Ministério da Ciência Tecnologia e Inovação – MCTI
Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia – INPA
Coordenação de Pós-graduação – COPG
Programa de Pós-graduação em Ciências de Florestas Tropicais – CFT

ALOMETRIA, VOLUMETRIA E DENSIDADE BÁSICA DA MADEIRA DE *Goupia glabra* Aubl. (Goupiaceae) EM DUAS ÁREAS DE FLORESTA DE TERRA-FIRME NA AMAZÔNIA

NATSON DE CASTRO SILIPRANDI

Manaus, Amazonas
Agosto, 2013

NATSON DE CASTRO SILIPRANDI

ALOMETRIA, VOLUMETRIA E DENSIDADE BÁSICA DA MADEIRA DE *Goupia glabra* Aubl. (Goupiaceae) EM DUAS ÁREAS DE FLORESTA DE TERRA-FIRME NA AMAZÔNIA

Orientador: HENRIQUE E. M. NASCIMENTO, Dr.

Dissertação apresentada ao Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia como parte dos requisitos para obtenção do titulo de Mestre em Ciências de Florestas Tropicais.

Manaus, Amazonas
Agosto, 2013

(RELAÇÃO DA BANCA JULGADORA)

N001 Siliprandi, Natson de Castro
Alometria, volumetria e densidade básica da madeira de *Goupia glabra* aubl. (Goupiaceae) em duas áreas de floresta de terra-firme na Amazônia / Natson de Castro Siliprandi. – Manaus: [s.n.], 2013. 33 f.: il. (preto)

Dissertação (mestrado)–INPA, Manaus, 2013.
Orientador: Nascimento, Henrique E. M.
Área de concentração: Dendrologia

1. Ontogenia. 2. Arquitetura de Árvores. 3. Floresta Densa. 4. Floresta Aberta. 5. Biomassa.

Ed.01

Sinopse:

Comparou-se a alometria, a volumetria comercial do fuste e a densidade básica da madeira de duas populações de *Goupia glabra* Aubl. (Goupiaceae) crescendo em áreas de terra-firme da Amazônia, nos municípios de Apuí e Nova Olinda do Norte (Estado do Amazonas – Brasil), que possuem características ambientais distintas e distam aproximadamente 400 km.

Palavras Chave: Ontogenia; Arquitetura de Árvores; Floresta Densa, Floresta Aberta; Biomassa.

Dedico:

Aos responsáveis pelas principais conquistas que galguei no caminho da vida, meus pais, ***Sr. Antônio Siliprandi*** e ***Sra. Ivone de Castro Siliprandi.*** Muito Obrigado por me apoiar e orientar sempre que precisei.

À minha companheira de todos os momentos **Susy Dias de Souza** que representa um “porto seguro” em vida.

Ao **Sr. Professor Dr. Henrique E. M, Nascimento** que acreditou em mim e no meu trabalho quando muitos desacreditaram e me orientou com impressionante competência e dedicação.

Agradeço:

Ao Sr. Dr. Euler Melo Nogueira pelas orientações e conselhos disponibilizados durante a elaboração deste trabalho.

Aos Srs. Antônio Siliprandi, Norian de Castro Siliprandi e Nivaldo Carline e as Sras. Ivone de Castro Siliprandi, Michele da Silva Gusmão e Susy Dias de Souza, pela ajuda disponibilizada durante a coleta de dados realizadas na Fazenda Nova Era (Apuí-AM).

Ao Sr. Marcos Viana da Conceição, por conceder permissão para a coleta de dados na área do Projeto de Manejo Florestal Sustentável da Fazenda Nova Era (Apuí-AM), em que é proprietário e detentor.

Ao Engenheiro Florestal, Sr. Antônio Mário R. de Arruda, por conceder permissão para a coleta de dados na área do Projeto de Manejo Florestal Sustentável – Fazenda Apapazinho (Nova Olinda do Norte-AM), em que é responsável técnico.

Aos empresários, Sr. Raimundo de Souza Maia Filho e Sr. Sergio Silva de Souza, por disponibilizarem recurso humano, transporte e materiais para as coletas realizadas na área do Projeto de Manejo Florestal Sustentável – Fazenda Apapazinho, em que são responsáveis pelas atividades de exploração.

A todos da equipe de exploração da empresa Madeireira Amazônia Ltda. representados aqui pelos Srs. Manoel José Ferreira Mar, Pedro dos Santos Silva e Joaquim Gomes da Silva (vulgo Massaranduba), pela ajuda disponibilizada durante a coleta de dados realizadas na Fazenda Apapazinho.

Ao Sr. Ritiele Castro Pascoal e a Sra. Cristina Aparecida Lima do Nascimento por pela ajuda disponibilizada durante a secagem das amostras para os estudos de densidade da madeira.

A Fundação de Amparo a Pesquisa do Estado do Amazonas – FAPEAM, pela concessão da bolsa de pós-graduação.

“Grandes almas sempre encontraram forte oposição de mentes medíocres.”

(Albert Einstein)

RESUMO

Em florestas tropicais, diferenças interespecíficas na alometria e densidade da madeira já foram confirmadas por vários estudos. No entanto, diferenças alométricas e mecânicas dentro da mesma espécie crescendo em diferentes condições ambientais necessitam ser ainda avaliadas. Este trabalho teve como principal objetivo comparar a alometria e a densidade básica da madeira de *Goupia glabra* Aubl. (Goupiaceae) em dois diferentes sítios de floresta de terra-firme na Amazônia brasileira com características ambientais distintas. Os dois sítios estão localizados em dois municípios, Apuí e Nova Olinda do Norte (NOlinda), localizados no estado do Amazonas, Brasil, e distam-se aproximadamente 400 km. Um total de 65 árvores com DAP ≥ 10 cm foi amostrada, sendo 29 em Apuí e 36 em NOlinda. Para cada árvore foi registrado o DAP, a altura total (H_t) e do fuste (H_f), a altura e o diâmetro médio da copa (C_h, C_d), o volume comercial do fuste com casca (V_c), o fator de forma do fuste (FF) e a densidade básica da madeira em diferentes posições do fuste. Com exceção da relação DAP *vs*. H_t, a alometria de *G. glabra* diferiu significativamente entre os sítios para todas as relações alométricas. As árvores de NOlinda apresentaram maior crescimento inicial em H_f em comparação à Apuí. Por outro lado, o inverso ocorre para C_h e C_d em função do DAP e H_t, em que as árvores em NOLinda tiveram significativamente maior expansão da copa comparativamente à Apuí. A ANOVA detectou diferença significativa na densidade de madeira entre os sítios. Na média, a densidade da madeira em Apuí foi 8,8% menor que em NOlinda. Nos dois sítios foi observada uma redução significativa da densidade da madeira no sentido da base para o topo do fuste, mas não houve interação entre sitio e posição do fuste. Os resultados deste estudo evidenciam a variação na estratégia adaptativa de *G. glabra* em função da variabilidade ambiental entre os sítios. Isto ocorre provavelmente pelas diferenças do gradiente de luminosidade do dossel ao sub-bosque, refletindo na diferenciação da alocação de recursos para o crescimento vertical e horizontal o que, em última análise, implica no suporte mecânico relacionado à densidade da madeira. Além disso, diferença em termos de fertilidade dos solos e regime de distúrbios entre os sítios pode atuar concomitantemente com a intensidade luminosa.

ABSTRACT

In tropical forests, several studies have shown interspecific differences in allometry and wood density. However, allometric and mechanical variations within the same species growing in different environmental conditions need to be further evaluated. This study aimed to compare the allometry and wood density of *Goupia glabra* Aubl. (Goupiaceae) in two different sites of *terra firme* Amazonia forest with different environmental features. The two sites are located in two municipalities, Apuí and Nova Olinda do Norte (NOlinda), and both located in the Amazonas State, Brazil, and are nearly 400 km apart. A total of 65 trees ≥ 10 cm DBH, 29 in Apuí and 36 trees in NOlinda, were sampled. For each tree, DBH, total (H_t) and stem (H_f) height, canopy height (C_h) and diameter (C_d), stem volume (V_c), tapper factor of the bole (FF), and wood density at different positions of the stem were recorded. Except the relationship DAP versus H_t, the allometry of *G. glabra* differed significantly between sites for all allometric relationships. Trees in NOlinda had higher initial growth than trees in Apuí. On the other hand, the relationships between C_h and C_d with DAP and Ht showed an opposite pattern, wherein trees in NOLinda had significantly greater expansion of the canopy compared to Apuí. The ANOVA detected a significant difference in wood density between sites. The average wood density in Apuí was 8.8% lower than in NOlinda. In both sites there was a significant reduction in the wood density from the bottom to the top of the bole, but no interaction between site and position was detected. The findings of this study highlight the variation in adaptive strategy of *G. glabra* due to environmental variability between sites. This is probably due to differences in canopy-understory light gradient, which result in the differentiation of resource allocation for the vertical and horizontal growth, which, in turn, implies the mechanical support related to wood density. Furthermore, difference in soil fertility and disturbance regimes between sites may act concomitantly with light intensity.

SUMÁRIO

1 INTRODUÇÃO 1

2 OBJETIVOS 3

2.1 OBJETO GERAL 3

2.2 OBJETIVOS ESPECÍFICOS 3

3 MATERIAL E MÉTODOS 4

3.1 ÁREAS DE ESTUDO 4

3.2 CARACTERIZAÇÃO DA ESPÉCIE 6

3.3 COLETA DOS DADOS 6

3.4 ANÁLISES DOS DADOS 8

4 RESULTADOS 10

4.1 ALOMETRIA 10

4.2 DENSIDADE DA MADEIRA 13

5 DISCUSSÃO 15

6 CONCLUSÕES 19

7 REFERÊNCIAS 20

1 INTRODUÇÃO

Em florestas tropicais a luz é considerada o recurso mais limitante para o estabelecimento e crescimento arbóreo (Chazdon e Fetcher, 1984). A captura de luz pelas espécies arbóreas está diretamente relacionada à forma da copa (dimensões vertical e horizontal) e ao tamanho da árvore (altura máxima). Portanto, a arquitetura (ou alometria) de uma árvore, a relação entre tamanho e forma ou a distribuição espacial de seus componentes ao longo de um eixo vertical (King, 1996; Poorter *et al.*, 2006), representa a habilidade de como uma determinada árvore pode assimilar a energia luminosa. Como há um gradiente de disponibilidade de luz variando desde uma baixa intensidade luminosa no sub-bosque até uma alta intensidade no dossel da floresta (Clark e Clark, 1992), pressupõe-se que haja diferenciação em termos alométricos ao longo da ontogenia entre as espécies arbóreas tropicais, porque as espécies diferem em termos de exigência à luz. Isto se torna mais aparente quando se contrasta as espécies altamente tolerantes à sombra com aquelas espécies pioneiras de crescimento rápido que demandam alta intensidade luminosa para sobrevivência. De fato, diversos estudos mostram que espécies arbóreas de sub-bosque adaptadas à baixa intensidade luminosa para o estabelecimento e crescimento apresentam copas amplas de grande diâmetro para aumentar a capacidade de assimilação luminosa ao longo do gradiente horizontal de luz, porém copas rasas para evitar o auto-sombreamento. No outro extremo da demanda luminosa, as espécies de dossel demandantes de luz, que crescem exclusivamente em clareiras e/ou que são altamente exigentes à grande quantidade luminosa, investem mais no crescimento em altura enquanto reduzem a expansão horizontal e aumentam a profundidade das copas (King, 1996; Thomas, 1996; Alves e Santos, 2002; Sterck *et al.*, 2001; Poorter *et al.*, 2003, 2006).

Esta variação interespecífica na alometria pode também refletir na variação da densidade da madeira, pois a densidade da madeira correlaciona-se positivamente com o suporte mecânico (King, 1981; Niklas, 1993; Putz *et al.,* 1983). Comparando-se a dicotomia entre espécies pioneiras demandantes de alta

incidência luminosa com as espécies tolerantes à sombra, espera-se que as primeiras necessitem investir mais em crescimento para aumentar a chance de alcançar a luz e assim competir melhor nas clareiras. Ao contrário, as espécies de sub-bosque investem mais na sobrevivência por meio da maior eficiência de investimento no suporte mecânico. Portanto, há uma compensação entre a alocação de biomassa (e, por inferência, densidade da madeira) e o custo de suporte atuando nestes dois extremos: as espécies pioneiras requerem menor investimento em biomassa (e, portanto, menor densidade da madeira) para sustentar as suas copas e, consequentemente, apresentam maior crescimento e um menor custo de suporte. Já as espécies de sub-bosque tolerantes à sombra necessitam investir mais na construção de tecidos (e, portanto, maior densidade da madeira), aumentando o custo de suporte para sustentar as suas copas e diminuindo também a susceptibilidade a danos físicos, o que lhes conferem, em última análise, uma grande vantagem de sobrevivência (Putz *et al.,* 1983; Thomas, 1996; King *et al*., 2006; Poorter *et al.,* 2006).

Embora tais padrões de diferenciação na arquitetura e na densidade da madeira entre os grupos funcionais de árvores sejam amplamente reconhecidos na literatura, faltam estudos que avaliem a variação alométrica e de densidade da madeira de uma única espécie crescendo em diferentes condições ambientais no tocante principalmente à variação em luminosidade, precipitação e solo. Em nível de comunidade, diversos estudos mostraram correlações significativas entre a densidade da madeira e variáveis ambientais as quais são condicionadas pela variação em altitude, latitude, solos e formação geológica (Lawton, 1984; Wiemann e Williamson, 2002; Muller-Landau, 2004; Baker *et al*., 2004; Wittmann *et al.,* 2006; Nogueira *et al.,* 2007; Swenson e Enquist, 2007; Slik *et al*., 2010). Este estudo teve como objetivo comparar as características arquiteturais e a densidade básica da madeira de *Goupia glabra* crescendo em dois diferentes sítios de floresta de terra-firme na Amazônia brasileira, os quais diferem em termos condições ambientais e climáticas. A hipótese central do presente estudo é que *G. glabra*, crescendo em diferentes condições ambientais, apresentaria relações alométricas diferenciadas e isso refletiria também na densidade da madeira.

2 OBJETIVOS

2.1 Objeto Geral

Comparar as características arquiteturais (alometria) e a densidade básica da madeira de *Goupia glabra* crescendo em dois sítios dentro da Amazônia Brasileira, condições ambientais e climáticas distintas.

2.2 Objetivos Específicos

- Comparar as relações alométricas das duas populações pela análise dos coeficientes de regressão linear.

- Comparar o fator de forma do fuste das duas populações

- Comparar a densidade básica da madeira do fuste das duas populações, considerando a variação vertical e em termos de média do fuste.

3 MATERIAL E MÉTODOS

3.1 Áreas de estudo

O estudo foi conduzido em duas áreas de exploração comercial de madeira, uma localizada no município de Apuí, denominada Fazenda Nova Era (59°56'25"W e 7°18'38"S), e outra no município de Nova Olinda do Norte (daqui em diante referido como NOlinda), denominada Fazenda Apapazinho (58°22'00"W e 3º48'00"S). Ambos os sítios de estudo localizam-se no estado do Amazonas e distam-se cerca de 500 km (Figura 1).

As temperaturas anuais média, média máxima e média mínima são de aproximadamente 27°C, 31°C e 23°C, respectivamente, e a precipitação anual varia de 2.200 a 2.300 mm para ambos os locais (INMET, 2009 para uma série histórica de 30 anos). A precipitação está principalmente concentrada durante os meses de dezembro a abril, quando a precipitação mensal é > 200 mm. No entanto, Apuí apresenta maior sazonalidade pluviométrica, pois há um declínio mais acentuado de precipitação entre os meses de junho a agosto quando comparado a NOlinda. Em ambos os sítios os meses mais quentes coincidem com os meses de menor precipitação (Figura 2).

As duas áreas diferenciam-se em termos de vegetação, solos e formação geológica. O tipo de vegetação predominante em Apuí é classificada como Floresta Ombrófila Aberta Submontana (MMA, 2006a) e o solo predominante é o Latossolo Vermelho-Amarelo Distrófico (LVAd) (Santos *et al.*, 2011) e está inserida na Formação Geológica Prosperança, remetido ao período pré-cambriano superior A (BRASIL, 1975) e a geomorfologia é classificada como 28DEt22, que corresponde à unidade geomorfológica denominada Planalto do Rio Juma-Médio Sucunduri, com dissecação estrutural, topos tabulares e densidade de drenagem grosseira (IBGE, 2010). Em NOlinda, a vegetação dominante é classificada como Floresta Ombrófila Densa de Terras Baixas (MMA, 2006b) e o solo predominante é o Latossolo Amarelo-Distrófico (LAd) (Santos *et al.*, 2011) e está inserida na Formação Geológica Barreira, remetido ao período Cretáceo-Terciário (BRASIL, 1976) e a geomorfologia é classificada como 07Dt21, que corresponde à unidade

geomorfológica denominada Depressão do Madeira-Purus, com dissecação homogênea, topos tabulares e densidade de drenagem grosseira (IBGE, 2010).

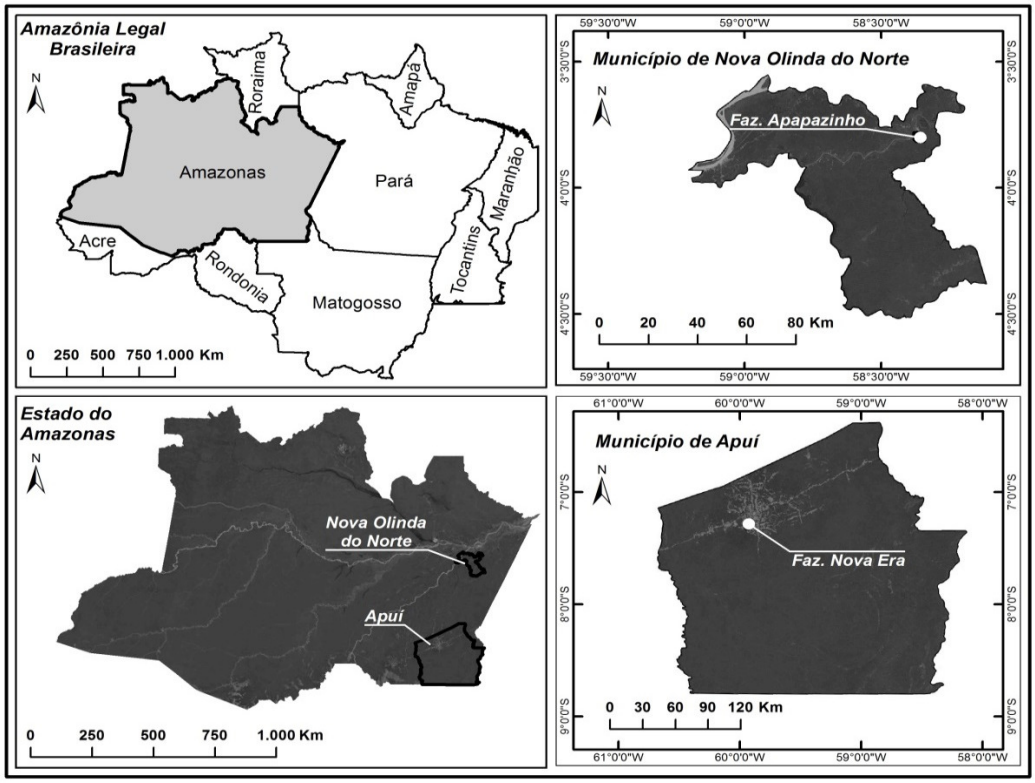

Figura 1: Localização dos municípios de Apuí e Nova Olinda do Norte na Amazônia Legal brasileira e das fazendas onde foram obtidas as árvores para este estudo.

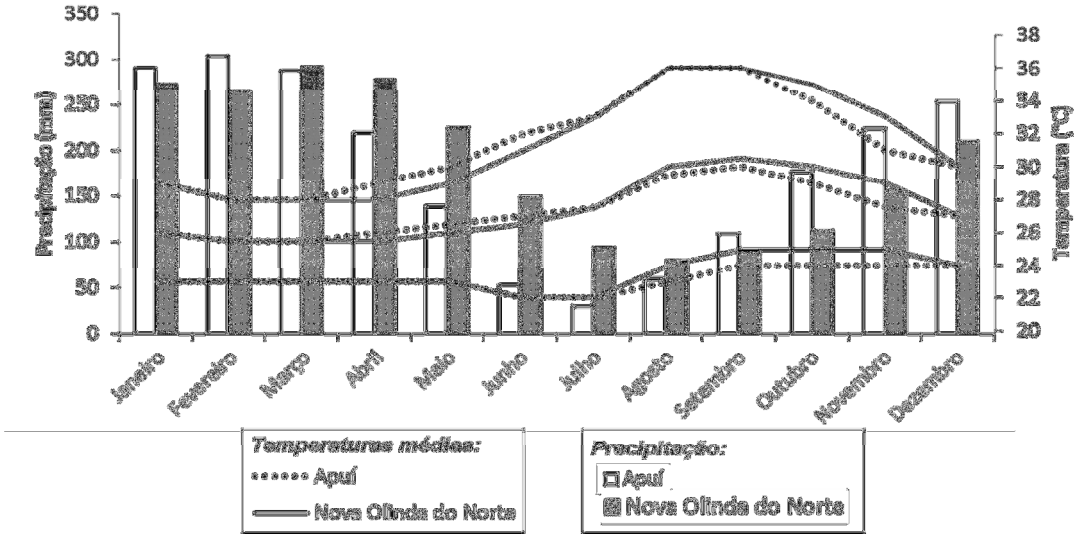

Figura 2: Precipitação e temperatura média mensal ao longo do ano nos municípios de Apuí e Nova Olinda do Norte. Os valores médios foram calculados a partir de uma série de 30 anos de observação (INMET, 2009).

3.2 Caracterização da espécie

O gênero *Goupia* é monotípico, possuindo apenas a espécie *Goupia glabra* Aubl. (Goupiaceae). *G. glabra* é uma espécie semidecídua com ramos ascendentes e tronco retilíneo e cilíndrico. A casca é acinzentada, fendida longitudinalmente e lenticelada e mede cerca de 1 cm de espessura que se desprende em lâminas largas. Apresenta um padrão contínuo de floração e frutificação, porém os picos de floração ocorrem geralmente no final da estação seca e os picos de frutificação no início da estação chuvosa. O fruto é uma baga globosa glabra que mede de 3 a 6 mm e as sementes em número de 1 a 5 por fruto medem cerca de 1,5 mm de comprimento por 1 mm de largura que são dispersos principalmente por pássaros (Ribeiro *et al*., 1999; Santos e Amaral, 2002; Ferreira e Tonini, 2004).

G. glabra é uma espécie de dossel de alto valor comercial madeireiro que apresenta uma ampla distribuição neotropical ocorrendo desde as Florestas Ombrófilas do Panamá e Colômbia até as florestas de terra firme (não sazonalmente inundadas) ao longo da bacia amazônica (Loureiro *et al*., 1979; Ferreira e Tonini, 2004). A altura pode atingir até 40 m e o diâmetro à altura do peito (DAP) até 130 cm, crescendo preferencialmente sobre solos argilosos ou arenosos bem drenados (Loureiro e Silva, 1968; Lacoste e Alexandre, 1991). É uma espécie altamente associada à clareira (Loureiro *et al.,* 1979; Boot, 1996; Mory e Jardim, 2001), sendo classificada como pioneira megafanerófita intolerante à sombra (Swaine e Whitmore, 1988; Whitmore, 1996) e está muito associada às áreas abertas e degradadas (Roggy *et al*., 1999; Rijkers *et al*., 2000). Embora a madeira seja pesada com densidade podendo variar de 0,7 a 0,9 g/cm^3, *G. glabra* apresenta crescimento relativamente rápido em ambientes com incidência de luz direta (Loureiro *et al.,* 1979; Whitmore, 1996).

3.3 Coleta dos dados

Foram mensuradas 29 árvores de *G. glabra* no município de Apuí e 36 árvores em NOlinda. Os indivíduos com danos na copa e/ou no tronco foram evitados. Em Apuí, a área de coleta dos indivíduos amostrados de *G. glabra* abrangeu um talhão de exploração de 452 ha e em NOlinda, 820 ha. Objetivou-se, dentro do possível, uma distribuição uniforme do número de indivíduos ao longo das

classes de tamanho. Em Apuí as coletas foram realizadas entre os meses de dezembro de 2012 a fevereiro de 2013 e em NOlinda nos meses de setembro e outubro de 2012.

Para cada árvore abatida foram obtidas as seguintes variáveis (Tabela 1): DAP, altura do fuste (H_f), altura total (H_t), altura da copa (C_h), diâmetro médio da copa (C_d), volume comercial com casca (V_c), fator de forma do fuste (FF) e a densidade básica da madeira (D_g) em diferentes posições do fuste. O DAP de cada indivíduo foi medido a uma altura de 1,30 metros em relação ao nível do solo, ou logo acima das sapopemas. A H_f é a extensão compreendida entre o solo e a base do primeiro galho grosso. A C_h corresponde à distância entre a base do primeiro galho grosso até a altura final da copa, e a H_t é a soma da H_f e C_h. O C_d foi estimado considerando a distância horizontal média entre projeções verticais da borda da copa, medidas com as árvores em pé. Para tal, foram medidas quatro direções (raios). A direção de medição do primeiro raio (R1) foi a mesma direção do maior galho e a direção do segundo raio (R2) foi estabelecida a 180° em relação ao R1. Os raios 3 e 4 foram medidos em direção perpendicular às direções dos raios 1 e 2. O C_d, portanto, foi calculado pela média aritmética dos dois diâmetros. O V_c foi calculado através da cubagem do fuste pelo método Smalian, obtendo as áreas das seções transversais a 0,5 m, 1 m, 1,3 m e 2 m da altura do fuste; e partir daí a cada 2 m até a base do primeiro galho grosso. Todas as medições realizadas incluíram a casca. O FF foi calculado pela razão entre o volume do fuste calculado pelo método de Smalian e o volume do fuste presumido como um cilindro de área transversal igual àquela medida na altura do peito da árvore.

A D_g foi calculada através da coleta de amostras em seis posições ao longo do fuste. As amostras constituíram-se de discos de madeira de aproximadamente 5 centímetros de espessura, subtraídos do fuste com o auxílio de motoserra em cortes transversais ao eixo longitudinal do fuste nas seguintes posições da H_f: 0,5 m, 1 m, 1,3 m, 2m, metade e topo do fuste. As amostras foram subdivididas em cerne, alburno e casca, pesadas com o auxílio de uma balança digital de precisão de 0,1 grama e capacidade de 500 gramas de carga. O volume de cada amostra foi determinado logo após a coleta, para evitar a desidratação. As amostras de madeira foram afixadas em estilete e submersas em um recipiente com água colocado sobre uma balança de precisão de 1 grama e capacidade de 3 quilogramas de carga. De

acordo com o princípio de Archimedes, o volume de água deslocado pela amostra submersa, sem tocar o fundo do recipiente, corresponde ao volume da amostra de madeira e, portanto, ao valor registrado em gramas no *display* da balança (ASTM, 2002). Posteriormente, as amostras foram acondicionadas em sacos de papel e mantidos em estufa com circulação forçada de ar a 105 °C (ASTM, 2002). Após uma semana, iniciou-se a pesagem de cada amostra em intervalos de 24 horas. Cada amostra ou sub-amostra foi considerada seca quando o mesmo peso foi registrado por três pesagens consecutivas (estabilização). A densidade básica média da madeira foi calculada como a razão entre o peso seco e o volume da amostra fresca.

Tabela 1: Sumário das variáveis alométricas mensuradas neste estudo. Valores são mínimo e máximo em cada sítio. *n* = número de árvores amostradas.

Sítio	n	DAP	Hf (m)	Ht (m)	Ch (m)	Cd (m)	FF	Vc (m3)	Dg (g/cm3)
Apuí	29	12,6-99,6	4,9-21,5	15,4-42,7	3,0-32,0	4,0-22,0	0,66-0,98	0,06-9,31	0,63-0,76
NOlinda	36	10,2-92,3	5,7-20,8	14,4-38,1	5,7-25,5	6,3-28,3	0,56-0,93	0,05-10,00	0,69-0,81

3.4 Análises dos dados

Para comparar as relações dimensionais de *G. glabra* entre os sítios foram usadas regressões lineares ajustadas pelo método dos mínimos quadrados. Quando necessário, as transformações logarítmicas foram realizadas para melhor ajuste entre variâncias de algumas relações. Para cada relação alométrica foram calculado os intervalos de confiança de 95% ao redor dos interceptos e das inclinações, baseado em reamostragens *bootstrap* (Efron e Tibshirani, 1993). Para cada sítio 1.000 amostras *bootstrap* foram obtidas com reposição. O *bootstrap* foi também usado para indicar um valor *p* para as diferenças estatisticamente significantes entre os sítios. Para tal, 1.000 pares de amostras *bootstrap,* compostas de 65 árvores cada, foram obtidos para a obtenção da distribuição nula, assumindo que não há diferenças entre os sítios (H_o: Apuí – NOlinda = 0 ou Apuí = NOlinda). A probabilidade *p* de rejeição da H_o: Apuí=NOlinda foi obtida pela proporção de casos em que a diferença observada dos interceptos e inclinações entre Apuí e NOlinda são menores que um nível de significância $\alpha = 0,05$ ou, em outras palavras, a diferença observada foi grande o suficiente para afirmar que não foi devida ao acaso.

Modelos não lineares exponenciais foram ajustados para testar o efeito do tamanho da árvore (DAP) sobre a densidade da madeira para cada sítio separadamente. A análise de variância fatorial foi usada para testar os efeitos de sítio e da posição do fuste sobre a densidade da madeira. O efeito da posição do fuste para esta análise foi resumido a três posições: 1,30m, 50% e topo do fuste. Por não ser adequado assumir como amostras independentes as densidades da madeira dentro do mesmo fuste, foram selecionadas aleatoriamente diferentes árvores para obter os valores da densidade da madeira de cada posição do fuste dentro de cada sítio.

4 RESULTADOS

4.1 Alometria

Todas as relações de DAP *versus* as demais variáveis (H_f, H_t, C_h e C_d) foram significativas, exceto log (DAP) *versus* log (C_h) para Apuí (R^2 = 0,002, Tabela 2, Figura 3). Entre os sítios, não foi detectada diferença significativa de DAP *versus* H_t, porém quando o DAP foi relacionado com as duas variáveis que compõe a H_t, H_f e C_h, os interceptos e as inclinações foram significantemente diferentes. Além disso, os valores dos interceptos e das inclinações entre os sítios foram opostos quando se compararam ambas as relações. Em Apuí, enquanto o intercepto foi menor e a inclinação maior para a relação log (DAP) *versus* Log (H_f), em NOlinda o intercepto foi menor e a inclinação maior para a relação log (DAP) versus log (C_h). Para a relação DAP versus C_d a inclinação foi significativamente diferente entre os sítios, com maior inclinação encontrada para NOlinda. Além disso, quando C_d foi relacionado com a H_t, tanto a inclinação quanto o intercepto diferenciam-se entre os sítios.

Houve diferença significativa do fator de forma entre os sítios (t = 2,66, p = 0,01, GL = 63). O fator de forma para Apuí (0,83 ± 0,082, média ± desvio padrão) foi, na média, 7,8% maior do que em NOlinda (0,77 ± 0,079). O volume ajustado em função do DAP foi altamente significativo para ambos os sítios (Apuí: R^2 = 99,7%; NOlinda: R^2 = 96,5%; p < 0,0001 para ambos os casos), e os parâmetros dos modelos diferenciaram-se significativamente, com maior intercepto e inclinação para NOlinda e Apuí, respectivamente (Tabela 2, Figura 3f).

Tabela 2: Coeficientes das regressões lineares e seus respectivos intervalos de confiança *bootstrap* a 95% (LI = limite inferior e LS = limite superior). Os valores das probabilidades associadas à rejeição da H_o estão em negrito. R^2 = coeficiente de determinação.

Relações Alométricas	*Área de Estudo*	*Coeficientes*		R^2*(%)*	*Intervalos de confiança Bootstrap de 95%*				*p*	
					Intercepto		*Inclinação*			
		Intercepto	*Inclinação*		*LI*	*LS*	*LI*	*LS*	*Intercepto*	*Inclinação*
DAP vs. H_t	Apuí	16,22	0,2	43,9	12,04	21,02	0,09	0,31	0,53	0,71
	NOlinda	17,44	0,22	66,8	15,04	20,16	0,17	0,27		
Log DAP vs. Log H_f	Apuí	0,19	0,54	56,5	-0,08	0,49	0,36	0,69	**0,002**	**0,002**
	NOlinda	0,61	0,29	27,5	0,44	0,78	0,19	0,39		
Log DAP vs. Log C_h	Apuí	0,87	0,14	0,2	0,47	1,34	-0,17	0,42	**0,051**	**0,03**
	NOlinda	0,52	0,39	46,4	0,37	0,75	0,26	0,49		
DAP vs. C_d	Apuí	3,87	0,19	79,7	2,3	5,8	0,15	0,22	0,47	**0,007**
	NOlinda	3,2	0,25	88,6	0,32	4,32	0,22	0,3		
H_t *vs.* C_d	Apuí	1,42	0,45	38,5	-3,58	7,52	0,24	0,64	**0,024**	**0,015**
	NOlinda	-5,73	0,74	55	-16,12	-0,44	0,56	1,1		
Log DAP vs. Log V	Apuí	-3,94	2,49	97,7	-4,16	-3,68	2,33	2,62	**0,003**	**0,003**
	NOlinda	-3,59	2,27	96,5	-3,78	-3,42	2,16	2,37		

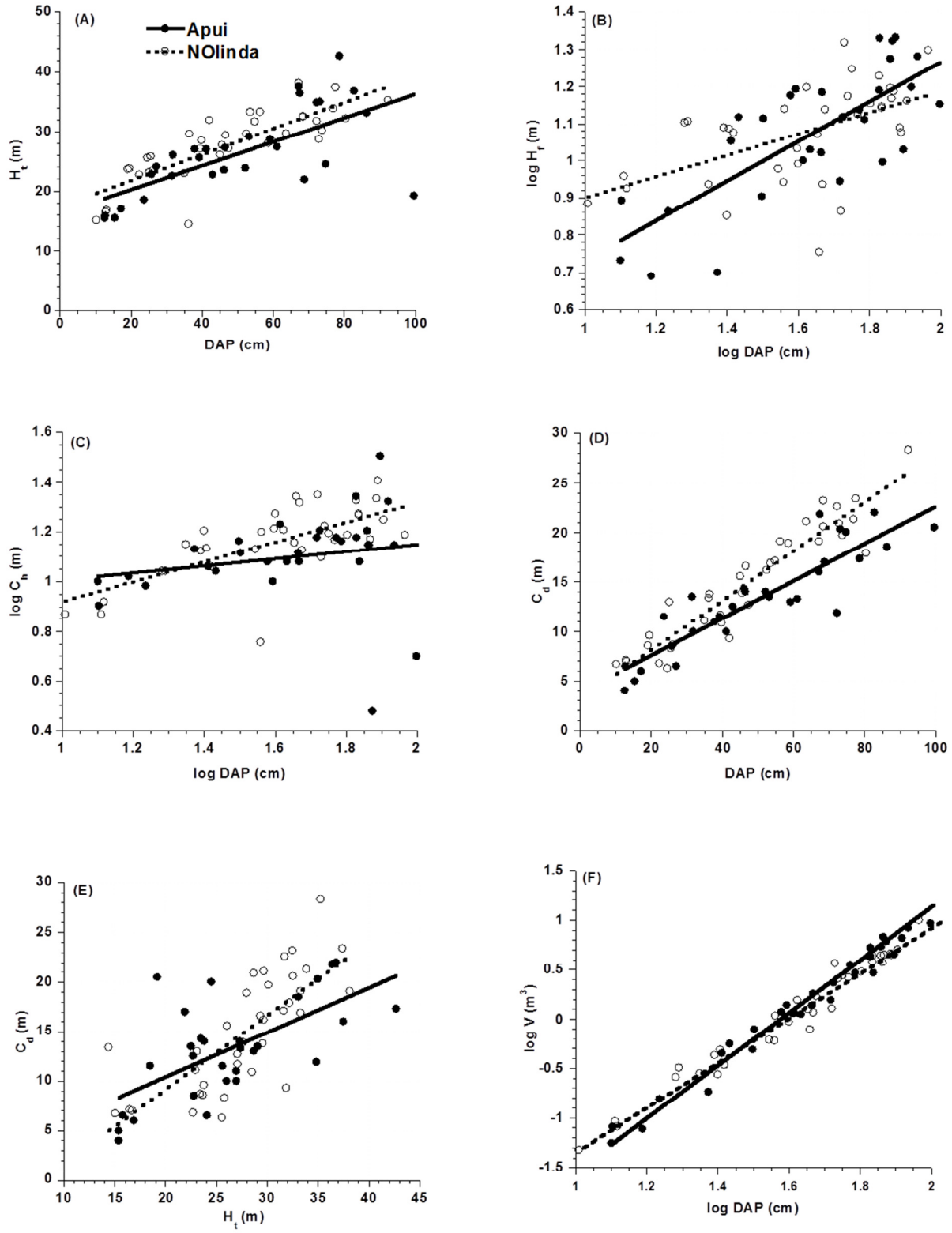

Figura 3: Regressões ajustadas das relações entre DAP *versus* H_t (A), H_f (B), C_h (C) e C_d (D), H_t *versus* C_d (E) e DAP *versus* V_c (F). As regressões de DAP *versus* H_f e DAP *versus* C_h estão em escala log_{10} para ambos os eixos. Os coeficientes das regressões são mostrados na Tabela 2.

4.2 Densidade da madeira

Para Apuí, houve uma relação significativa positiva entre o DAP e a densidade da madeira ($F_{1,64}$=10,48, p=0,001). O DAP explicou 35,8% da variação da densidade da madeira. Por outro lado, para NOlinda não houve relação significativa de DAP versus densidade média da madeira ($F_{1,64}$=0,63, p=0,403; Figura 4). Como esperado, a ANOVA detectou efeito altamente significativo de sítio sobre a densidade da madeira ($F_{1,64}$=38,88, p<0,001). A densidade da madeira para NOlinda (0,74 ± 0,033, média ± desvio padrão) foi, na média, 8,8% maior do que em Apuí (0,68 ± 0,042). A posição no tronco também influenciou a densidade da madeira ($F_{2,64}$=4,82, p=0,012), com a densidade da madeira a 1,30 m do fuste significativamente diferente daquela do topo (p=0,009, teste de Tukey). A densidade da madeira decresceu da base ao topo do fuste: média de 0,74, 0,71 e 0,70 g/cm^3 a 1,30 m, 50% e topo do fuste, respectivamente. Não houve efeito da interação de sítio com a posição no fuste ($F_{2,64}$=1,09, p=0,34, Figura 5).

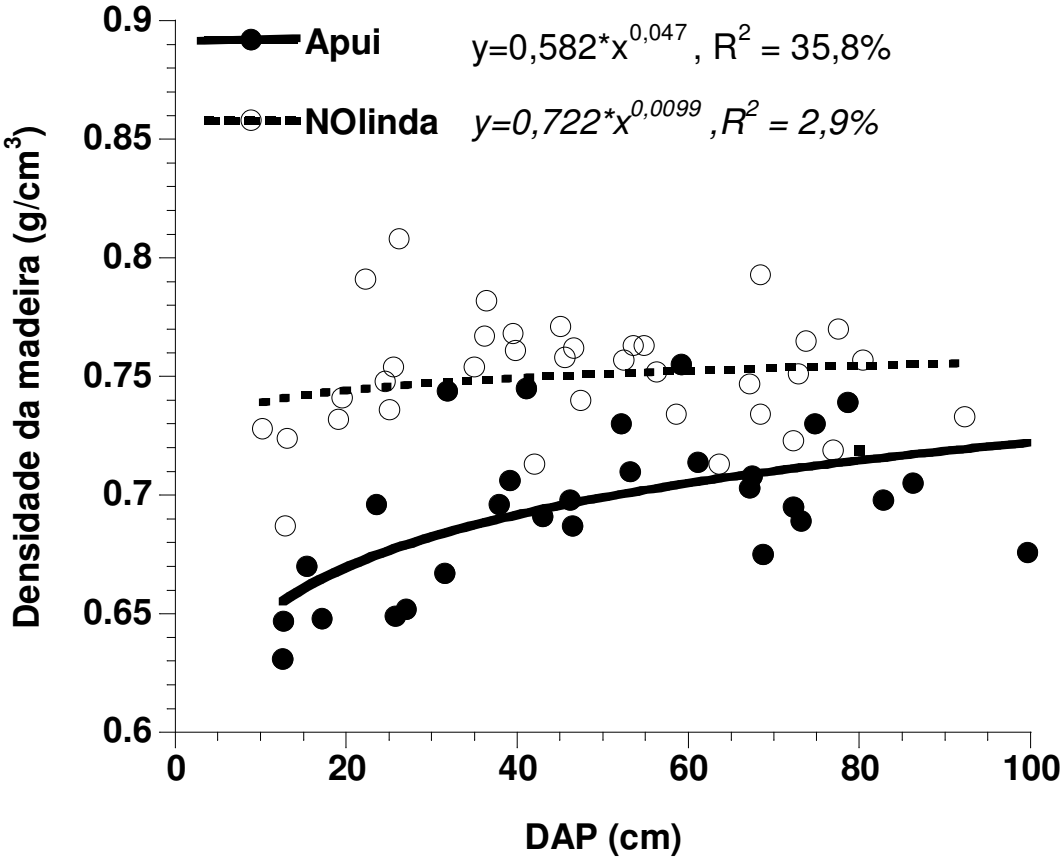

Figura 4: Relação entre DAP e densidade média da madeira para ambos os sítios.

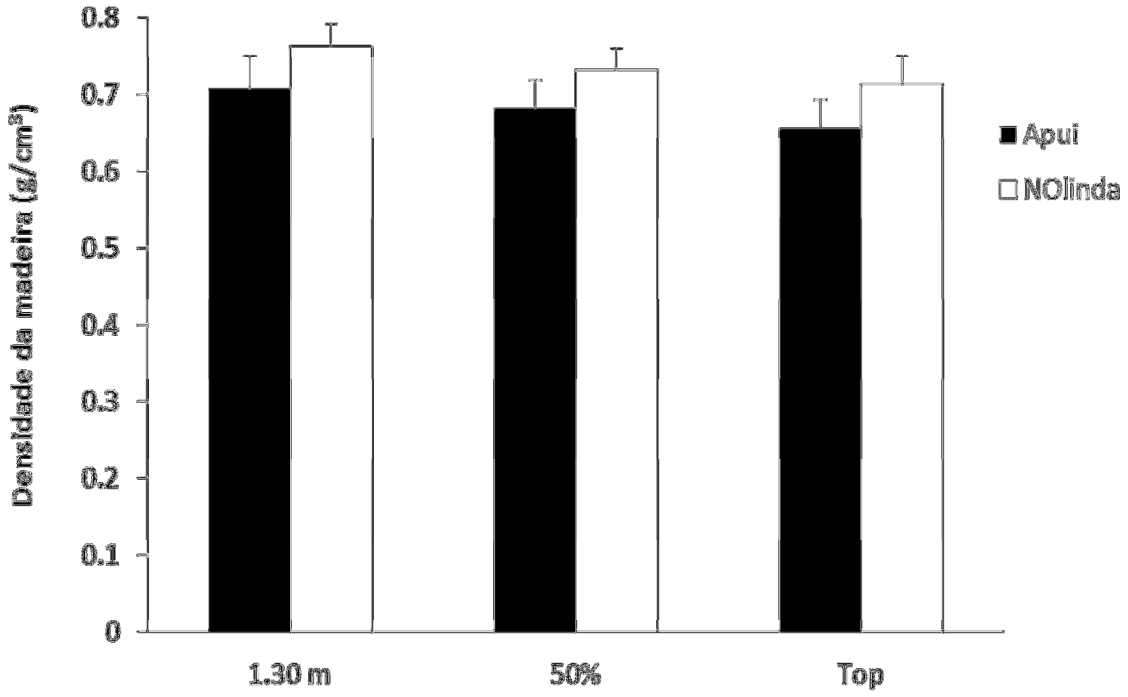

Figura 5: Média (± desvio padrão) da densidade da madeira nas diferentes posições no fuste para cada sítio.

5 DISCUSSÃO

Os resultados do presente estudo indicaram diferenças significativas entre os sítios na alometria de *G. glabra*, principalmente no que concerne às relações da forma da copa com DAP e altura. Tais diferenças são similares àquelas variações alométricas interespecíficas encontradas dentro do mesmo sítio em termos de estatura dos adultos (espécies de dossel/emergentes *versus* espécies de sub-bosque) e/ou demanda à luz (espécies pioneiras *versus* tolerantes à sombra) (*e.g.*, King, 1996; Sterck e Bongers, 1998; Alves e Santos, 2002; Poorter *et al.*, 2003, 2006). No entanto, as diferenças alométricas encontradas neste estudo não podem ser atribuídas às variações interespecíficas, mas como resultado de diferenças abióticas entre os sítios com respeito principalmente à quantidade e qualidade da luz que chega até o sub-bosque como provavelmente à variação de solos.

A arquitetura das árvores dentro de uma mesma espécie pode variar ao longo da ontogenia e depende das condições abióticas (principalmente a disponibilidade luminosa) onde cada indivíduo cresce. Mudanças significativas no desenvolvimento da copa em largura e profundidade podem ocorrer a uma determinada altura quando a árvore alcança o dossel, devido a uma maior exposição à luz (King e Maindonald, 1999, Sterck e Bongers, 2001; Osunkoya *et al.*, 2007). Embora as árvores possam atingir a mesma H_t em ambos os sítios (Figura 2A), o mesmo não ocorreu para a relação de DAP *versus* H_f em que a inclinação e o intercepto diferiram significativamente (Figura 2B). Isso indica que as árvores em NOlinda investem mais no crescimento do fuste em diâmetros menores; no entanto, para as árvores maiores ocorreu o inverso – as árvores em Apuí investem mais no investimento no fuste, resultando em uma inclinação da regressão significativamente maior em Apuí do que em NOlinda, mostrando que diferenças arquiteturais da espécie entre os sítios ocorrem ao longo da ontogenia em termos de crescimento do fuste. Tal diferença inicial em NOlinda pode ser atribuída ao fato de que as árvores crescendo na floresta ombrófila densa, onde se assume que a incidência luminosa é menor quando comparado à floresta ombrófila aberta em Apuí, necessitem investir mais em crescimento vertical nesta fase para aumentar a capacidade de captação de luz.

Além disso, o crescimento em C_h e C_d durante a ontogenia corrobora àquele encontrado para H_f – na fase inicial as árvores em NOlinda investem menos em C_h e C_d e apresentam copas mais profundas e largas no final da ontogenia (Figuras 2 C,D,E). Ao contrário, em Apuí a relação de DAP *versus* C_h não foi significativa, indicando que a C_h mantém-se constante, pelo para árvores ≥ 10 cm de DAP. Portanto, como a menor intensidade luminosa implica em uma menor taxa fotossintética, talvez seja mais estratégico para a espécie crescendo na floresta ombrófila densa de NOlinda investir mais no crescimento em altura inicial e no aumento da área foliar específica através da expansão da copa a fim de interceptar uma maior quantidade de luz. A variação do volume do fuste entre os sítios é consequência das diferenças na conicidade (fator de forma) e da variação H_f ao longo da ontogenia entre os sítios. O aumento da altura da copa pode resultar no aumento do auto-sombreamento das folhas devido ao "empacotamento" das camadas foliares (Sterck e Bongers, 2001); no entanto, a filotaxia oposta e as pequenas folhas de *G. glabra* pode minimizar o efeito de um maior sombreamento da copa. Neste caso, o aumento da altura da copa poderia representar o aumento do número de camadas de folhas e, por inferência, da área foliar específica. Ao contrário, as melhores condições de luminosidade experimentadas pelas árvores em Apuí fazem com que as árvores não necessitem investir muitos recursos para o aumento de área fotossintética. De fato, Poorter *et al*. (2003, 2006) afirmaram que uma copa profunda e ampla não necessariamente implica em maior número de camadas foliares, mas a distribuição e a geometria (forma, tamanho e orientação) da folhagem podem representar um papel crucial na intercepção da luz.

As diferenças alométricas corroboram a variação encontrada para a densidade básica da madeira do fuste entre os sítios. A densidade da madeira é uma caraterística diretamente relacionada à estrutura mecânica das árvores e, por inferência, à capacidade das árvores em resistir à própria massa e às forças exógenas, tal como o vento (*e.g.*, King, 1981; Putz *et al.,* 1983). Baixo nível de luz pode predispor as árvores de florestas tropicais a diminuir o crescimento em diâmetro resultando em alta densidade da madeira (Thomas, 1996) e, como consequência, maior investimento em crescimento vertical e expansão lateral das copas à custa do crescimento em espessura do tronco (Sterck *et al*., 2001; Osunkoya *et al.,* 2007; Poorter *et al.,* 2003, 2006). Neste sentido, a maior expansão da copa resultou na necessidade *G. glabra* em investir uma maior resistência

mecânica em NOlinda. Em uma área de floresta tropical em Bórneo, Osunkoya *et al.* (2007), analisando conjuntamente a alometria de 22 espécies arbóreas de diferentes estaturas, mostraram que o fator de segurança, uma medida relacionada diretamente com propriedades físicas da madeira, apresentou alta correlação positiva com a largura (diâmetro) e a profundidade (altura) da copa, indicando que árvores (independentemente da espécie) com maior expansão das copas tanto vertical quanto horizontalmente apresentaram uma maior margem de segurança contra a ruptura (veja também: King, 1996; Sterck e Bongers, 1998; Alves e Santos, 2002). A diferença na conicidade do fuste entre os sítios é outro indicativo adaptativo da espécie no suporte mecânico, pois o aumento da base do fuste pode favorecer a sustentação e a fixação no solo (Sposito e Santos, 2001). A maior conicidade do fuste observada nas árvores de NOlinda pode estar relacionada com a diminuição do risco de deflexão do fuste em consequência do maior peso gerado pela expansão das copas. Portanto, conclui-se que há diferentes estratégias adaptativas ao longo da ontogenia de *G. glabra* atuando sobre a alocação de recursos e na ocupação do espaço em função da diferenciação na disponibilidade luminosa entre os dois sítios. As árvores de NOlinda necessitam fazer alto investimento inicial em crescimento em altura, alocando maior carbono no fuste durante essa fase, fazendo com que haja um amento na margem de segurança contra a ruptura quando as árvores alcançam o dossel e passam a investir mais na expansão das copas. Ao contrário, as árvores em Apuí alocam menos biomassa no tronco na fase inicial como também ao longo da ontogenia, pois expansão da copa é significativamente menor do que em NOlinda. De fato, a não-significante relação entre DAP *versus* densidade da madeira para NOlinda e a relação significativa positiva para as árvores de Apuí (Figura 4) mostra que alocação de biomassa no fuste em NOlinda ocorre ao igualmente ao longo da ontogenia, ao passo que para as árvores de Apuí há uma variação na alocação da biomassa no fuste, ocorrendo um maior aumento no final da ontogenia quando há uma maior expansão horizontal da copa.

Entre as espécies arbóreas de florestas tropicais, o crescimento arbóreo relaciona-se negativamente com a densidade da madeira (Thomas, 1996; Suzuki, 1999; Muller-Landau, 2004; Nascimento *et al.*, 2005; King *et al.*, 2006). Além disso, dentro da mesma espécie a densidade da madeira é maior nas árvores de menor crescimento do que em indivíduos de maior crescimento (Koubaa *et al.,* 2000). Isso é um indicativo de que *G. glabra* pode ter apresentado crescimento mais rápido em

Apuí e, como consequência, deve haver uma diferença quanto à idade das árvores de mesma espessura do fuste entre os sítios. No entanto, tal diferença necessita ser avaliada empiricamente e sugere-se esta abordagem para estudos futuros.

A distribuição das estratégias de história de vida e, particularmente, da densidade da madeira de espécies arbóreas tropicais pode variar entre os sítios, dependendo de diferentes fatores ambientais, tais como a periodicidade climática, condições edáficas, regimes de distúrbio e competição por luz (Clark e Clark, 1999; Muller-Landau, 2004). Por exemplo, locais com altas taxas de distúrbios e solos relativamente férteis podem favorecer espécies de crescimento rápido as quais apresentam baixa densidade da madeira; ao contrário, sítios com menor taxa de distúrbios e solos pobres em nutrientes retardam o crescimento arbóreo (Baker *et al.,* 2004, Muller-Landau, 2004). No entanto, a diferença encontrada na densidade da madeira entre os sítios para *G. glabra* não pode ser atribuída a efeitos filogenéticos, pois se trata da mesma espécie crescendo em diferentes sítios. Em floresta de Várzea, Wittmann *et al.* (2006) atribuíram às diferenças encontradas na densidade da madeira de duas espécies arbóreas, *Hevea spruceana* e *Tabebuia barbata,* em função da variação do nível e tempo de inundação, o que leva às diferentes condições hídricas e, consequentemente, na redução do crescimento arbóreo durante a fase aquática. Em outras palavras, locais com maior nível e tempo de inundação resultam em um maior *stress* fisiológico diminuindo o crescimento arbóreo e aumento da densidade da madeira. Neste estudo, diferenças na fertilidade de solo e regimes de distúrbio entre Apuí e NOlinda podem também ser considerados como fatores determinantes para diferentes estratégias de crescimento de *G. glabra.*

6 CONCLUSÕES

Diferenças nas características ambientais influenciam no comportamento adaptativo e na arquitetura das árvores de *G. glabra*, o que resulta em diferenças nas relações alométricas e na densidade da madeira. Comparativamente, as árvores de Apuí investem mais no crescimento vertical do fuste do que as árvores de NOlinda que investem mais no crescimento (vertical e horizontal) da copa do que as árvores de Apuí. Para suportar copas mais amplas as árvores de NOlinda apresentam fustes mais cônicos e densidade da madeira maior a fim de aumentar a estabilidade mecânica.

7 REFERÊNCIAS

Alves, L. F., Santos, F. A. M. 2002. Tree allometry and crown shape of four tree species in Atlantic rain forest, south-east Brazil**.** *Journal of Tropical Ecology*. Vol. 18. pp. 245–260. Cambridge University.

ASTM. 2002. Standard Test Methods for Specific Gravity of Wood and Wood-Based Materials**.** Designation: D 2395-02. *ASTM International, West Conshohocken*. Pennsylvania, U.S.A. 8 pp.

Baker, T.R., Phillips, O.L., Malhi, Y., Almeida, S., Arroyo, L., Di Fiore, A., Erwin, T., Killeen, T.J., Laurance, S.G., Laurance,W.F., Lewis, S.L., Lloyd, J., Monteagudo, A., Neill, D.A., Patino, S., Pitman, N.C.A., Silva, J.N.M., Martinez, R.V. 2004. Variation in wood density determines spatial patterns in Amazonian forest biomass. *Global Change Biology*, 10:545–562.

Boot, R. G. A. 1996. **The significance of seedling size and growth rate of tropical rainforest tree seedlings for regeneration in canopy openings.** In: Swainer, M.D. The ecology of tropical forest tree seedlings. Paris: UNESCO, vol.17, p. 267-283.

BRASIL. 1975. Departamento Nacional de Produção Mineral. Projeto RADAM. Folha SB.21 Tapajós; geologia, geomorfologia, solos, vegetação e uso potencial da terra. Rio de Janeiro. 418 p.

BRASIL. 1976. Departamento Nacional de Produção Mineral. Projeto RADAM. Folha SA.21 Santarém; geologia, geomorfologia, solos, vegetação e uso potencial da terra. Rio de Janeiro. 522 p.

Chazdon, R.L., Fetcher, N. 1984. Photosynthetic light environments in a lowland tropical rainforest in Costa Rica. *Journal of Ecology*, 72:552-564.

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, D.A., Clark, D.B. 1999. Assessing the growth of tropical rain forest trees: Issues for forest modelling and management. *Ecological Applications*, 9:981–997.

Efron, B., Tibshirani, R. J. 1993. **An Introduction to be Bootstrap**. New York: *Chapman & Hall*.

Ferreira, L. M. M., Tonini, H. 2004. Cupiúba (*Goupia glabra* Aublet): Crescimento, Potencialidades e Usos. Boa Vista: *Embrapa Roraima*. Doc. 4. 29p.

IBGE. 2010. Mapa temático de geomorfologia do Estado do Amazonas (Escala 1:1.800.000). 1ª ed. (ftp://geoftp.ibge.gov.br/mapas_tematicos/geomorfologia /unidades_federacao/am_geomorfologia.pdf). Acesso: 25/07/2013.

INMET. 2009. Normais Climatológicas do Brasil 1961-1990. (http://www.inmet.gov.br/portal/index.php?r=clima/normaiClimatologicas). Acesso em: 05/06/2013

King, D.A. 1981. Tree dimensions: maximizing the rate of height growth in dense stands. *Oecologia*, 51:351–356.

King, D.A. 1996. The allometry and life history of tropical trees. *Journal of Tropical Ecology*, 12:25–44.

King, D.A., Davies, S.J., Tan, S., Noor, N.S.M. 2006.The role of wood density and stem support costs in the growth and mortality of tropical trees. *Journal of Ecology*, 94:670–680.

King, D.A., Maindonald, J.H. 1999. Tree architecture in relations to leaf dimensions and tree stature in temperate and tropical rain forests. Journal of Ecology 87:1012–1024.

Koubaa, A., Zhang , S.Y., Isabel, N., Beaulieu, J., Bousquet, J. 2000. Phenotypic correlations between juvenile mature wood density and growth in black spruce. *Wood Fiber Science*, 32:61-71.

Lacoste, J.F., Alexandre, D.Y. 1991. Le Goupi (*Goupia glabra* Aublet) essence forestière d'avenir en Guyane: Analyse bibliographique. *Annales des Sciences Forestieres*, 48: 429– 441.

Lawton, R.O. 1984. Ecological constraints on wood density in a tropical montane rain-forest. *American Journal of Botany*, 71:261–267.

Loureiro, A., Silva, M.F., Alencar, J.C. 1979. Essências madeireiras da Amazônia. Manaus, INPA, p.142-145.

Loureiro, A.A., Silva, M.F. 1968. Catálogo das madeiras da Amazônia. Belém: SUDAM, v.1, 433p.

MMA. 2006a. **Mapa Temático da Cobertura Vegetal dos Biomas Brasileiros, escala 1:250.000, Folha SA.21-Y-D (MIR-117 – Itacoatiara)**. Sistema UTM. Datum SAD69.

MMA. 2006b. **Mapa Temático da Cobertura Vegetal dos Biomas Brasileiros, escala 1:250.000, Folha SB.21-Y-C (MIR-219 – Rio Acari).** Sistema UTM. Datum SAD69.

Mory, A.M.; Jardim, F.C.S. 2001. Comportamento de *Goupia glabra* Aubl. (Cupiúba) em diferentes níveis de desbastes por anelamento em florestas naturais. *Revista de Ciências Agrárias*, 36:55- 66.

Muller-Landau, H.C. 2004. Interspecific and inter-site variation in wood specific gravity of tropical trees. *Biotropica*, 36:20–32.

Nascimento, H.E.M., Laurance, W.F., Condit, R., Laurance, S.G., D'Angelo, S., Andrade, A.C. 2005. Demographic and life-history correlates for Amazonian trees. *Journal of Vegetation Science*, 16:625–634.

Niklas, K. J. 1993. Influence of tissue density-specific mechanical properties on the scaling of plant height. *Annals of Botany*, 72:173–179.

Nogueira, E.M. ; Fearnside, P.M., Nelson, B.W., França, M.B. 2007. Wood density in forests of Brazil's arc of deforestation: Implications for biomass and flux of carbon from land-use change in Amazonia. *Forest Ecology and Management*, 248:119-135.

Osunkoya,O.O., Omar-Ali, K., Amit, N. Dayan, J., Daud, D.S., Sheng, T.K. 1997. Comparative height–crown allometry and mechanical design in 22 tree species of Kuala Belalong rainforest, Brunei, Borneo. *American Journal of Botany*, 94:1951-1962.

Poorter, L., Bongers, F., Sterck, F.J., Woll, H. 2003. Architecture of 53 rain forest trees differing in adult stature and shade tolerance. *Ecology*, 84:602–608.

Poorter, L., Bongers, L., Bongers, F. 2006. Architecture of 53 rainforest tree species: traits, trade off and functional groups. *Ecology*, 87:1289–1301.

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*. Vol. 13:1011-1020.

Ribeiro, J. E. L da S *et al.* 1999. Flora da Reserva Ducke: Guia de identificação das plantas vasculares de uma floresta de terra-firme na Amazônia Central. *Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia – INPA*. Manaus-AM. 816 p.

Rijkers, T., Pons, T. L., Bongers, F. 2000. The effect of tree height and light availability on photosynthetic leaf traits of four neotropical species differing in shade tolerance. *Functional Ecology*. 14, 77–86.

Roggy J.C., Preâvost M.F., Gourbiere F., Casabianca H., Garbaye J., Domenach A.M. 1999. Leaf natural ‘‘dN abundance and total Nconcentration as potential indicators of plant N nutrition in legumes and pioneer species in a rain forest of French Guiana. *Oecologia* 120: 171–182.

Santos, H. G., Júnior, W. C., Dart, R. O., Áglio, M. L. D., Sousa, J. S., Pares, J. G., Fontana, A., Martins, A. L. S., Pacobahyba de Oliveira, A. P. 2011. O novo mapa de solos do Brasil: legenda atualizada. Rio de Janeiro: *Embrapa Solos*. 67 p.

Santos, R. P., Amaral, I. L. 2002. Aspectos da biologia reprodutiva de Goupia glabra, Aublet (Cupiúba) na Amazônia Central. Relatório da disciplina Biologia Reprodutiva, INPA, Manaus.

Slik, J.W.F., Aiba, S.-I., Brearley, F.Q., Cannon, C.H., Forshed, O., Kitayama, K., Nagamasu, H., Nilus, R., Payne, J., Paoli, G., Poulsen, A.D., Raes, N., Sheil, D., Sidiyasa, K., Suzuki, E., van Valkenburg, J.L.C.H. 2010. Environmental correlates of tree biomass, basal area, wood specific gravity and stem density gradients in Borneo's tropical forests. *Global Ecology and Biogeography*, 19:50-60.

Sposito, T.C., Santos, F.A.M. 2001. Scaling of stem and crown in eight *Cecropia* (Cecropiaceae) species of Brazil. *American Journal of Botany*, 88:939–949.

Sterck, F.J., Bongers, F. 1998. Size and allometry of tropical trees. *American Journal of Botany*. 85:266–272.

Sterck, F.J., Bongers, F. 2001. Crown development in tropical rain forest trees: patterns with tree height and light availability. *Journal of Ecology*, 89:1–13.

Sterck, F.J., Bongers, F., Newbery, D.M. 2001. Tree architecture in a Bornean lowland rainforest: intraspecific and interspecific patterns. *Plant Ecology*, 153:279–292.

Suzuki, E. 1999. Diversity in specific gravity and water content of wood among Bornean tropical rainforest trees. *Ecological Research*, 14:211-224.

Swaine, M., Whitmore, T. C. 1988. On definition of ecological species groups in tropical rain forests. Vegetation. Vol. 75: 81-86.

Swenson, N.G., Enquist, B.J. 2007. Ecological and evolutionary determinants of a key plant functional trait: wood density and its community wide variation across latitude and elevation. *American Journal of Botany*, 94:451-459.

Thomas, S.C. 1996. Asymptotic height as a predictor of growth and allometric characteristics in Malaysian rain forest trees. *American Journal of Botany*, 83:556–566.

Whitmore, T.C. 1996. A review of some aspects of tropical rain forest seedling ecology with suggestions for further enquiry. *In*: Swaine M. D. (Eds). The Ecology of Tropical Forest Tree Seedlings. Parthenon, Paris: *MAB UNESCO Series*. Vol. 17: 3–39.

Wiemann, M.C., Williamson, G. B. 2002. Geographic variation in wood specific gravity: effects of latitude, temperature, and precipitation. *Wood and Fiber Science* 34: 96–107.

Wittmann, F., Schöngart, J., Parolin, P., Worbes, M., Piedade, M.T.F., Junk, W. 2006. Wood specific gravity of trees in Amazonian white-water forests in relation to flooding. *IAWA*, 27:255-268.