,408)	-0,624 (<0,001)			
C	0,160 (0,166)	-0.036 (0,754)	0,229 (0,045)	-0,319 (0,005)		
N	0,178 (0,121)	0,052 (0,635)	-0,396 (<0,001)	0,363 (0,001)	0,368 (0,001)	
C:N	-0,203 (0,076)	-0,085 (0,461)	0,414 (<0,001)	-0,378 (<0,001)	-0,327 (0,004)	-0,973 (<0,001)

Coeficientes da correlação de Pearson (*r*) e valores de *p* entre parênteses (*n* = 77).

A AFE tende a dimensionar-se positivamente com a concentração de N e negativamente com C (PÉREZ-HARGUINDEGUY et al., 2013). A AFE foi maior com a diminuição do gradiente de luz para aumentar a eficiência de captura de luz (EVANS e POORTER, 2001). Esse aumento na eficiência de captura das folhas sombreadas também é decorrente de um alto teor de clorofila (POORTER. et al 2000) que está estreitamente correlacionado com a concentração de N (EVANS, 1989). Dessa forma, a diminuição da razão C:N está relacionada com a diminuição da AFE. Felsemburgh (2006) encontrou correlação negativa entre teor de N e AFE de comunidade arbórea em uma área próxima, submetidas a diferentes níveis de exploração, no entanto analisou o teor de N por unidade de área foliar e ressalta as melhores correlações serem encontradas entre espécies.

O investimento de C nas folhas corresponde ao investimento em biomassa através de compostos secundários como taninos e lignina (LUCAS et al., 2000; PÉREZ- HARGUINDEGUY et al., 2013). Como folhas com maior tenacidade possuem maior investimento em C, logo este traço correspondeu em correlação positiva com C. Apesar da correlação positiva da concentração de C com N, houve correlação negativa da tenacidade com N. Folhas com maior investimento em nitrogênio tendem a contribuir com rendimento da fotossíntese (EVANS, 1989), principalmente para aumentar a eficiência na captação de luz em ambientes

sombreados. No entanto, não foi detectada variação significativa de N entre os níveis de exposição de copa.

A variação da AFE e tenacidade entre os níveis de exposição de copa contribuíram para melhor correlação entre os mesmos. Folhas sombreadas possuem maior AFE e menor tenacidade, e folhas mais expostas a irradiância possuem menor AFE e maior tenacidade. Onoda et al. (2011) também obtiveram correlação negativa entre a resistência mecânica foliar e AFE, no entanto analisaram comunidades arbóreas de vários sítios.

6.4. Síntese de resultados

As diferenças ambientais de acordo com a topografia do terreno não interferiram nas mudanças de IPA_{DAP} dos indivíduos, no entanto pode influenciar nas taxas de recrutamento e mortalidade e DA.

A capacidade da espécie se desenvolver em diferentes classes topográficas não está relacionada com mudanças nos traços foliares, pois as diferenças ambientais de acordo com a topografia do terreno não interferiram nas mudanças de tenacidade, AFE e razão C:N das folhas da espécie. A principal variação nos valores médios de traços ocorre nas mudanças de exposição da copa à irradiância.

A AFE, tenacidade e razão C:N não tiveram correlação significativa com o IPA_{DAP} dos indivíduos de cardeiro.

7. CONCLUSÃO

A espécie é importante pois demonstra boa produtividade madeireira em valores de incremento, além de não haver diferença de incremento nas diferentes classes topográficas ou de DAP. É abundante em floresta de terra-firme na Amazônia central, porém a pouca diversidade de espécies em áreas de baixio proporciona maior dominância da espécie nessas áreas. Isso torna uma área adequada para a produtividade, porém deve-se levar em consideração a mortalidade e recrutamento.

Os traços aqui analisados não tiveram relação com incremento dos indivíduos, mas foram importantes nas estratégias de capitação de luz e consequentemente na sobrevivência dos indivíduos. É possível que em outros ambientes mais heterogêneos ocorra alguma mudança significativa em seus traços e no seu crescimento.

8. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÀFICAS

Ackerly, D.D. Community assembly, niche conservatism, and adaptive evolution in changing environments. *Int. J. Plant Sci.* v. 164, p. 165-184, 2003

Alder, D. Forest volume estimation and yield prediction. *FAO Forestry Paper*. v.2, 194 pp, 1980.

alder, d.; synnott, t.j. permanent sample plot techniques for mixed tropical forest. *Oxford Forestry Institute Tropical Forestry Paper* . n. 25, 124 pp, 1992.

Alencar, J.C.; Almeida R.A.; Fernandes, N.P. Fenologia de espécies florestais em floresta tropical úmida de terra firme na Amazônia Central. *Acta Amazonica*. v. 9, n. 1, p. 163-198, 1979.

Bazzaz, F.A; Carlson, R.W. Photosynthetic acclimation to variability in the light environment of early and late successional plants. *Oecologia*. v. 54, p. 313–316, 1982.

Bradshaw, A.D. Evolutionary significance of phenotypic plasticity in plants. *Adv. Genet.* v. 13, p. 115–155, 1965.

Burns, J.H.; Strauss, S.Y. Effects of competition on phylogenetic signal and phenotypic plasticity in plant functional traits. *Ecology.* v. 93, n. 8, p. 126–137, 2012.

Camargo, J.L.C. 2004. Alterações na dinâmica e demografia de árvores tropicais após fragmentação florestal na Amazônia Central. *Tese de doutorado,* INPA/UFAM. Manaus-AM. 145 pp.

Camargo, J.L.C.; Ferraz, I.D.K.; Mesquita, M.R.; Santos, B.A. & Brum, H.D. 2008. Guia de Propágulos e Plântulas da Amazônia. *Editora INPA*. v. 1.

Carey, E.V.; Brown, S.; Gillespie, A.J.R; Lugo, A.E. Tree mortality in mature lowland tropical moist and lower montane moist forests of Venezuela. *Biotropica*. v. 26, p. 255-265, 1994.

Carneiro, V.M.C. 2004. Composição florística e análise estrutural da floresta primária de terra firme na bacia do rio Cueiras, Manaus-AM. *Dissertação de mestrado,* INPA/UFAM. Manaus-AM. 77p.

Carvalho, J.O.P. de. Dinâmica de florestas tropicais e sua implicação para o manejo florestal sustentável. *In*: Curso de manejo florestal sustentável. 1997, Curitiba. Curitiba: EMBRAPA/CNPF. 253 pp.

Chambers, J.Q.; Robertson, A. L.; Carneiro, V.M.C.; Lima, A.N.L.; Smith, M.; Plourde, L.C. ; Higuchi, N. Hyperspectral remote detection of niche partitioning among canopy trees driven by blowdown gap disturbances in the Central Amazon. *Oecologia*. v. 160: p. 107-17, 2009

Cianciaruso, M.V.; Batalha, M.A.; Gaston, K.J.; Petchey, O.L.; Including intraspecific variability in functional diversity. *Ecology*. v. 90, p. 81–89, 2009a.

Cianciaruso, M.V.; Silva, I.A.; Batalha, M.A. Diversidades filogenética e funcional: novas abordagens para a Ecologia de comunidades. *Biota Neotrop*. v. 9, n. 3, p. 93-103, 2009b.

Clark, D.B.; Clark, D.A.; Read, J.M. Edaphic variation and the mesoscale distribution of tree species in a Neotropical rain forest. *Journal of Ecology*. v. 86, p. 101-112, 1998.

Cornelissen, J.H.C., Lavorel, S., Garniel, E., Díaz, S., Buchmann, N., Gurevich, D.E., Reich, P.B., Ter Steege, H., Morgan, H.D., Van Der Heijden, M.G.A., Pausas, J.G.; Poorter, H. A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Aust. J. Bot*. v. 51, p. 335-380, 2003.

Dias, D.P. 2009. Fotossíntese e crescimento em diâmetro de árvores em função da temperatura e da precipitação numa floresta primária de terra-firme na Amazônia Central. *Tese de doutorado,* INPA/UFAM. Manaus-AM. 123 pp.

Diaz, S.; Cabido, M. Vive la différence: plant functional diversity matters to ecosystem processes. *Trends Ecol. Evol*. v. 16, n. 8, p. 646-655, 2001.

Domingues, T.F.; Martinelli, L.A.; Ehleringer, J.R. Ecophysiological traits of plant functional groups in forest and pasture ecosystems from eastern Amazônia, Brazil. *Plant Ecol.* v. 193, p. 101-112, 2007.

Esteves, G.L. Flora da Reserva Ducke, Amazonas, Brasil: Bombacaceae. *Rodriguesia.* v. 56, p. 115–124, 2005.

Evans, J.R. Photosynthesis and nitrogen relationships in leaves of C3 plants. *Oecologia*. v. 78, p. 9-19, 1989.

Evans, J.R.; Poorter, H. Photosynthetic acclimation of plants to growth irradiance: the relative importance of specific leaf area and nitrogen partitioning in maximizing carbon gain. *Plant, Cell & Environment*. v. 24, p. 755-767. 2001.

Fajardo, A.; Piper, F.I. Intraspecific trait variation and covariation in a widespread tree species (*Nothofagus pumilio*) in southern Chile. *New Phytologist.* v. 189, n. 1, p. 259-271, 2011.

Felsemburgh, C.A. 2006. Nitrogênio total em folhas e sua relação com o increment em biomassa de florestas primária e manejada na Amazônia Central. *Dissertação de mestrado.* INPA/UFAM. Manaus-AM. 69 p

Ferraz, J.; Ohta, S.; Sales, P.C. de. 1998. Distribuição dos solos ao longo de dois transectos em floresta primária ao norte de Manaus (AM). *In*: Higuchi, N.; Campos, M.A.A.; Sampaio, P.T.B.; Santos, J. dos (Eds). Pesquisas florestais para a conservação da floresta e reabilitação de áreas degradadas da Amazônia. INPA. Manaus-AM. p. 111-114.

Fine, P.V.A.; Zapata F.; Daly, D.C.; Mesones, I.; Misiewicz, T.M.; Cooper, H.F.; Barbosa, C.E.A. The importance of environmental heterogeneity and spatial distance in generating phylogeographic structure in edaphic specialist and generalist tree species of Protium (Burseraceae) across the Amazon Basin. *Journal of Biogeography*. 2012

Fisher, J.I.; Hurtt, G.C.; Thomas, R.Q.; Chamber, J.Q. Clustered disturbances lead to bias in large-scale estimates based on forest sample plots. *Ecology letters*. v. 11, p. 554-563, 2008.

Fontes, G.V. 2012. Revelando as causas e a distribuição temporal da mortalidade arbórea em uma floresta de terra-firme na Amazônia Central. *Dissertação de mestrado,* INPA. Manaus-AM. 63 p;

Grime, J.P.; Mackey, J.M.L. The role of plasticity in resource capture by plants. *Evolutionary Ecol.* v. 16, p. 299-307, 2002.

Higuchi, N.; Santos, J. dos; Ribeiro, J.R.; Freitas, J.V. de; Vieira, G.; Cöic, A.; Minette, L. 1997. Crescimento e Incremento de uma Floresta Amazônica de Terra-firme Manejada Experimentalmente. *In*: Biomassa e Nutrientes Florestais, Relatório Final do Projeto BIONTE. MCT-INPA. p. 89-131.

Higuchi, N.; Santos, J.dos; Lima, A.J.N.; Higuchi, F.G.; Chambers, J.Q. A floresta amazônica e a água da chuva. *Floresta*, Curitiba-PR. v. 41, n. 3, p. 427-434, 2011.

Higuchi, N.; Santos, J.dos; Vieira, G.; Ribeiro, R.J.; Sakurai, S.; Ishizuka, M.; Sakai, T.; Tanaka, N.; Saito, S. 1998. Análise estrutural da floresta primária da bacia do rio Cuieiras, ZF 2, Manaus-AM, Brasil. *In*: Higuchi, N.; Campos, M.A.A.; Sampaio, P.T.B.; Santos, J. dos (Eds). Pesquisas florestais para a conservação da floresta e reabilitação de áreas degradadas da Amazônia. INPA. Manaus-AM. p. 50-81.

Higuchi, N.; Chambers, J.Q.; Santos, J. dos; Ribeiro, J.R. Pinto, A.C.M.; Silva, R.P. da; Rocha, R. de M.; Tribuzy, E,S. Dinâmica e balanço do carbono da vegetação primária da Amazônia central. *Floresta*, Curitiba-PR. v. 34, n. 3, p. 295-304, 2004.

Higuchi, N; Santos, J.; Silva, R.P.; Lima, A.N.; Teixeira, L.M.; Carneiro, V.M.C.; Felsemburgh, C.A.; Tribuzy, E.S. 2007. *Apostila: Noções Básicas de Manejo Florestal.* INPA. Manaus-AM. 250p.

Kattge, J.; Ogle, K.; Boenisch, G.; Diaz, S.; Lavorel, S.; Madin, J.; Nadrowski, K.; Noellert, S.; Sartor, K.; Wirth, C. A generic structure for plant trait databases. *Methods in Ecol. and Evol*, v. 2, p. 202-213, 2011.

Kohyama, T.; Takada, T. Recruitment rates in forest plots: Gf estimates using growth rates and size distributions. *Journal of Ecology*, Oxford. v. 86, n. 4, p. 633-639, 1998.

Koike, T; Kitao, M; Maruyama, Y; Mori, S; Lei, T.T. Leaf morphology and photosynthetic adjustments among deciduous broad-leaved trees within the vertical canopy profile. *Tree Physiology*. v. 21, p. 951–958, 2001.

Laurance, W. F.,; Oliveira, A. A.; Laurance, S.G.; Condit, R.; Nascimento, H.E.M.; Sanchez-Horin, A.C.; Lovejoy, T.E.; Andrade, A.; D'Angelo, S.; Ribeiro, J.E.; Dick, C.W. Pervasive alteration of tree communities in undisturbed Amazonian forests. *Nature.* v. 428, p.171–175, 2004a.

Laurance, W.F.; Nascimento, H.E.; Laurance, S.G.; Condit, R.; D'angelo, S.; Andrade, A. Inferred longevity of Amazonian rainforest trees based on a long-term demographic study. *Forest Ecol. and Management.* v. 190, p. 131–143, 2004b.

Leslie, A.J. Sustainable Management of Tropical Moist Forest for Wood. *In*: Readings in Sustainable Forest Management. FAO Forestry Paper. v. 122, p. 17-32, 1994.

Lewis, S. L.; Brando, P. M.; Phillips, O. L.; Heijden, G. M. F.; Nepstad, D. The 2010 Amazon Drought. *Science*, v. 331, p. 554-554, 2011.

Lewis, S.L.; Phillips, O.L.; Baker, T.R.; Lloyd, L.; Malhy, Y.; Almeida, S.; Higuchi, N.; Laurance, W.F.; Neill, D.A.; Silva, J.N.M.; Terborgh, J.; Lezama, A.T.; Martínez, R.V.; Brown,

S.; Chave, J.; Kuebler, C.; Vargas P.N. ; Vicent, B. Concerted changes in tropical forest structure and dynamics: evidence from 50 South American long-term plots. *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B. Biol. Sci.* v. 359, n. 1443, p. 421-436, 2004b.

Lewis, S.L.; Phillips, O.L.; Sheil, D.; Vinceti, B.; Baker, T.R.; Brown,S.; Graham,A. W.; Higuchi, N.; Hilbert, D.W.; Laurance, W.F.; Lejoly, J.; Malhi, Y.; Monteaudo, A.; Núñez Vargas, P.; Sonké, B.; Supardi, N.; Terborgh, J.W.; Vásquez Martínez, R. Tropical forest tree mortality, recruitment and turnover rates: calculation, interpretation and comparison when census intervals vary. *Journal of Ecology*, Oxford. v. 92, n. 6, p. 929-944, 2004a.

Lieberman, D.; Lieberman, M. Forest tree growth and dynamics at La Selva, Costa Rica (1969-1982). *Journal of Trop. Ecol*. v. 3, p. 347-358,1987.

Lucas, P.W.; Turner, I.M.; Dominy, N.J.; Yamashita, N. Mechanical defences to herbivory. *Annals of Botany*. v.86, p. 913-920, 2000.

Luizão, R.C.C.; Luizão, F.J.; Paiva, R.Q.; Monteiro, T.F.; Souza, L.S.; Kruijt, B. Variation of carbon and nitrogen cycling processes along a topographic gradient in a central Amazonian forest. *Global Change Biology*. v. 10, p. 592-600, 2004.

Marenco, R.A.; Vieira, G. Specific leaf area and photosynthetic parameters of tree species in the forest understorey as a function of the microsite light environment in central Amazonia. *J. of Trop. For. Sci.* v. 17, p. 265-278, 2005.

McGill, B.J.; Enquist, B.J.; Weiher, E.; Westoby, M. Rebuilding community ecology from functional traits. *Trends Ecol. Evol.* v. 21, p. 178–185, 2006.

Messier, J.; McGill, B.J.; Lechowicz, M.J. How do traits vary across ecological scales? A case for trait-based ecology. *Ecology Letters*. v. 13, p. 838–848, 2010.

Miranda, E.V. 2002. Padrão de desenvolvimento radial horário do fuste de três espécies florestais típicas da Amazônia utilizando dendrômetros automáticos. *Dissertação de mestrado,* INPA/UFAM. Manaus-AM. 76 p.

Negrón-Juárez, R.I.; Chambers, J.Q.; Guimarães, G.; Zeng, H.; Raupp, C.F.M.; Marra, D.; Ribeiro, G.H.P.M.; Saatchi, S.S.; Nelson, B.W.; Higuchi, N. 2010. Widespread Amazon forest tree mortality from a single cross-basin squall line event. *Geophysical Research Letter*. v. 37, p. 5, 2010.

Nelson, B.W.; Kapos, V.; Adams, J.B.; Oliveira, W.J.; Braun, O.P.G.; do Amaral, I.L. Forest disturbance by large blowdowns in the Brazilian Amazon. *Ecology*. v. 75, n. 3, p. 853-858, 1994.

Onoda, Y.; Westoby, M.; Adler, P.B.; Choong, A.M.F.; Clissold, F.J.; Cornelissen, J.H.C.; Díaz, S.; Dominy, N.J.; Elgart, A.; Enrico, L.; Fine, P.V.A.; Howard, J.J.; Jalili, A.; Kitajima, K.; Kurokawa, H.; McArthur, C.; Lucas, P.W.; Markesteijn, L.; Pérez-Harguindeguy, N.; Poorter, L.; Richards, L.; Santiago, L. S.; Sosinski, E. E.; Van Bael, S.A.; Warton, D.I.; Wright, I.J.; Joseph Wright, S.; Yamashita, N. Global patterns of leaf mechanical properties. *Ecology Letters*. v. 14, p. 301–312, 2011.

Pérez-Harguindeguy, N.; Díaz, S.; Garnier, E.; Lavorel, S.; Poorter, H.; Jaureguiberry, P.; Bret-Harte, M.S.; Cornwell, W.K.; Craine, J.M.; Gurvich, D.E.; Urcelay, C.; Veneklaas, E.J.; Reich, P.B.; Poorter, L.; Wright, I.J.; Ray, P.; Enrico, L.; Pausas, J.G.; de Vos, A.C.;

Buchmann, N.; Funes, G.; Quétier, F.; Hodgson, J.G.; Thompson, K.; Morgan, H.D.; ter Steege, H.; van der Heijden, M.G.A.; Sack, L.; Blonder, B.; Poschlod, P.; Vaieretti, M.V.; Conti, G.; Staver, A.C.; Aquino, S.; Cornelissen, J.H.C.. New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany*. v. 61, p. 167–234, 2013.

Philip, M.S. Obstacles to measuring growth and yield in tropical rain forests. *In:* Natural management of tropical moist forests: silvicultural and management prospects of utilization. Edited by F. e J.F. Vincent. Yale University Press. p.136-148, 1987.

Phillips, O.L.; Aragao, L.E.O.C.; Lewis, S.L.; Fisher, J.B.; Lloyd, J.; Lopez-Gonzalez, G.; Malhi, Y.; Monteagudo, A.; Peacock, J.; Quesada, C.A.; van der Heijden, G.; Almeida, S.; Amaral, I.; Arroyo, L.; Aymard, G.; Baker, T.R.; Banki, O.; Blanc, L.; Bonal, D.; Brando, P.; Chave, J.; de Oliveira, A.C.A.; Cardozo, N.D.; Czimczik, C.I.; Feldpausch, T.R.; Freitas, M.A.; Gloor, E.; Higuchi, N.; Jimenez, E.; Lloyd, G.; Meir, P.; Mendoza, C.; Morel, A.; Neill, D.A.; Nepstad, D.; Patino, S.; Penuela, M.C.; Prieto, A.; Ramirez, F.; Schwarz, M.; Silva, J.; Silveira, M.; Thomas, A.S.; Ter Steege, H.; Stropp, J.; Vasquez, R.; Zelazowski, P.; Davila, E.A.; Andelman, S.; Andrade, A.; Chao, K.J.; Erwin, T.; Di Fiore, A.; Honorio, E.; Keeling, H.; Killeen, T.J.; Laurance, W.F.; Cruz, A.P.; Pitman, N.C.A.; Vargas, P.N.; Ramirez-Angulo, H.; Rudas, A.; Salamao, R.; Silva, N.; Terborgh, J.; Torres-Lezama, A. Drought sensitivity of the Amazon rainforest. *Science*. v. 323: p. 1344-1347. 2009

Phillips, O.L.; van der Heijden, G.; Lewis, S.L.; López-González, G.; Aragão, L. E. O. C.; Jon Lloyd; Malhi, Y.; Monteagudo, A.; Almeida, S. Dávila, E.A.; Amaral, I.; Andelman, S.; Andrade, A.; Arroyo, L.; Aymard, L.; Baker, T.R.; Blanc, L.; Bonal, D.; Oliveira, A.C.A.; Chao,K.J.; Cardozo, N.D.; Costa, L.; Feldpausch, T.R.; Fisher, J.B.; Fyllas, N.M.; Freitas, M.A.; Galbraith, D.; Gloor, E.; Higuchi, N.; Honorio, E.; Jiménez, E.; Keeling, H.; Killeen, T.J.; Lovett, J.C.; Meir, P.; Mendoza, C.; Morel, A.; Vargas, P.N.; Patiño, S.; Peh, K.S.H.; Cruz, A.P.; Prieto, A.; Quesada, C.A.; Ramírez, F.; Ramírez, H.; Rudas, A.; Salamão, R.; Schwarz, M.; Silva, J.; Silveira, M.; Slik, J.W.F.; Sonké, B.; Thomas, A.S.; Stropp, J.; Tapli, J.R.D.; Vásquez, R. ; Vilanova, E. Drought-mortality relationships for tropical forests. *New Phytologist*. v. 187, p. 631-646, 2010.

Phillips, O.L.; Baker, T. R.; Arroyo, L.; Higuchi, N.; Killeen, T. J.; Laurance, W. F.; Lewis, S. L.; Lloyd, J.; Malhi, Y.; Monteagudo, A.; Neill, D. A.; Vargas, P. N.; Silva, J. N. M.; Terborgh, J.; Martinez, R. V.; Alexiades, M.; Almeida, S.; Brown, S.; Chave, J.; Comiskey, J. A.; Czimczik, C. I;, Di Fiore, A.; Erwin, T.; Kuebler, C.; Laurance, S. G.;, Nascimento, H. E. M;, Olivier, J.; Palacios, W.; Patino, S.; Pitman, N. C. A; Quesada, C. A.; Salidas, M.; Lezama, A. T.; Vinceti, B. Pattern and process in Amazon tree turnover, 1976-2001. *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B. Biol. Sci*. v. 359, p. 381-407, 2004.

Phillips, O.L.; Gentry, A.H. Increasing turnover through time in tropical forests. *Science*. v. 263, p. 954-958, 1994.

Phillips, O.L.; Malhi, Y.; Vicenti, B.; Baker, T.; Lewis, S.L.; Higuchi, N.; Laurance, W.F.; Nuñez Vargas, P.; Vásquez Martinez, R.; Laurance, S.; Ferreira, L.V.; Stern, M.; Brown, S.; Grace, J. Changes in growth of tropical forests: evaluating potential biases. *Ecological Applications*. v. 12, p. 576–587, 2002.

Pinto, A.C.M. 2008. Dinâmica de uma floresta de terra firme manejada experimentalmente na região de Manaus (AM). *Tese de doutorado,* INPA/UFAM. Manaus-AM. 182 p.

Poels, R.L.H.; de Graaf, N.R.; Wirjosentono, J. Growth and mortality of trees after various experimental silvicultural treatments for natural regeneration in Suriname. *Wageningen: Agricultural University Wageningen.* v. 1, p. 152, 1998.

Poorter, H.; Evans, J.R. Photosynthetic nitrogen-use efficiency of species that differ inherently in specific leaf area. *Oecologia* (Berlin). v. 116, p. 26-37. 1998.

Poorter, L. Are Species Adapted to Their Regeneration Niche, Adult Niche, or Both? *The American Naturalist*. v. 169, n. 4. 2007.

Poorter, L.; Kwant, R.; Hernández, R.; Medina, E; Werger, M.J.A. Leaf optical properties in Venezuelan cloud forest trees. *Tree Physiology*. v. 20, p. 519-526. 2000.

Poorter, L.; Bongers, F. Leaf traits are good predictors of plant performance across 53 rain forest species. *Ecology.* v. 87, n. 7, p. 1733-1743, 2006.

Poorter, L.; Wright, S. J.; Paz, H.; Ackerly, D.D.; Condit, R.; Ibarra-Manríquez, G.; Harms, K.E.; Licona, J.C.; Martínez-Ramos, M.; Mazer, S.J.; Muller-Landau, H.C.; Peña-Claros, M.; Webb, C.O.; Wright, I.J. Are functional traits good predictors of demographic rates? Evidence from five Neotropical forests. *Ecology*. v. 89, n. 7, p. 1908-1920, 2008.

Radam-Brasil. 1978. Programa de Integração Nacional. Levantamentos dos Recursos Naturais. – Radam (projeto) DNPM, Ministério das Minas e Energia. Brasil. *Geologia, Geomorfologia*. v. 18, 626 pp.

Rankin-De-Merona, J.M.; Ackerly, D. Estudos populacionais de árvores em Florestas fragmentadas e as implicações para conservação “in situ” das mesmas na Amazônia Central. *IPEF*, Piracicaba-SP, v. 35, p. 47-59, 1987.

Ribeiro, J.E.L.S.; Hopkins, M.J.G.; Vicentini, A.; Sothers, C.A.; Costa, M.A.S.; Brito, J.M.; Souza, M.A.D.; Martins, L.H.P.; Lohmann, L.G.; Assunção, P.A.C.L.; Pereira, E.C.; Silva, C.F.; Mesquita, M.R.; Procópio, L.C. 1999. Flora da Reserva Ducke: Guia de identificação das plantas vasculares de uma floresta de terra firme na Amazônia Central. *INPA/DFID*, Manaus-AM. 816 pp**.**

Rocha, R. de M. 2001. Taxas de recrutamento e mortalidade da floresta de terra-firme da bacia do Rio Cuieiras na região de Manaus – AM. INPA/UA. *Dissertação de mestrado*. *Dissertação de mestrado*, Inpa/UA. 63p.

Rossi, L.M.B.; Koehler, H.S.; Sanquetta, C.R. Arce, J.E. Modelagem de mortalidade em florestas naturais. *Floresta*, Curitiba-PR. v. 37, p. 275-291, 2007.

Rozendaal, D.M.A.; Hurtado, V.H.; Poorter L. Plasticity in leaf traits of 38 tropical tree species in response to light; relationships with light demand and adult stature. *Functional Ecol.* v. 20, p. 207–216, 2006.

Santos, J. dos. 1996. Análise de modelos de regressão para estimar a fitomassa da floresta tropical úmida de terra-firme da Amazônia brasileira. *Tese de doutorado,* Universidade de Viçosa. Viçosa-MG. 120 p.

Schlichting, C.D. The evolution of phenotypic plasticity in plants. *Annual Rev. in Ecol. Syst.* v. 17, p. 667–693, 1986.

Silva, R.P.; Santos, J.; Tribuzy, ES.; Chambers, J.Q.; Nakamura, S.; Higuchi, N. Diameter increment and growth patterns for individual trees in Central Amazon, Brazil. *Forest Ecol. And Management.* v.116, p. 295–301, 2002.

Souza, C.R. de.; Azevedo, C.P. de.; Rosse, L.M.B.; Silva, K.E da; Santos, J. dos; Higuchi, N. Dinâmica e estoque de carbono em floresta primária na região de Manaus/AM. *Acta Amazonica*. v. 42, n. 4, p. 501-506, 2012.

Souza, F.C. 2011. Dinâmica de uma floresta de terra firme na Estação Experimental de Silvicultura Tropical, Manaus – Amazonas. *Dissertação de mestrado,* INPA/UFAM. 113p.

Tanaka, A.; Vieira, G. Autoecologia das espécies florestais em regime de plantio de enriquecimento em linha na floresta primária da Amazônia Central. *Acta Amazonica.* v. 36, n. 2, p. 193-204, 2006.

Teixeira, L.M.; Chambers, J.Q.; Silva, A.R. e.; Lima, A.J.N.; Carneiro, V.M.C.; J.Q.; Santos, J. dos; Projeção da dinâmica da floresta natural de Terra-firme, região de Manaus-AM, com o uso da cadeia de transição probabilística de Markov. *Acta Amazonica*. v. 37, n. 3, p. 377-384, 2007.

Valladares F, Gianoli E, Gómez JM. Ecological limits to plant phenotypic plasticity. *New Phytol*. v. 176, n. 4, p. 749-63, 2007.

van Dulmen, A. Pollination and phenology of flowers in the canopy of two contrasting rain forest types in Amazonia, Colombia. *Plant Ecology*. v. 153, p. 73-85, 2001.

Violle C.; Jiang L. Towards a trait-based quantification of species niche. *Journal of Plant Ecol*. v.2, n. 2, p. 87-93, 2009.

Violle, C.; Navas, M.L.; Vile, D.; Kazakou, E.; Fortunel, C.; Hummel, I; Garnier, E. Let the concept of trait be functional! *Oikos.* v. 116, p. 882–892, 2007.