Universidade de São Paulo
Escola Superior de Agricultura "Luiz de Queiroz"

Competição por recursos em dois níveis de irradiância entre três espécies de lianas hiperabundantes e uma espécie arbórea pioneira típicas de Floresta Estacional Semidecidual

CRISLAINE DE ALMEIDA

Monografia apresentada para obtenção do título de Bacharel em Ciências Biológicas.

Piracicaba
2014

Crislaine de Almeida

Competição por recursos em dois níveis de irradiância entre três espécies de lianas hiperabundantes e uma espécie arbórea pioneira típicas de Floresta Estacional Semidecidual

Orientador:
Prof. Dr. **PEDRO HENRIQUE SANTIN BRANCALION**

Monografia apresentada para obtenção do título de Bacharel em Ciências Biológicas.

Piracicaba
2014

AGRADECIMENTOS

Agradeço ao Prof. Pedro Henrique Santin Brancalion, pela oportunidade de desenvolver esse trabalho, que representou para mim um grande aprendizado em cada dificuldade. E agradeço igualmente ao Prof. Ricardo Augusto Gorne Viani, pela confiança depositada ao apresentar esse projeto e permitir que eu o desenvolvesse. Agradeço também a ambos pela orientação, e por fornecerem a estrutura e os recursos necessários.

Ao Prof. Edson José Vidal da Silva, por aceitar o convite para a banca, e por sua orientação e ajuda no período em que participei do Grupo de Estudos e Pesquisas em Ecologia e Manejo de Florestas Tropicais (GEPEM). E a todos que passaram pelo GEPEM no tempo que tive oportunidade de estar no grupo, pelo crescimento e aprendizados: Marcele Almeida, Henrique Sverzut Freire de Andrade, Felipe Nery, Isabela Quatrochi Soncim, Marina Losi Monteiro e Regina Freitas. Também ao Charles Medeiro e a Mariana Saito pela ajuda no projeto. E, de forma especial, à Júlia Martins, Hellen Pecchi, Kerolin Amarante, Bianca Torres, Mariana Schwarz e Eduarda Faria, por toda a ajuda, e pelo tempo de convivência no GEPEM que nos transformou em uma grande família, por tudo isso guardo vocês sempre no coração.

A todos do Laboratório de Silvicultura Tropical pela oportunidade de participar das discussões e pelo crescimento profissional que me possibilitaram, e à Vanessa Jó Girão, Denise Bizuti, Luciana Maria Papp, Flávia Garcia Flórido, Daniella Schweizer e Vanessa Moreno por toda a ajuda, bons conselhos e amizade. Agradeço de forma especial ao Ricardo Gomes César, por aceitar compor a banca, e pela ajuda e conselhos ao longo dos anos, e ao Danilo Ignacio, por toda a ajuda com a parte estatística, pela infinita paciência, e principalmente pela amizade.

Aos funcionários do Viveiro do Departamento de Ciências Florestais, Donizete Sabino, Natanael da Silva e Amarildo Fonseca, pelo tempo de convivência e por toda a ajuda com dicas, conselhos e estrutura necessária a esse projeto.

Ao Prof. Rafael Oliveira do Departamento de Biologia Vegetal da UNICAMP, pela estrutura fornecida para o uso do equipamento IRGA. Também à Grazielle Sales e

ao Mauro pelo treinamento oferecido, e principalmente à Fernanda Piccolo, pela ajuda e disponibilidade.

A toda equipe do Laboratório de Reprodução e Genética de Espécies Arbóreas (LARGEA), Elza Martins Ferraz, Eduardo Ferraz e Guilherme pela estrutura para as pesagens e ajuda, e especialmente à Maria Andréia Moreno, pela ajuda e conselhos.

Ao Prof. Ciro Abbud Righi, pelo empréstimo do luxímetro e pelas orientações.

Ao Laboratório de Restauração Florestal, por disponibilizar sua estufa para a secagem do material.

Agradeço de forma especial ao Marcelo Corrêa Alves, por toda a ajuda com a parte de estatística na reta final desse projeto, que foi fundamental para que ele se concretizasse.

A todos meus amigos e amigas conhecidos ao longo desses cinco anos, da Casa do Estudante Universitário, do Curso de Ciências Biológicas, do LERF, do Grupo de Controle de Animais Abandonados (GCAA) e de outros espaços da ESALQ, pelos anos de convivência e aprendizados, e por tornarem mais leve as obrigações da vida acadêmica.

A toda minha família, em especial minha mãe, pela ideia de confeccionar os anteparos necessários ao trabalho, e ao meu irmão pela confecção destes. Mas agradeço a todos, acima de tudo, pelo amor e suporte incondicionais.

SUMÁRIO

RESUMO.....6

ABSTRACT.....7

LISTA DE FIGURAS.....8

LISTA DE TABELAS.....10

INTRODUÇÃO.....11

REVISÃO BIBLIOGRÁFICA.....12

METODOLOGIA.....17

RESULTADOS E DISCUSSÃO

PARTE 1.....27

PARTE 2.....35

CONCLUSÕES.....38

REFERÊNCIAS.....39

RESUMO

A maioria dos fragmentos florestais de Mata Atlântica remanescentes encontra-se intensamente degradada devido à ação antrópica. É comum a ocorrência de lianas hiperabundantes que recobrem a copa de indivíduos arbóreos e arbustivos, dificultando seu desenvolvimento e sobrevivência nesses fragmentos. Estudos indicam que as lianas colonizam o ambiente degradado por serem favorecidas pela maior incidência de luz e disponibilidade de árvores que podem servir como suporte para seu crescimento, e, além disso, possuírem raízes mais profundas que as árvores, extraindo com mais facilidade os recursos do solo. Nesse contexto, o presente estudo teve como objetivo avaliar as relações de competição entre três espécies de lianas (*Cardiospermum grandiflorum, Calopogonium mucunoides* e *Heteropterys argyrophaea*), e uma espécie arbórea (*Guazuma ulmifolia*) em duas condições de irradiância, pleno sol e sombra, além de avaliar o aproveitamento da luz para obtenção de massa seca nas quatro espécies estudadas em condições de viveiro. Para isso, foi realizado um experimento em vasos com três tratamentos de competição (acima do solo, abaixo do solo e acima e abaixo do solo) e um tratamento controle para a espécie *G. ulmifolia* com cada uma das lianas testadas, com seis repetições em pleno sol e seis repetições na sombra. Posteriormente, as plantas foram retiradas dos vasos, medidas e pesadas, e os efeitos da competição acima e abaixo do solo, dos diferentes níveis de luz e da combinação de espécies de lianas com *G. ulmifolia* foram verificados por meio de análises de variância (ANOVA) para as variáveis: comprimento da raiz e da parte aérea; massa seca das folhas, do caule, da raiz e total; relação raiz/parte aérea da massa seca e do comprimento e taxa de crescimento relativo. Além disso, foi feita a medição da taxa fotossintética, usando o equipamento IRGA, para indivíduos de cada espécie de liana e para *G. ulmifolia,* cultivados em vasos separados em pleno sol e em sombra. Nas curvas de resposta da fotossíntese para cada espécie, todas as plantas cultivadas na sombra apresentam valores de fotossíntese inferiores às cultivadas no sol. Quanto às variáveis analisadas, foi visto que a competição abaixo do solo com *C. muconoides* reduziu a taxa de crescimento relativo de *G.ulmifolia*, corroborando a hipótese de que a competição é maior abaixo do solo dos estágios iniciais de desenvolvimento. Além disso, foi obtida uma relação significativa para a relação raíz/parte aérea do comprimento de *G. ulmifolia* em competição com *C. muconoides* no tratamento de competição abaixo do solo, sendo a média desse tratamento menor, contrariando a hipótese e não permitindo conclusões. Em nenhum dos tratamentos de competição entre *G. ulmifolia* e *C. grandiflorum*, e entre *G. ulmifolia* e *H. argyrophaea* foram encontradas relações de significância. As análises também não indicaram relações de significância provocadas pelos diferentes níveis de irradiância e pela interação entre os diferentes níveis de irradiância e os tratamentos de competição. Em função das limitações experimentais, que não permitiram resultados conclusivos, mais estudos são necessários para uma correta compreensão dos mecanismos de competição das lianas com espécies arbóreas em fragmentos degradados.

Palavras chave: Degradação florestal; fragmentação; sucessão florestal.

ABSTRACT

Most remaining forest fragments of Atlantic Forest are highly degraded due to human action. It is common the occurrence of super abundant lianas, which cover the canopy trees making difficult their survival, in these fragments. Studies indicate that lianas colonize degraded environment because they are favored by higher incidence of light and availability of trees which may serve as a support for growth, and, in addition, they possess deeper roots when comparing with trees, extracting soil resources easier. In this context, the present study aimed to evaluate the competition among three species of lianas (*Cardiospermum grandiflorum*, *Calopogonium muconoides* and *Heteropterys argyrophaea*), and a tree (*Guazuma ulmifolia*) in two irradiance conditions, full sun and shade, under nursery conditions. An experiment using pots with three competition treatments (above ground, below ground and above and below ground) and a control treatment for *G. ulmifolia* with each of the lianas tested was carried out, six repetitions in full sun and six repetitions in the shade. Subsequently, the plants were removed from the pots, measured and weighed, and the effects of competition above and below ground, of different levels of light and a combination of species of lianas with *G. ulmifolia* were verified by analysis of variance (ANOVA) for the variables: root length and shoot length; leave dry mass, stem dry mass, root dry mass ant total dry mass; root length:shoot length ratio; root dry mass:shoot dry mass ratio and relative growth rates. Moreover, the measurement of photosynthetic rate was performed, using IRGA, for one individual of each species of liana and for *G. ulmifolia,* grown in different pots, full sun and shade. In response curves of photosynthesis for each species, all plants grown in the shade showed photosynthetic values lower than those grown in the full sun. For the analyzed variables, the study concluded that the competition below soil with *C. muconoides* reduced the relative growth rate of *G.ulmifolia*, supporting the hypothesis that the competition is greater below soil in early stages of development. In addition,a significant result for ratio root/shoot length of *G. ulmifolia* in competition with *C. muconoides* was noticed in treatment of competition below ground, being average competition below ground smaller, contradicting the hypothesis and not allowing conclusions. None of the competition treatments between *G. ulmifolia* and *C. grandiflorum*, and between *G. ulmifolia* and *H. argyrophaea showed significance ratios*. The analyzes also indicated no significant ratios caused by different levels of irradiance and the interaction between the different levels of irradiance and competition treatments. Due the experimental limitations, which did not allow conclusive results, additional studies are required in order to understand the competition mechanism of lianas with tree species on degraded fragments.

Keywords: forest degradation; fragmentation; forest succession.

LISTA DE FIGURAS

Figura 1 - Bandejas de semeadura utilizadas para semear *G. ulmifolia*, *C. mucunoides, C. grandiflorum* e *H. argyrophaea*.....**18**

Figura 2 - Quatro tratamentos de competição do experimento: (1) – controle; (2) competição acima do solo; (3) – competição abaixo do solo e (4): competição acima e abaixo do solo.....**18**

Figura 3 - Vaso com separação abaixo do solo utilizado no tratamento de competição acima do solo (T2).....**19**

Figura 4 - Anteparo de acrílico utilizado para separar as mudas no tratamento de competição abaixo do solo (T3).....**19**

Figura 5 - Parcela com os tratamentos de competição T1 - controle, T2 – competição acima do solo, T3 – competição abaixo do solo e T4 – competição acima e abaixo do solo, para a competição de *G. ulmifolia* com as três espécies de liana, *C. mucunoides*, *C. grandiflorum* e *H. argyrophaea*.....**20**

Figura 6 - Parcela no viveiro com os tratamentos de competição T1 - controle, T2 – competição acima do solo, T3 – competição abaixo do solo e T4 – competição acima e abaixo do solo, para a competição de *G. ulmifolia* com as três espécies de liana, *C. mucunoides*, *C. grandiflorum* e *H. argyrophaea*.....**21**

Figura 7- Representação da disposição aleatória das seis parcelas a pleno sol e seis parcelas sombreadas no viveiro. Os números 1, 4, 5, 7, 10 e 11 representam as seis repetições da parcela dispostas em pleno sol enquanto os números 2, 3, 6, 8, 9 e 12 representam as repetições da parcela dispostas em sombreamento obtido com o uso de sombrite.....**21**

Figura 8 - Vasos dispostos nas bancadas do viveiro nas doze repetições do experimento.....**22**

Figura 9 - Mudas da espécie *C. grandiflorum* queimadas por uso inadequado de fertilizantes.....**23**

Figura 10 - medição de trocas gasosas de *G. ulmifolia* com IRGA (*Infra Red Gas Analyzer – CIRAS-2 PPSystems*).....**26**

Figura 11 - Comparação do valor médio obtido para a relação raíz/parte aérea do comprimento de *G. ulmifolia* em competição com *C. mucunoides* nos tratamentos T1 (controle), T2 (competição acima do solo), T3 (competição abaixo do solo) e T4 (competição acima e abaixo do solo), mostrando os valores significativos obtidos em T3.....**30**

Figura 12 - Lavagem e separação de *G. ulmifolia* cultivada com *C. mucunoides*, mostrando a dificuldade na separação das raízes nos tratamentos T3 (competição abaixo do solo), e T4 (competição acima e abaixo do solo), que pode ter causado a quebra de raízes.....**31**

Figura 13 - Valor médio obtido para a taxa de crescimento relativo de *G. ulmifolia* em competição com *C. mucunoides*, mostrando os valores significativos obtidos em T3 (competição acima do solo).....**32**

Figura 14 - Desenvolvimento da espécie de liana *C. grandiflorum,* mostrando que os indivíduos dessa espécie não usaram *G. ulmifolia* como suporte.....**33**

Figura 15 - Desenvolvimento da espécie de liana *C. mucunoides*, mostrando que os indivíduos dessa espécie não usaram *G. ulmifolia* como suporte.....**34**

Figura 16 - Desenvolvimento da espécie de liana *H. argyrophaea* mostrando que os indivíduos dessa espécie não se desenvolveram.....**34**

Figura 17 - Curvas de fotossíntese obtidas para *G. ulmifolia* e as três espécies de lianas (*C. grandiflorum*, *C. muconoides* e *H. argyrophaea*). Os círculos brancos indicam valores obtidos para plantas cultivadas em pleno sol, e os círculos escuros para plantas cultivadas em sombra.....**36**

LISTA DE TABELAS

Tabela 1 - Resultado da análise de variância para os efeitos dos diferentes níveis de irradiância (sol e sombra), dos diferentes tratamentos de competição (T1- controle, T2- competição acima do solo, T3- competição abaixo do solo e T4- competição acima e abaixo do solo) e da interação entre os diferentes tratamentos de competição e diferentes níveis de irradiância na interação entre *G. ulmifolia* e a espécie de liana *C. mucunoides*.....**27**

Tabela 2 - Resultado da análise de variância para os efeitos dos diferentes níveis de irradiância (sol e sombra), dos diferentes tratamentos de competição (T1- controle, T2- competição acima do solo, T3- competição abaixo do solo e T4- competição acima e abaixo do solo) e da interação entre os diferentes tratamentos de competição e diferentes níveis de irradiância na interação entre *G. ulmifolia* e a espécie de liana *C. grandiflorum*.....**28**

Tabela 3 - Resultado da análise de variância para os efeitos dos diferentes níveis de irradiância (sol e sombra), dos diferentes tratamentos de competição (T1- controle, T2- competição acima do solo, T3- competição abaixo do solo e T4- competição acima e abaixo do solo) e da interação entre os diferentes tratamentos de competição e diferentes níveis de irradiância na interação entre *G. ulmifolia* e a espécie de liana *H. argyrophaea*.....**28**

INTRODUÇÃO

Os fragmentos florestais remanescentes de Mata Atlântica, mesmo quando se encontram em condições de degradação, são os principais reservatórios de biodiversidade desse bioma. Em condições em que a floresta é submetida a eventos intensos e recorrentes de degradação, tal como extração seletiva de madeira e incêndios, a sucessão secundária pode ficar estagnada em um estágio inicial e a floresta permanecer numa condição de degradação permanente (ROZZA et al., 2007; TABARELLI et al., 2008).

Na Floresta Estacional Semidecidual do sudeste do Brasil, onde a maioria das iniciativas de restauração florestal tem sido conduzidas, os remanescentes florestais inseridos em paisagens agrícolas encontram-se em estágio crítico de degradação (RODRIGUES et al., 2011). Em fragmentos florestais degradados desse tipo vegetacional, é comum a ocorrência de lianas hiperabundantes recobrindo a copa dos indivíduos de espécies arbustivas e arbóreas, tanto de adultos como de juvenis regenerantes, e estratégias eficientes de manejo são imprescindíveis para que o remanescente florestal seja restaurado (SCHNITZER ET AL. 2000; TOLEDO-ACEVES & SWAINE, 2008)

O melhor conhecimento sobre as estratégias das lianas hiperabundantes quanto ao uso dos recursos e suas relações de competição com as espécies arbóreas pioneiras são necessários para compreensão da sucessão florestal em condições de degradação. Este projeto busca avaliar as relações de competição e as estratégias de uso do recurso por lianas hiperabundantes e uma espécie arbórea pioneira da Floresta Estacional Semidecidual do sudeste do Brasil. Para isso, teve como objetivos avaliar os efeitos da competição acima e abaixo do solo entre lianas hiperabundantes e uma espécie arbórea pioneira; avaliar como diferentes níveis de irradiância influenciam as relações de competição entre lianas hiperabundantes e uma espécie arbórea pioneira e avaliar se o aumento da irradiância favorece as lianas hiperabundantes na competição com a espécie arbórea do estudo.

Com os conhecimentos gerados por esse projeto, espera-se compreender os fatores ecológicos que levam algumas espécies de lianas a dominarem e a serem colonizadoras em fragmentos florestais degradados, em detrimento de espécies

arbóreas pioneiras. Com isso, podem ser propostas estratégias mais eficazes de manejo e de restauração de fragmentos florestais degradados.

REVISÃO BIBLIOGRÁFICA

As florestas tropicais são os maiores repositórios de biodiversidade terrestre no planeta, abrigando pelo menos dois terços das espécies terrestres (GARDNER et al., 2009). Elas são também importantes para a mitigação das mudanças climáticas, absorvendo 34% da emissão global de CO^2 (BEER et al., 2010), e gerando múltiplos serviços ecossistêmicos (MILLENIUM ECOSYSTEM ASSESSMENT, 2005). O armazenamento do carbono, proteção do solo, ciclagem da água e fornecimento de produtos florestais estão diretamente relacionados com a biomassa florestal que cobre o solo (PUTZ & REDFORD, 2010). Além disso, populações locais também dependem das florestas para obter lenha e outros produtos, como a caça (FAO, 2011).

Quanto a seus componentes vegetais, uma floresta tropical conservada possui, além das espécies arbóreas, inúmeras espécies de epífitas, ervas, arbustos e lianas, que representam cerca de 50% de sua riqueza vegetal (RODRIGUES et al. 2009). As lianas, ou trepadeiras lenhosas, podem representar de 7,4% a 40% da riqueza das espécies vegetais, desempenhando papel fundamental na manutenção do equilíbrio ecológico florestal (ENGEL et al. 1998).

Porém, no mundo existem poucas florestas que ainda se mantém conservadas e livres de alguma forma de impacto antrópico. Enquanto os países desenvolvidos passam por um período de transição florestal, recompondo uma parte de suas florestas que foi desmatada no passado, os países detentores das florestas tropicais continuam perdendo extensas áreas de floresta (VERÍSSIMO & NUSSBAUM, 2011), principalmente devido à expansão agrícola (GIBBS, et al. 2010). Assim, em vez do ganho de paisagem florestal, muitas paisagens agrícolas registram uma crescente degradação das florestas, que ameaça a biodiversidade nativa (METZGER et al., 2009).

No Brasil, a Mata Atlântica possui elevada biodiversidade e endemismo, e é classificada como prioritária para a conservação da biodiversidade global (MYERS et

al., 2000), mas mantém apenas cerca de 12% de sua área original, sendo que a maioria dela corresponde a pequenos fragmentos florestais isolados e severamente degradados (RIBEIRO et al., 2009). Hoje, 70% da população brasileira vive na região da Mata Atlântica, que além dos sucessivos ciclos de exploração desde a época de colonização, sofreu intensa urbanização desde a década de 1960 impulsionada pelo êxodo rural de pessoas em busca de empregos urbanos. Esta migração coincidiu com uma onda de desmatamento (BERNARD et al., 2011).

Na Floresta Estacional Semidecidual do sudeste do Brasil, a formação da Mata Atlântica dominante no interior do país e onde a maioria das iniciativas de restauração florestal tem sido conduzidas, os fragmentos remanescentes estão inseridos em paisagens agrícolas e encontram-se em estágio crítico de degradação (RODRIGUES et al., 2011). A fragmentação de habitats é uma das maiores ameaças à biodiversidade global e agrava efeitos de borda que causam mudanças nas paisagens fragmentadas (LAURANCE & PERES; 2006). A perda das florestas e fragmentação pode ainda facilitar a caça, a exploração florestal e os incêndios florestais, pois torna a floresta mais acessível, aumentando a área sob efeito de borda (TABARELLI et al., 2004), e desviando a sucessão florestal (SCHEFFERS et al., 2011).

Os efeitos de borda provocam impactos sobre a diversidade e composição de espécies, dinâmica da comunidade, e funcionamento do ecossistema (SAUNDERS et al., 1991), levando a um efeito de sucessão retrógrada (TABARELLI et al., 2008). Nas bordas dos fragmentos florestais remanescentes aumenta a intensidade do vento e o stress fisiológico (LAURENCE et al., 2000), que levam a altas taxas de mortalidade de árvores e diminuição do recrutamento de plântulas, tanto pelos fatores abióticos quanto pela competição com espécies favorecidas por essas novas condições (LAURANCE et al., 2006; AGUIAR & TABARELLI, 2010).

Uma vez que todo o fragmento encontra-se degradado, ele pode passar para um estado de homogeneização biótica, impulsionado pela proliferação de espécies hiperabundantes (TABARELLI et al., 2008; LÔBO et al., 2011) e adaptadas à condições de perturbação (BARLOW & PERES, 2008), que se aproveitam das mudanças no microclima e elevada disponibilidade de recursos, como luz e nutrientes (LAURANCE et al., 2006;. TABARELLI et al., 2008), resultantes do

colapso das árvores (OLIVEIRA et al., 2008). Além disso, o corte seletivo de espécies madeireiras de interesse econômico e a ocorrência de queimadas devido a ação antropogênica também contribuem para a degradação do fragmento e a proliferação de espécies generalistas (MELO et al, 2013).

É comum em matas degradadas a ocorrência de lianas hiperabundantes recobrindo a copa dos indivíduos de espécies arbustivas e arbóreas, tanto de adultos como de juvenis regenerantes (SCHNITZER & BONGERS, 2002). Lianas são trepadeiras lenhosas que se desenvolvem como plântulas terrestres e dominam a floresta madura usando espécies arbóreas como suporte para se entrelaçar e crescer, podendo atuar como fontes de recursos alimentares para polinizadores e dispersores de sementes nos períodos em que as espécies arbóreas não estão em floração ou frutificação (ENGEL et al., 1998). Além disso, os emaranhados de lianas (SCHNITZER et al. 2000), comuns em florestas tropicais, podem também fornecer sítios de forrageamento para pequenos mamíferos, protegendo-os dos predadores (EMMONS, 1982). Assim, em muitas florestas a abundância de pequenos mamíferos é positivamente relacionada com a densidade de lianas (LAMBERT et al., 2006).

Mas mesmo em florestas conservadas, as lianas podem competir com as árvores por recursos, além de prejudicar as árvores que servem como suporte, através de estresse mecânico (PUTZ 1984; PÉREZ-SALICRUP & BARKER, 2000; SCHNITZER et al., 2005; TOLEDO-ACEVES & SWAINE, 2008*).* Em clareiras, onde são mais abundantes (PUTZ, 1984), pode ser encontrada uma associação positiva entre a abundância de lianas e espécies pioneiras, enquanto a associação entre lianas e espécies tolerantes à sombra é negativa (PUTZ, 1984; SCHNITZER et al., 2000). Essa relação pode ser explicada porque árvores pioneiras podem evitar ser usadas como suporte através do rápido crescimento em altura (PUTZ, 1984), enquanto árvores tolerantes à sombra não possuem essas características e são vulneráveis à colonização pelas lianas.

Dessa forma, as lianas podem criar micro-habitats favoráveis à germinação e sobrevivência de plântulas de espécies arbóreas pioneiras, ao diminuir sua competição com espécies tolerantes à sombra (SCHNITZER et al., 2000). Apesar dos prováveis dados, as lianas são importantes para o equilíbrio ecológico da

floresta conservada, contribuindo para a manutenção de temperaturas mais constantes e alta umidade relativa (RODRIGUES et al., 2009).

Porém, em matas degradadas lianas hiperabundantes colonizam rapidamente o ambiente por exigirem altos níveis de luz e serem adaptadas à condições de perturbação, além de terem velocidade de crescimento superior à das espécies arbóreas, e investirem menos no crescimento em diâmetro, atingindo o dossel da floresta rapidamente e competindo por luz (KURZEL et al., 2006), enquanto as árvores não atingem o dossel da floresta até que tenham atingido o diâmetro necessário (WRIGHT et al., 2005). Mesmo quando menos de um quarto da copa da árvore está coberta, as lianas podem causar diminuições nas taxas de crescimento das árvores (SCHNITZER & CARSON, 2010), e é provável que o dano provocado pelas lianas às espécies arbóreas seja causado por uma combinação entre a competição acima do solo e a competição abaixo do solo (SCHNITZER & CARSON, 2010; YA-JUN et al., 2008).

Assim, além de serem favorecidas pela maior incidência de luz e disponibilidade de árvores que podem servir como suportes para seu crescimento, as lianas geralmente possuem sistemas radiculares e vasculares bem desenvolvidos, e podem competir fortemente com árvores por água e nutrientes, recursos abaixo do solo (DILLENBURG et al. 1993; PÉREZ-SALICRUP & BARKER; 2000, SCHNITZER et al., 2005). A competição por nutrientes pode limitar o crescimento das mudas e aumentar sua mortalidade (LEWIS & TANNER, 2000), além de limitar seu recrutamento, especialmente em florestas tropicais que são pobres em nutrientes ou com secas sazonais (COOMES & GRUBB, 2000; LEWIS & TANNER, 2000; OSTERTAG, 1998).

É provável também que a resposta para a competição acima e abaixo do solo apresente variação de acordo com o nível de irradiância, mas essa possível variação não tem recebido atenção nos estudos (TOLEDO-ACEVES & SWAINE, 2008). Em áreas de alta irradiância, como clareiras e florestas secundárias jovens, as lianas são geralmente mais abundantes (PUTZ, 1984; SCHNITZER et al., 2000), o que sugere que as lianas usam melhor o alto nível de irradiância e que a competição é provavelmente mais intensa (TOLEDO-ACEVES & SWAINE, 2008). Além do nível de irradiância, é provável que os efeitos variem por diferentes espécies de lianas

afetarem de formas diferentes seus hospedeiros (TOLEDO-ACEVES & SWAINE, 2007), e os efeitos sejam também diferenciados dependendo das espécies de árvores (PUTZ, 1984; CLARK & CLARK, 1990).

Existem estudos indicando que a abundância e biomassa de lianas está aumentando em várias florestas dos trópicos (PHILLIPS et al., 2002; WRIGHT et al., 2004; CHAVE et al., 2008; INGWELL et al., 2010), seguindo o aumento da fragmentação florestal e a perturbação, aumentando seu papel nos ecossistemas tropicais (PHILLIPS et al. 2002; SCHNITZER & BONGERS, 2002). Assim, fragmentos degradados podem permanecer em um estágio de degradação permanente, condicionado pela presença de populações de lianas hiperabundantes, que restringem o recrutamento e o crescimento de espécies arbustivas e arbóreas (SCHNITZER et al. 2000; TOLEDO-ACEVES & SWAINE, 2008). Dessa forma, o manejo das paisagens degradadas têm sido considerado uma oportunidade potencial para a conservação da biodiversidade (TILMAN, et al., 2011), e, assim, têm sido propostas estratégias de restauração para esses fragmentos, principalmente no que se refere ao manejo das lianas hiperabundantes, uma vez que o simples isolamento dos fatores de degradação e posterior abandono do fragmento não possibilitam o retorno do remanescente florestal à condição de não degradado (ROZZA et al., 2007; JORDÃO, 2010).

Assim, dissociar a competição abaixo e acima do solo entre lianas e árvores é fundamental para uma compreensão abrangente da dinâmica de regeneração natural em florestas tropicais, bem como a formulação de planos de manejo sustentável de sucesso. Além disso, é necessário investigar também os efeitos de disponibilidade de luz sobre os padrões de competição acima e abaixo do solo entre lianas e mudas de árvores, visto que essa relação é também pouco conhecida. Dessa forma, esse estudo buscou testar e analisar a influência da irradiância alta e baixa sobre os efeitos da competição acima e abaixo do solo do entre três espécies de lianas e uma espécie arbórea pioneira, todas típicas da Mata Estacional Semidecidual, buscando contribuir com conhecimentos sobre a sucessão florestal em ecossistemas degradados e proporcionar argumentos para a elaboração estratégias eficazes de manejo e restauração desses fragmentos florestais comprometidos.

METODOLOGIA

A pesquisa faz parte do projeto “Restauração da Mata da Pedreira: Desenvolvimento de métodos de manejo e criação de uma unidade demonstrativa e de pesquisa permanente para a ampliação da conservação da biodiversidade e da geração de serviços ambientais em fragmentos florestais degradados”, apoiado pelo Edital MCT/CNPq/CT-Agronegócio Nº 26/2010. Trata-se de um projeto que visa estudar a restauração do maior fragmento florestal do campus da ESALQ, a Mata da Pedreira, recentemente elevada à condição de Reserva Ecológica da USP.

O projeto foi realizado no viveiro de mudas do Departamento de Ciências Florestais da Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz” – ESALQ/USP. O experimento foi dividido em duas partes, e para ambas foram utilizados vasos plásticos de 6 litros cada, três espécies de lianas hiperabundantes (*Cardiospermum grandiflorum*, *Calopogonium mucunoides* e *Heteropterys argyrophaea*) e uma espécie arbórea pioneira (*Guazuma ulmifolia*), todas abundantes em florestas degradadas do tipo Estacional Semidecidual.

As mudas utilizadas para o experimento foram geradas a partir da semeadura das referidas espécies em bandejas plásticas com as seguintes medidas: 442x280x75mm. Nas bandejas foi utilizada areia como substrato. A primeira semeadura de *C. grandiflorum*, *C. mucunoides* e *G. ulmifolia* foi realizada no dia 19/03/2013, com sementes previamente obtidas, e as bandejas foram mantidas na estufa do viveiro de mudas por 10 dias, sendo então transferidas para fora da estufa, onde foram colocadas em cima do canteiro de areia para receber luz direta. Como as sementes de *C. grandiflorum* e *C. mucunoides* não apresentaram germinação suficiente, foi realizada uma nova semeadura em bandejas no dia 02/04/2013. As bandejas foram colocadas no mesmo canteiro de areia onde haviam sido deixadas as plantadas anteriormente (figura 1).

Figura 1: bandejas de semeadura utilizadas para semear *G. ulmifolia*, *C. mucunoides, C. grandiflorum* e *H. argyrophaea.*

No dia 11/04/2013 sementes de *C. grandiflorum* foram semeadas diretamente no canteiro de areia, pois poucas sementes das bandejas haviam germinado. Por fim, sementes da espécie *H. argyrophaea* foram coletadas na Mata da Pedreira e semeados dia 30/04/2013.

Esse experimento foi realizado em duas partes. Para a parte 1 do experimento foram conduzidos quatro tratamentos para avaliar os efeitos da competição com as lianas sobre o crescimento de *G. ulmifolia*: T1 – controle: dois indivíduos de *G. ulmifolia* em vaso sem liana; T2 – competição acima do solo: *G. ulmifolia* e liana cultivadas no mesmo vaso, mas em saquinhos diferentes, ou seja, separadas abaixo do solo; T3 – competição abaixo do solo: *G. ulmifolia* e liana cultivadas em um mesmo vaso, mas com um anteparo impedindo o contato acima do solo; T4 – competição acima e abaixo do solo: *G. ulmifolia* e liana cultivadas em um mesmo vaso, sem anteparo impedindo que a liana pudesse se apoiar sobre a árvore (figura 2).

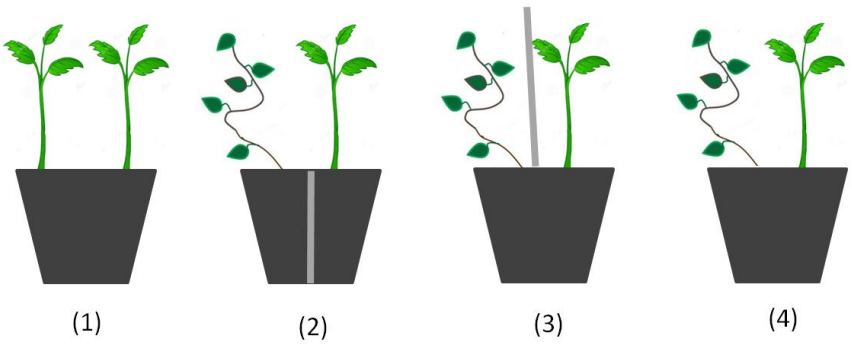

Figura 2: quatro tratamentos de competição do experimento: (1): T1 - controle; (2): T2 - competição acima do solo; (3): T3 - competição abaixo do solo e (4): T4 - competição acima e abaixo do solo.

Para T2, cada saquinho utilizado tinha capacidade para 3 litros, e as mudas ficavam separadas abaixo do solo por serem cultivadas em compartimentos separados (figura 3). Já para T3, foram utilizadas como anteparo placas de acrílico liso transparente de 2 mm de espessura; cada uma com 30cm de largura por 45cm de comprimento (figura 4).

Figura 3: vaso com separação abaixo do solo utilizado no tratamento de competição acima do solo (T2)

Figura 4: anteparo de acrílico utilizado para separar as mudas no tratamento de competição abaixo do solo (T3).

Os tratamentos foram feitos para cada combinação entre *G. ulmifolia* e liana: *G. ulmifolia* x *C. grandiflorum*; *G. ulmifolia* x *C. mucunoides* e *G. ulmifolia* x *H. argyrophaea* (figuras 5 e 6). Para avaliar a alteração da competição em função dos níveis de irradiância, os vasos foram instalados a pleno sol e na sombra, obtida com uso de sombrite. Através de medições do nível de intensidade luminosa realizadas com o auxílio de um luxímetro digital por dois dias, de uma em uma hora entre às 10 horas e 16 horas nos blocos a pleno sol e sombreados, foram calculadas as médias

que indicaram para um nível de intensidade luminosa 52% menor nos blocos sombreados.

Foram instaladas seis parcelas a pleno sol e seis parcelas sombreadas, dispostas de maneira aleatória nas bancadas do viveiro (figuras 7 e 8). Assim, o delineamento experimental foi em parcelas subdivididas em um esquema fatorial 2 x 4 x 3, com os fatores de variação: irradiância (dois níveis: pleno sol e sombreamento), tratamentos de competição (quatro níveis: T1,T2, T3 e T4), e espécie de liana (três níveis: três espécies de lianas). O delineamento foi casualizado, com a ressalva de que dentro de cada parcela (figuras 5 e 6), a disposição dos vasos não foi completamente aleatória, seguindo uma orientação pré-estabelecida. Apesar das ressalvas, esse erro metodológico não deve interferir nos resultados de variância, uma vez que o ambiente ocupado é homogêneo, e de uma área inferior a 2 m^2.

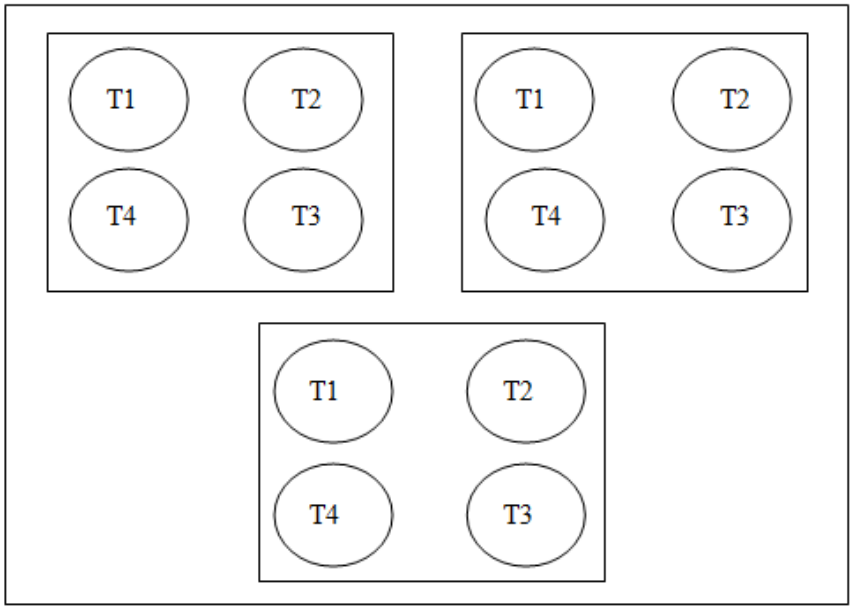

Figura 5: Parcela com os tratamentos de competição T1 - controle, T2 – competição acima do solo, T3 – competição abaixo do solo e T4 – competição acima e abaixo do solo, para a competição de *G. ulmifolia* com as três espécies de liana, *C. mucunoides*, *C. grandiflorum* e *H. argyrophaea.*

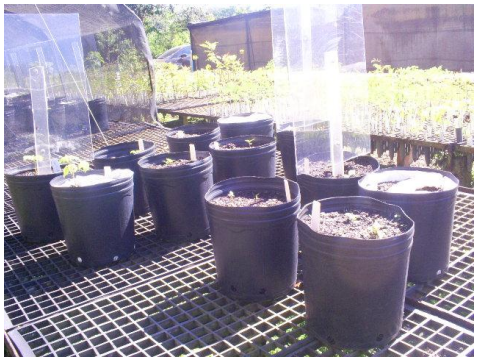

Figura 6: Parcela no viveiro com os tratamentos de competição T1 - controle, T2 – competição acima do solo, T3 – competição abaixo do solo e T4 – competição acima e abaixo do solo, para a competição de G. ulmifolia com as três espécies de liana, *C. mucunoides*, *C. grandiflorum* e *H. heteropterys*.

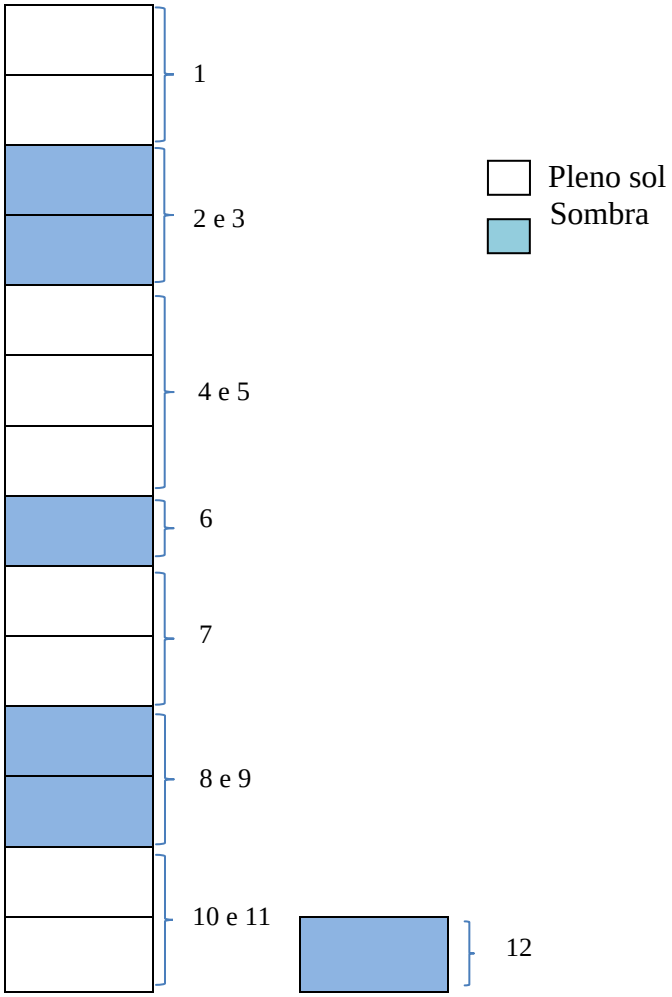

Figura 7: Representação da disposição aleatória das seis parcelas a pleno sol e seis parcelas sombreadas no viveiro. Os números 1, 4, 5, 7, 10 e 11 representam as seis repetições da parcela dispostas em pleno sol enquanto os números 2, 3, 6, 8, 9 e 12 representam as repetições da parcela dispostas em sombreamento obtido com o uso de sombrite.

Figura 8: Vasos dispostos nas bancadas do viveiro nas doze repetições do experimento.

As mudas produzidas de *C. grandiflorum* foram replantadas nos vasos de seus respectivos tratamentos da parte 1 e da parte 2 do projeto entre os dias 17/06/2013 e 21/06/2013. Já as mudas de *G. ulmifolia*, *C. mucunoides* e *H. argyrophaea* foram transplantadas entre os dias 01/07/2013 e 05/07/2013. Foi utilizado nos vasos o substrato para plantas Basaplant, que não inclui fertilizantes em sua formulação. A adubação foi feita todos os dias, durante as duas primeiras semanas de outubro. Na primeira semana foi utilizado para a adubação o fertilizante químico MAP, diluído a uma concentração de 2,5 µS/cm de condutividade elétrica, medida com o condutivímetro portátil Hanna. Na segunda semana foi utilizada diariamente uma mistura dos fertilizantes cloreto de potássio e sulfato de amônio, também a uma concentração de 2,5 µS/cm de condutividade. Na última semana de outubro/2013 foi realizado adubação não diluída em todos os vasos das partes 1 e 2 do experimento, contendo uma mistura dos fertilizantes sulfato de amônio e cloreto de potássio em concentração não conhecida e medida visualmente, o que provocou a queima e morte de alguns indivíduos da espécie *C. grandiflorum* (figura 9). Com isso, teve que ser descartado todo o T2 (competição acima do solo) de *C. grandiflorum* com *G. ulmifolia*, que foi o tratamento mais atingido.

Figura 9: Mudas da espécie *C. grandiflorum* queimadas por uso inadequado de fertilizantes

Foi feita a medição de massa seca (em gramas) em 10 mudas não transplantadas de *G. ulmifolia* no momento da instalação do experimento. Para isso, o comprimento da parte aérea e da raiz foi medido com régua, e posteriormente cada muda foi separada em raiz e parte área, e então foram colocadas para secar em uma estufa de circulação de ar a 60ºC por 48 horas, para determinação da massa seca da parte aérea e da raiz, realizada por meio de pesagem em balança analítica. Essas medidas foram utilizadas posteriormente no cálculo da taxa de crescimento relativo (TCR).

Ao final de cinco meses, na segunda semana de dezembro, as plantas da espécie *G. ulmifolia* de todos os tratamentos de cada parcela começaram a ser cuidadosamente removidas dos vasos. Cada planta teve sua raiz e parte área medidas com uma trena, e posteriormente foi separada em raiz, folhas e caule, sendo então colocada para secar em uma estufa de circulação de ar a 60ºC por 48 horas. As plantas secas foram pesadas na balança analítica, utilizando como medida a unidade de “grama” e com precisão de cinco casas após a vírgula. A última parcela foi removida dos vasos na terceira semana do mês de janeiro, obedecendo ao mesmo procedimento.

Além do comprimento da raiz e da parte aérea e da massa seca das folhas, caule, raiz e massa seca total, foram calculados os seguintes parâmetros: taxa de crescimento relativo (TCR), sendo que a TCR foi calculada como (ln M2 - ln M1) / (t2 - t1), sendo ln o Logaritmo Neperiano de M2 e M1, que representam as massas secas da segunda (seis meses) e da primeira avaliação (transplante),

respectivamente, e t2 - t1 o intervalo em dias entre as avaliações; relação raiz:parte aérea (comprimento) e relação raiz:parte aérea (massa seca).

A alocação de matéria orgânica para cada um dos componentes da estrutura vegetal se baseia na Teoria do Particionamento Ótimo, segundo a qual as taxas de crescimento das raízes e parte aérea se ajustam continuamente em resposta à captura de recursos tanto acima como abaixo do solo (ATWELL et al., 1999). De acordo com essa teoria, o controle sobre a relação raiz:parte aérea é expressa em todo o crescimento e desenvolvimento, e é responsável por ditar a captação de recursos tanto acima quanto abaixo do solo, e consequentemente, a taxa de crescimento da planta. Porém, as taxas de crescimento das raízes e parte aérea ajustam-se continuamente em resposta à disponibilidade de recursos (ATWELL et al., 1999). Ou seja, a plasticidade nas taxas de alocação de biomassa reflete a alocação ótima de biomassa vegetal, e ajustes de alocação ocorrem para maximizar a captação do recurso mais limitante (BLOOM et al., 1985; CHAPIN et al., 1987).

De forma geral, no caso da irradiância, o crescimento em massa da parte aérea tem prioridade em pouca luz, enquanto que sob luz forte o crescimento das raízes é priorizado. Ou seja, os efeitos da luz são traduzidos na relação raiz:parte aérea através da fotossíntese, sendo que é esperado que plantas expostas a ambientes sombreados podem investir mais na formação de folhas para a captação de luz (LAMBERS et al., 2008). Assim espera-se que a competição acima e abaixo do solo nas interações entre lianas e mudas de espécies arbóreas mude com a disponibilidade de luz. Com pouca luz espera-se que competição acima do solo pela liana provoque um forte efeito sobre o desenvolvimento das mudas, enquanto a competição abaixo do solo de lianas será insignificante. Em contraste, em luz alta, espera-se que a competição abaixo do solo provoque efeitos fortes (CHEN et al., 2008), pois lianas têm sistemas radiculares e vasculares bem desenvolvidos, e podem competir eficazmente com árvores para recursos abaixo do solo quando a luz é abundante (SCHNITZER et al. 2005). Isso ocorre porque em baixas condições de luminosidade, a parte aérea das plantas retém uma maior quantidade de fotoassimilados, provocando um aumento da área foliar com o objetivo de aumentar sua superfície fotossintética, compensando as baixas taxas fotossintéticas (JONES & MCLEOD, 1990), e diminuindo a quantidade de carbono para o crescimento das raízes. Já em condições de alta luminosidade, uma menor área foliar é considerada

uma vantagem, pois uma área menor fica exposta a eventuais danos por excesso de luz.

Os efeitos dos diferentes níveis de luz, da competição acima e abaixo do solo, e da combinação de espécies de lianas com *G. ulmifolia* foram verificados por meio de análises de variância (ANOVA), utilizando o software SAS (SAS, 2010). Em casos de ANOVA com efeito significativo ($P<0,05$), foram realizados testes *post-hoc* para comparação de médias. O teste de ANOVA foi calculado para as variáveis: comprimento da raiz, comprimento da parte aérea, massa seca das folhas, massa seca do caule, massa seca total, relação raiz/parte aérea da massa seca, relação raiz parte/aérea do comprimento e taxa de crescimento relativo. Com essas análises foi possível inferir sobre a relação de competição entre lianas e espécies arbóreas, respondendo se indivíduos jovens de lianas hiperabundantes afetam negativamente o crescimento de indivíduos jovens de árvores pioneiras, se essa competição se dá acima ou abaixo do solo e se ela é intensificada quando o nível de irradiância é maior.

A parte 2 do experimento complementou a parte 1, e também foi conduzida no viveiro. Foram cultivados seis indivíduos a pleno sol e seis indivíduos na sombra sem restrição na disponibilidade hídrica para cada uma das espécies: *G. ulmifolia, C. grandiflorum*, *C. mucunoides* e *H. argyrophaea*. Cada conjunto contendo uma planta de cada espécie foi chamada de parcela, sendo arranjadas seis parcelas no sol e seis parcelas sombreadas. As mudas utilizadas foram as mesmas da parte 1, e o transplante das mudas para os vasos foi também na mesma data do transplante da parte 1, assim como a adubação foi realizada da mesma forma. As parcelas sombreadas foram arranjadas em meio às parcelas sombreadas da parte 1 do experimento, já as parcelas expostas à plena luz foram dispostas juntas em uma outra parte da bancada.

Cinco meses após o transplante, no mês de dezembro, foram feitas medições de trocas gasosas (fotossíntese, condutância estomática, transpiração e eficiência de uso da água) nas plantas de cada vaso em uma parcela exposta a pleno sol e em uma parcela sombreada. Essas medidas foram obtidas em dois dias diferentes seis meses após o transplante, sendo a primeira delas no dia 06/12/2013, e a segunda no dia 16/12/2013. Optou-se por utilizar as medições realizadas no intervalo entre as

06:30h e 09h da manhã, período que acredita-se que as plantas tenham atividade fotossintética maior, pois altas temperaturas inibem a assimilação de CO^2 e levam ao decréscimo do estado de ativação da Rubisco via inibição da Rubisco-ativase (LAW e CRAFTS-BRANDNER, 1999). Para as espécies *H. argyrophaea* e *G. ulmifolia* foram elaboradas curvas apenas com os dados de sua segunda medição, realizada no dia 16/12/2013, pois os dados da primeira medição extrapolaram o horário limite estabelecido. Já para as espécies *C. grandiflorum* e *C. mucunoides* foram elaboradas curvas com as médias dos dados obtidos nas duas medições, do dia 06/12/2013 e 16/12/2013, pois elas foram realizadas no horário estabelecido, o que torna possível sua comparação.

As medições foram realizadas em oito níveis de irradiância: 250, 500, 750, 1000, 1250, 1500, 1750 e 2000 µmol (photon) $m^{-2}s^{-1}$, utilizando para isso o aparelho IRGA (*Infra Red Gas Analyzer – CIRAS-2 PPSystems)* (figura 10).

Figura 10: medição de trocas gasosas de *G. ulmifolia* com IRGA (*Infra Red Gas Analyzer – CIRAS-2 PPSystems).*

Com as medições foram obtidos os dados de trocas gasosas: fotossíntese, condutância estomática, transpiração e eficiência de uso da água de cada espécie utilizada no experimento nas duas condições, pleno sol e sombreamento. Com isso, foram elaboradas curvas de resposta à luz para a fotossíntese de cada espécie em cada condição de fornecimento de luz, utilizando para isso o programa Microsoft Office Excel, versão 2007.

RESULTADOS E DISCUSSÃO

PARTE 1

No presente estudo, os diferentes níveis de irradiância não causaram efeitos significativos que permitam afirmar que existe uma diferença na alocação de biomassa de *G. ulmifolia* entre as partes da planta conforme o nível de irradiância, com nenhuma das espécies de lianas testadas, o que contrariou nossas expectativas em função de ser uma espécie arbórea pioneira, que depende de luz para seu desenvolvimento (tabelas 1, 2 e 3), e de outros estudos terem encontrado um forte efeito da diferença de irradiância sobre alguns atributos. Chen, et al. (2008), por exemplo, encontrou que as taxas de crescimento relativo de duas espécies tolerantes a sombra *Litsea dilleniifolia* e *Pometia tomentosa* e uma espécie pioneira, *Bauhinia variegata* foram afetadas por diferentes níveis de irradiância. No nível mais baixo de irradiância, as taxas de crescimento relativo foram reduzidas de maneira mais intensa pela competição da parte aérea (redução de 23,1-28,7%) para as três espécies arbóreas do que pela competição das raízes (5,3-26,4%). Toledo-Aceves & Swaine, (2007), também encontrou esse efeito para a luz em experimentos de competição entre a liana *Acacia kamerunensis*, e as espécies arbóreas *Nauclea diderrichii* (pioneira), *Khaya anthotheca* (não pioneira que demanda luz) *e Afzelii Garcinia* (tolerante a sombra), com alocação de biomassa afetada pela irradiância, com maior alocação de raízes em todas as árvores sob alta irradiância.

	GL		Atributos de *G. ulmifolia* em competição com *C. mucunoides*																	
	Num.	Den.	Comprimento da raíz		Comprimento da parte aérea		Massa seca folhas		Massa seca caule		Massa seca raiz		Massa seca total		Relação raiz/parte aérea (massa seca)		Relação raiz/parte aérea (comprimento)		Taxa de cresc. relativo (g/g/dia)	
			F	P	F	P	F	P	F	P	F	P	F	P	F	P	F	P	F	P
Irradiância	1	10	0,32	0,582	0,06	0,81	0,64	0,447	0,53	0,484	0,84	0,381	0,7	0,422	0,75	0,407	1,25	0,289	0,16	0,699
Tratamento	3	24	1,35	0,281	2,37	0,096	2,07	0,13	0,98	0,42	2,91	0,055	1,97	0,146	2,05	0,133	3	0,05	5,67	0,004
trat*irrad	3	24	0,43	0,736	0,23	0,874	0,34	0,797	0,11	0,953	0,28	0,837	0,15	0,931	0,83	0,493	0,63	0,602	0,7	0,559

Tabela 1: Resultado da análise de variância para os efeitos dos diferentes níveis de irradiância (sol e sombra), dos diferentes tratamentos de competição (T1- controle, T2- competição acima do solo, T3- competição abaixo do solo e T4- competição acima e abaixo do solo) e da interação entre os diferentes tratamentos de competição e a irradiância na interação entre *G. ulmifolia* e a espécie de liana *C. mucunoides*.

	GL		Atributos de *G. ulmifolia* em competição com *C. grandiflorum*																	
	Num.	Den.	Comprimento da raiz		Comprimento da parte aérea		Massa seca folhas		Massa seca caule		Massa seca raiz		Massa seca total		Relação raiz/parte aérea (massa seca)		Relação raiz/parte aérea (comprimento)		Taxa de cresc. relativo (g/g/dia)	
			F	P	F	P	F	P	F	P	F	P	F	P	F	P	F	P	F	P
Irradiância	1	10	0,1	0,753	0,11	0,75	2,05	0,183	1,74	0,216	1,3	0,282	2,09	0,179	0,39	0,546	0,25	0,626	0,78	0,397
Tratamento	2	13	0,1	0,905	0,32	0,73	0,01	0,991	0,41	0,675	0,05	0,95	0,19	0,83	0,76	0,489	1,09	0,365	0,83	0,457
trat*irrad	2	13	0	0,997	0,76	0,487	0,45	0,646	0,7	0,513	0,48	0,628	0,67	0,529	0,1	0,902	0,11	0,892	0,21	0,81

Tabela 2: Resultado da análise de variância para os efeitos dos diferentes níveis de irradiância (sol e sombra), dos diferentes tratamentos de competição (T1- controle, T2- competição acima do solo, T3- competição abaixo do solo e T4- competição acima e abaixo do solo) e da interação entre os diferentes tratamentos de competição e a irradiância na interação entre *G. ulmifolia* e a espécie de liana *C. grandiflorum.*

	GL		Atributos de *G. Ulmifolia* em competição com *H. argyrophaea*																	
	Num.	Den.	Comprimento da raiz		Comprimento da parte aérea		Massa seca folhas		Massa seca caule		Massa seca raiz		Massa seca total		Relação raiz/parte aérea (massa seca)		Relação raiz/parte aérea (comprimento)		Taxa de cresc. relativo (g/g/dia)	
			F	P	F	P	F	P	F	P	F	P	F	P	F	P	F	P	F	P
Irradiância	1	10	0,16	0,7	0,04	0,85	1,35	0,273	0,72	0,417	1,11	0,316	1,11	0,317	0,26	0,619	0,37	0,557	1,53	0,245
Tratamento	3	13	1,37	0,295	0,07	0,973	1,07	0,395	0,6	0,624	0,95	0,447	0,92	0,459	0,82	0,504	0,93	0,454	1,14	0,37
trat*irrad	3	13	0,8	0,516	1,74	0,208	1,09	0,388	1,05	0,403	0,9	0,469	0,93	0,454	1,71	0,214	2,13	0,145	1,18	0,354

Tabela 3: Resultado da análise de variância para os efeitos dos diferentes níveis de irradiância (sol e sombra), dos diferentes tratamentos de competição (T1- controle, T2- competição acima do solo, T3- competição abaixo do solo e T4- competição acima e abaixo do solo) e da interação entre os diferentes tratamentos de competição e a irradiância na interação entre *G. ulmifolia* e a espécie de liana *H. argyrophaea.*

Quanto aos efeitos da competição acima do solo, abaixo do solo, e acima e abaixo do solo para *G. ulmifolia* com as três espécies de lianas, era esperado que se a competição entre as lianas e a espécie arbórea fosse apenas por recursos acima do solo, as variáveis atingissem valores significativamente menores nos tratamentos T2 (competição acima do solo), e T4 (competição abaixo e acima do solo), que não iriam diferir de forma significativa, mas teriam valores inferiores que o controle e o tratamento T3 (competição acima do solo). Já se a competição fosse exclusivamente para recursos abaixo do solo, as variáveis teriam valores significativamente menores nos tratamentos T3 e T4. Se houvesse tanto competição acima do solo quanto abaixo do solo, as variáveis iriam diferir na seguinte ordem: T4 teria valores menores

que T2 e T3, mas esses valores não difeririam de forma significativa, mas seriam ambos significativamente menores que T4. Por fim, se não houvesse competição nem acima nem abaixo do solo, esperava-se que não houvesse diferença significativa entre os tratamentos.

Porém com as análises foram encontrados efeitos significativos apenas na relação raiz/parte aérea (comprimento) e na Taxa de crescimento relativo (g/g/dia) de *G. ulmifolia* com a espécie de liana *C. mucunoides.* Esses resultados apontam para uma relação raiz/parte aérea do comprimento inferior no tratamento de competição abaixo do solo em comparação com os outros tratamentos, o que pode indicar que houve um equilíbrio maior na alocação de recursos entre a parte aérea e a parte radicular de *G. ulmifolia*, uma vez que o valor dessa relação aumenta proporcionalmente com o aumento do comprimento da raíz em detrimento da parte aérea (figura 11).

Esse resultado não corrobora nossa hipótese inicial, pois em condições de competição radicular, com baixa quantidade de nutrientes e, ou disponibilidade hídrica, as raízes retêm maior quantidade de carbono para se desenvolverem, com o objetivo de buscar mais do recurso limitante, carreando menos fotoassimilados para o crescimento foliar. Assim o excesso de fotoassimilados é transportado para as partes da planta onde há necessidade de maior captação de um determinado recurso (BROUWER, 1962).

Como a teoria do particionamento ótimo sugere que as plantas devem ajustar sua captação de recursos de forma a ser igualmente limitada por todos os recursos (TILMAN, 1988; GLEESON & TILMAN, 1992), esperava-se que a competição abaixo do solo fosse maior nesse tratamento e que houvesse uma maior alocação para as raízes, uma vez que houve a competição direta com as raízes de *C. mucunoides, e* lianas possuem um sistema radicular bem desenvolvido que lhe permitem captar eficientemente água e nutrientes (SCHNITZER et al., 2005). Lewis & Tanner, (2000), por exemplo, encontraram que a alocação de biomassa para as folhas aumentou e a alocação para raízes diminuiu em resposta à abertura de valas ao redor de mudas de *Aspidosperma carapanauba* (tolerante a sombra) e *Dinizia excelsa* (pioneira) transplantadas no sub-bosque de uma floresta tropical, mostrando que os efeitos da

competição das raízes faziam com que houvesse uma maior alocação de biomassa para esse componente.

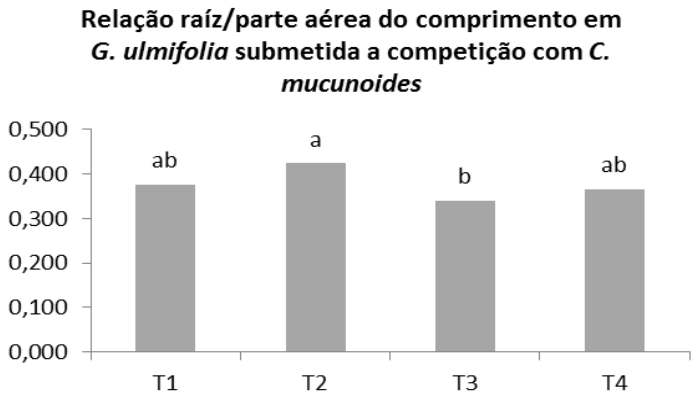

Figura 11: Comparação do valor médio obtido para a relação raíz/parte aérea do comprimento de *G. ulmifolia* em competição com *C. mucunoides* nos tratamentos T1 (controle), T2 (competição acima do solo), T3 (competição abaixo do solo) e T4 (competição acima e abaixo do solo), mostrando os valores significativos obtidos em T3.

Porém, esses resultados podem ter sido influenciados pela alta disponibilidade de água da irrigação do viveiro, que não permitiu que as plantas sentissem a competição de água de forma intensa, pois a capacidade de lianas para competir por recursos abaixo do solo pode ser mais intensa quando a água é limitada (SCHNITZER et al., 2005). Além disso, a disponibilização de nutrientes nos primeiros meses de desenvolvimento pode ter minimizado a competição entre as espécies, umas vez que água e nutrientes não eram fatores limitantes. Além disso, a destruição das raízes quando foram retiradas dos vasos para secagem e pesagem pode ter reduzido seu tamanho em comprimento (figura 12). Em clareiras e matas abertas, porém, onde a luz é mais abundante, a demanda por água e nutrientes deve ser maior, e espera-se que a competição abaixo do solo tenha efeitos mais fortes no desenvolvimento das plântulas (COOMES & GRUBB, 1998).

Figura 12: Lavagem e separação de *G. ulmifolia* cultivada com *C. mucunoides*, mostrando a dificuldade na separação das raízes nos tratamentos T3 (competição abaixo do solo), e T4 (competição acima e abaixo do solo), que pode ter causado a quebra de raízes.

Quanto ao efeito significativo encontrado para a Taxa de crescimento relativo (g/g/dia) de *G. ulmifolia* com a espécie de liana *C. mucunoides,* foi encontrada uma taxa de crescimento relativo muito menor no tratamento de competição abaixo do solo (figura 13). A taxa de crescimento relativo é um importante indicador da estratégia de crescimento da planta e sua produtividade, e está intimamente relacionada ao estresse ambiental e as perturbações sofridas pela planta ao longo de seu desenvolvimento, como competição. Essa taxa indica em que razão ocorre o aumento (exponencial) da massa da planta em relação a um intervalo de tempo determinado, e assim as taxas de crescimento relativo podem ser comparadas entre as espécies e indivíduos que diferem amplamente em idade e tamanho (POORTER, 2013). Dessa forma, a taxa de crescimento relativo é uma das medidas mais confiáveis obtidas, pois a diferença entre os dias de vida de cada planta não influencia seu resultado, e os resultados indicam que a competição abaixo do solo diminuiu a biomassa da espécie *G. ulmifolia.*

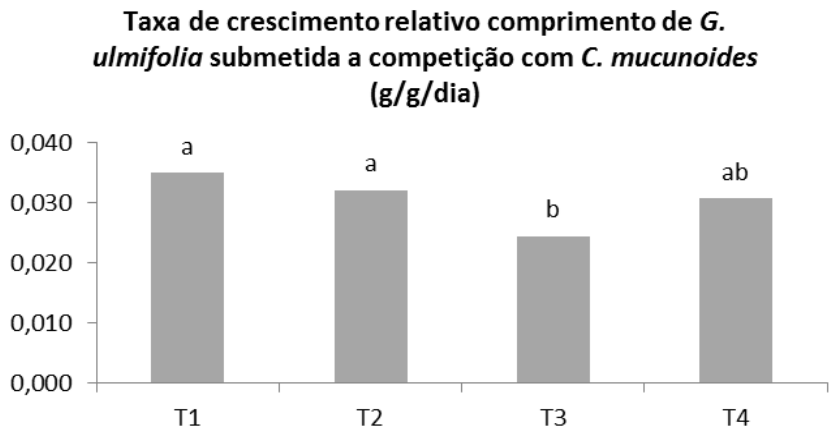

Figura 13: Comparação do valor médio obtido para a taxa de crescimento relativo de *G. ulmifolia* em competição com *C. mucunoides* em T1 (controle), T2 (competição acima do solo), T3 (competição abaixo do solo) e T4 (competição acima e abaixo do solo, mostrando os valores significativos obtidos em T3 (competição acima do solo).

Quanto aos demais atributos analisados, nenhum deles apresentou resultado significativo para a competição de *G. ulmifolia* nos diferentes tratamentos de competição, com nenhuma das três espécies de lianas. Era esperado que a competição reduzisse a biomassa total das mudas nos tratamentos com maior efeito, como é relatado por SCHNITZER, et al. (2005), que calculou os efeitos da competição *para Khaya anthotheca* (espécie tolerante a sombra), *Terminalia superba* (espécie intermediário) e *Ceiba pentandra* (espécie pioneira) em uma floresta tropical perturbada, encontrando que a competição com lianas reduziu a biomassa de mudas acima do solo em quase cinco vezes em comparação com mudas crescendo sem competição. Dillenburg et al. (1993) também encontrou em um experimento de competição entre *Liquidambar styraciflua* (pioneira) e duas espécies de lianas, *Lonicera japonica* e *Parthenocissus quinquefolia,* que a competição abaixo do solo e acima e abaixo do solo levou a uma redução de crescimento de *L. styraciflua* após dois anos de cultivo. Porém nenhum resultado significativo foi encontrado no presente trabalho que permita inferir a influência da competição nas taxas de alocação de biomassa em *G. ulmifolia*, para nenhuma das espécies.

As três espécies de liana usadas nos tratamentos apresentaram diferenças em seu desenvolvimento que podem ter influenciado os resultados observados. A espécie *C. mucunoides* foi a que melhor se desenvolveu em todos os tratamentos e

níveis de irradiância, demonstrando um nível de agressividade maior em relação às outras duas espécies. Já a espécie *C. grandiflorum* foi muito prejudicada pela adubação não diluída realizada na última semana de outubro/2013, que provocou a queima e morte de alguns indivíduos da espécie *C. grandiflorum*, o que provocou o descarte do tratamento T2 (competição acima do solo) para essa espécie, pois a maioria da lianas desse tratamento morreu. Porém, a espécie não foi descartada da coleta de dados, pois nem todas suas mudas apresentaram sinais de senescência e modificações causadas pela adubação incorreta. Quanto à espécie *H. argyrophaea*, a ausência de efeitos significativos pode ser explicada pela deficiência observada nessa espécie, em todos os tratamentos, sendo que as mudas não chegaram nem mesmo a passar do estágio de mudas, pois não apresentaram ramificações e comportamento de lianas (figura 16).

Além dos problemas relatados, a ausência de efeitos causados pela competição acima do solo das lianas com *G. ulmifolia*, até mesmo na competição com *C. mucunoides,* não pode ser relacionada com a ausência desses efeitos na natureza, pois nenhuma das espécies de liana em tratamento com contato com *G. ulmifolia* utilizou a espécie arbórea como suporte para seu crescimento (figuras 14, 15 e 16). Foi observado nas espécies *C. mucunoides e C. grandiflorum* uma ocupação da superfície antes da procura por suporte, o que pode ser justificado pela observação de que lianas formam tapetes densos e extensos no chão da floresta (DILLENBURG et al., 1993). Portanto, nenhuma das lianas usou a espécie arbórea de seu vaso como apoio para seu crescimento, e a espécie *H. argyrophaea,* não chegou a apresentar comportamento de liana.

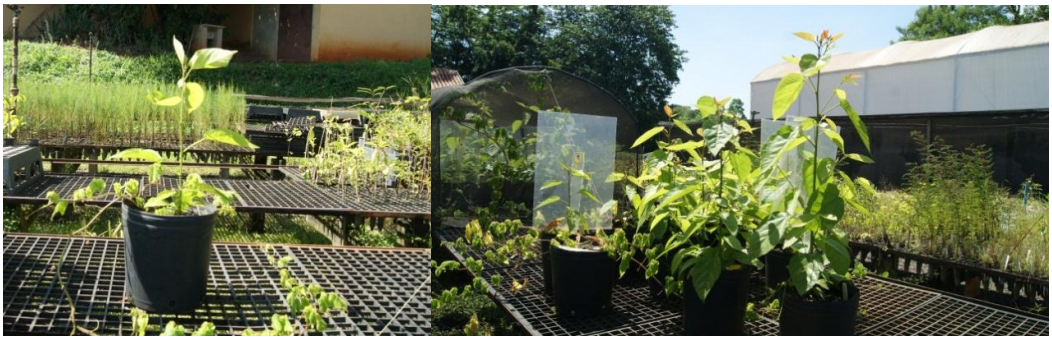

Figura 14: Desenvolvimento da espécie de liana *C. grandiflorum*, mostrando que os indivíduos dessa espécie não usaram *G. ulmifolia* como suporte.

Figura 15: Desenvolvimento da espécie de liana *C. mucunoides*, mostrando que os indivíduos dessa espécie não usaram *G. ulmifolia* como suporte.

Figura 16: Desenvolvimento da espécie de liana *H. argyrophaea* mostrando que os indivíduos dessa espécie não se desenvolveram.

Essa limitação provavelmente não exerceria um efeito limitante se as lianas fossem enroladas com auxílio mecânico para escalar as mudas de seu vaso, e nesse caso seriam esperados efeitos da competição acima do solo significativos, visto que *G. ulmifolia* e *C. mucunoides* tiveram um alto crescimento e ganho de biomassa. Além disso, na floresta as mudas de árvores frequentemente competem com mais de uma liana (PUTZ, 1984; SCHNITZER et al. 2000), o que aumentaria a intensidade competitiva dessa relação (KEDDY, 1989). Além disso, é esperado que as relações de competição entre lianas e espécies arbóreas aumentem com o tempo em áreas de floresta, como resultado da demanda por recursos (TOLEDO-ACEVES & SWAINE, 2008). A falta de efeitos significativos pode ter sido causada também pelo curto período de tempo que as mudas ficaram no viveiro, uma limitação também

relatada por DILLENBURG, et al. (1993). Assim, se o experimento fosse mais longo talvez os efeitos fossem mais significativos.

Assim como a irradiância não apresentou efeitos significativos, e os tratamentos de competição apresentaram efeitos limitados, não foi verificada nenhuma interação com significância entre os tratamentos de competição e a irradiância.

PARTE 2

Na parte 2 do experimento foram elaboradas as curvas de fotossíntese das três espécies de lianas e da espécie arbórea. Para a espécie *G. ulmifolia* foi observada uma taxa fotossintética aparentemente maior nas plantas cultivadas a pleno sol, sendo o maior valor, em torno de 6 µmol(CO2) $m^{-2}s^{-1}$ encontrado para a faixa de 500 µmol(photon) $m^{-2}s^{-1}$. Para os valores maiores de irradiância a fotossíntese mostrou-se decrescente. Já a planta cultivada na sombra apresentou valores menores de fotossíntese de uma forma geral, entre 2 e 4 µmol(CO2) $m^{-2}s^{-1}$, porém os valores mantiveram-se relativamente estáveis para toda a faixa de irradiância testada (figura 17).

A espécie *C. grandiflorum* apresentou valores maiores de fotossíntese para as plantas cultivadas em pleno sol, e valores mais baixos e praticamente estáveis para as plantas cultivadas no sombreamento. Os valores ficaram estáveis em uma média de 6 µmol(CO2) $m^{-2}s^{-1}$ para as plantas cultivadas em sol, e estáveis em uma média de 4 µmol(CO2) $m^{-2}s^{-1}$ para as plantas cultivadas em sombra (figura 17). A espécie *C. mucunoides* também apresentou os valores de fotossíntese maiores para a espécie cultivada no sol, situados entre 5 e 6 µmol(CO2) $m^{-2}s^{-1}$ para plantas cultivadas em sol, e entre 4 e 5 µmol(CO2) $m^{-2}s^{-1}$ para as plantas cultivadas em sombreamento (figura 17).

Já a espécie *H. argyrophaea* apresentou uma tendência contrária, pois seus valores de fotossíntese foram maiores para a planta cultivada na condição de sombreamento. Porém, esses valores mostraram-se estáveis, entre 3 e 4 µmol(CO2) $m^{2}s^{-1}$ para a planta cultivada em sombreamento, e entre 1 e 3 µmol(CO2) $m^{2}s^{-1}$ para plantas cultivadas na sombra (figura 17).

Dessa forma, os dados obtidos indicam uma tendência das plantas cultivadas em condição de sombreamento de possuírem valores de fotossíntese inferiores aos valores das plantas cultivadas em plena luz, com exceção de *H. argyrophaea*. Isso já era esperado, pois as folhas que se desenvolvem em ambientes de alta luminosidade possuem aumento na concentração da enzima rubisco, e uma atividade fotossintética maior (BOARDMAN, 1977), enquanto folhas de sombra têm um investimento maior na produção de pigmentos fotossintetizantes, o que otimiza sua utilização da luminosidade incidente (BJÖRKMAN et al., 1972).

Foi observado ainda que para todas as espécies, exceto *H. argyrophaea*, os valores de fotossíntese ficaram entre 3 e 5 µmol(CO2) $m^{-2}s^{-1}$ para as plantas cultivadas em sombreamento, e entre 3 e 6 µmol(CO2) $m^{-2}s^{-1}$. As curvas de fotossíntese comprovam que a espécie *H. argyrophaea* apresentou um desenvolvimento anormal, e provavelmente encontrava-se em stress fisiológico no experimento, pois seus valores possuem padrão instável e não esperado para lianas hiperabundantes em condições de alta irradiância (figura 17).

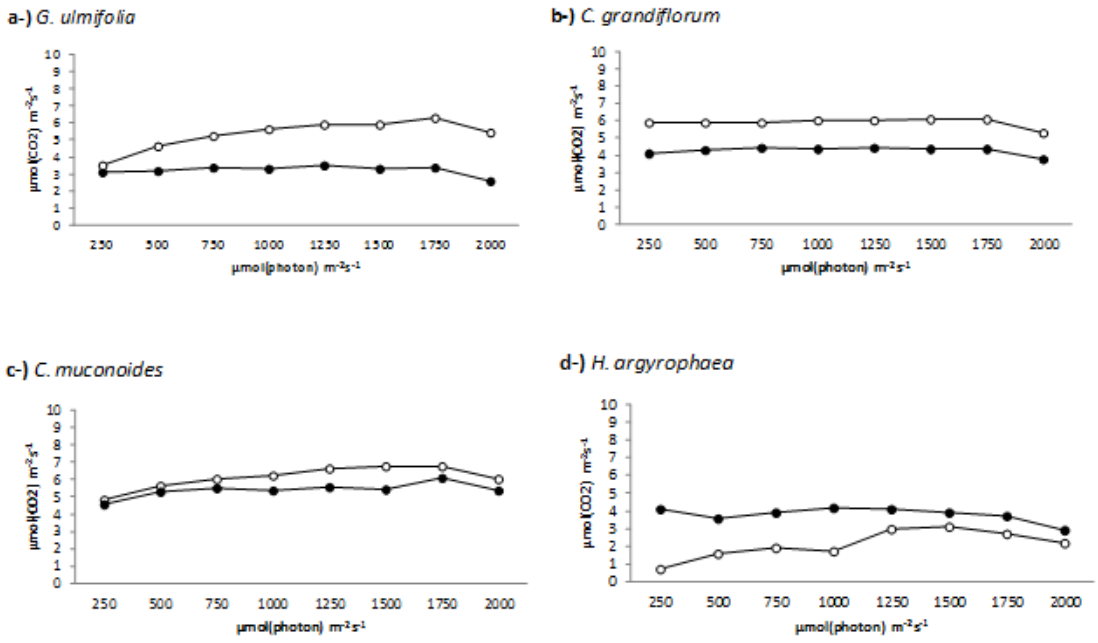

Figura 17: Curvas de fotossíntese obtidas para *G. ulmifolia* e para as três espécies de lianas (*C. grandiflorum*, *C. mucunoides* e *H. argyrophaea).* Os círculos brancos indicam valores obtidos para plantas cultivadas em pleno sol, e os círculos escuros para plantas cultivadas em sombra.

Assim, não foram observadas diferenças significativas entre os valores de fotossíntese máximos da espécie *G. ulmifolia* e das três espécies de lianas, o que indica que serão necessárias mais medições dos dados para estabelecer o comportamento fotossintético de cada espécie. É necessária a realização de estudos mais apurados, que possibilitem a elaboração do ponto de compensação e saturação fótico das espécies de lianas mais abundantes em fragmentos degradados, com o fim de esclarecer se realmente as lianas possuem um aproveitamento maior da irradiância que espécies arbóreas. Além disso, novos estudos utilizando mais repetições de medições com o IRGA podem ser úteis para a elaboração de curvas de resposta a luz mais confiáveis para lianas e espécies arbóreas, pois a limitação principal desse estudo foi a impossibilidade de realizar mais medições das plantas com o IRGA, uma vez que apenas uma medição não é um dado confiável, pelo experimento ser altamente sensível a mudanças no clima e temperatura, além da faixa de horário.

CONCLUSÕES

Compreender o papel da competição acima do solo e abaixo do solo entre lianas e espécies arbóreas é fundamental para compreender a dinâmica da sucessão em florestas tropicais e elaborar planos de manejo bem sucedido, principalmente em florestas degradadas, onde a abundância dessas lianas está aumentando (PHILLIPS et al., 2002; WRIGHT et al. 2004).

Foi encontrado que a competição abaixo do solo de *C. mucunoides* sobre *G. ulmifolia* reduziu a taxa de crescimento relativo da árvore, o que pode indicar uma intensa competição por recursos subterrâneos que limita o crescimento dessa espécie arbórea, mostrando que a competição não é apenas por luz e estresse mecânico. Os resultados obtidos apontam também para resultados não significativos quanto à competição nos diferentes níveis de irradiância, mas esse resultado deve ser visto com cautela, pois estudos relevantes apontaram resultados contrários (CHEN, et al. 2008; TOLEDO-ACEVES & SWAINE, 2007).

Apesar de indicar a existência de competição abaixo do solo entre *G. ulmifolia* e *C. mucunoides*, e de não apontar relações de competição acima do solo, os resultados obtidos nesse estudo não devem ser generalizados, pois algumas falhas metodológicas podem ter levado a resultados inconclusivos. O desenvolvimento anormal de *H. argyrophaea*, a falha no delineamento experimental, o fornecimento constante de água, a adubação não controlada e o não uso de *G. ulmifolia* como suporte pelas lianas são limitações que merecem atenção, exigindo a repetição do experimento com a finalidade de fornecer maiores evidências dos efeitos de competição de lianas e espécies arbóreas.

Porém, esses resultados apontam para uma investigação mais acurada das relações de competição abaixo do solo, ignorados durante muito tempo pelos pesquisadores (SCHNITZER, et al. 2005). Além disso, é necessário avaliar a interação entre lianas e árvores em fases posteriores do desenvolvimento, para um completo entendimento de suas relações de competição e impactos na sucessão florestal em florestas degradadas.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

AGUIAR, A.V.; TABARELLI, M. Edge effects and seedling bank depletion: the role played by the early successional palm *Attalea oleifera* (Arecaceae) in the Atlantic forest. **Biotropica**, v.42, p.158–166, 2010.

MILLENIUM ECOSYSTEM ASSESSMENT. Ecosystems and human well-being: synthesis, Island Press, Washington, 2005.

ATWELL, B.J.; KRIEDEMANN, P.E.; TURNBULL, C.G.N. Growth analysis: a quantitative approach. In: Atwell, B.J.; Kriedemann, P.E.; Turnbull, (Ed.) C.G.N. **Plants in action – adaptation in nature, performance in cultivation.** Macmillan Education Australia, Melbourne, Australia, chap. 6, 1999.

BARLOW, J.; PERES, C.A. Fire-mediated dieback and compositional cascade in an Amazonian forest. **Philos. Trans. Royal Soc. B – Biol. Sci.**, v.363, p. 1787–1794, 2008.

BEER, C.; REICHSTEIN, M.; TOMELLERI E.; CIAIS, P.; JUNG, M.; CARVALHAIS, N.; RODENBECK, C.; ARAIN, M.; BALDOCCHI, D.; BONAN, G. Terrestrial gross carbon dioxide uptake: global distribution and covariation with climate. **Science,** p. 329: 834, 2010.

BERNARD, E.; MELO, F.P.L.; PINTO, S.R.R. Challenges and opportunities for biodiversity conservation in the Atlantic Forest in face of bioethanol expansion. **Tropical Conservation Science**, v.4, p. 267–275, 2011.

BJÖRKMAN, O., BOARDMAN, N.K., ANDERSON, J.M., THORNE, S.W., GOODCHILD, D.J., PYLIOTIS, N.A. Effect of light intensity during growth of *Atriplex patula* on the capacity of photosynthetic reactions, chloroplast components and structure. **Carnegie Institute Washington Year Book**. v. 71, p. 115-135, 1972.

BLOOM, A.J.; CHAPIN III F.S.; MOONEY, H.A.. Resource limitation in plants ± an economic analogy. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v.16, p. 363-392, 1985.

BOARDMAN, N.K. Comparative photosynthesis of sun and shade plants. **Annual Review of Plant Physiology,** v. 28, p. 355-377, 1977.

BROUWER, R. Nutritive influences on the distribution f dry matter in the plant. **Netherlands Journal of Agricultural Sciences**, v.10, p. 31-39, 1962.

CAMBRA, D. V. P.; DOURADO, M. N.; PEREIRA, M. S. Luminosidade no campus da UNICAMP. **Revista Ciências do Ambiente On-Line** v. 5, 2009.

CHAPIN F.S.A.; BLOOM , A.J.; FIELD, C.B.; WARING, R.H. Plant responses to multiple environmental factors. **Bioscience,** v.37, p. 49-57, 1987.

CHAVE, J.; OLIVIER, J.; BONGERS, F.; CHATELET, P.; FORGET, P.M.; VAN DER MEER, P. Above-ground biomass and productivity in a rain forest in eastern **South America. J. Trop. Ecol**., v.24, p. 355–366, 2008.

CHEN Y.; BONGERS, F., CAO, K.; CAI, Z. Above- and below-ground competition in high and low irradiance: tree seedling responses to a competing *liana Byttneria grandifolia.* **Journal of Tropical Ecology**, v. 24, p.517–524, 2008.

CLARK, D.B.; CLARK, D.A. Distribution and effects on tree growth of lianas and woody hemiepiphytes in a Costa Rican tropical wet forest. **Journal of Tropical Ecology**, v. 6, p.321–331, 1990.

COOMES, D. A. & GRUBB, P. J. Impacts of root competition in forests and woodlands: a theoretical framework and review of experiments. **Ecological Monographs**, v.70, p.171–207, 2000.

COOMES, D.A.; GRUBB, P. J. Responses of juvenile trees to above- and belowground competition in nutrient- starved Amazonian rain forest. **Ecology,** v.79, p.768–782, 1998.

DILLENBURG, L. R.; TERAMURA, A. H.; FORSETH, I. N.; WHIGHAM, D. F. Photosynthetic and biomass allocation responses of *Liquidambar styraciflua* (Hamamelidaceae) to vine competition. **American Journal of Botany**, v.82, p.454–461, 1995.

DILLENBURG, L.R.; WHIGHAM, D.F.; TERAMURA, A.H.; FORSETH, I.N. Effects of below- and aboveground competition from vines *Lonicera japonica* and *Parthenocissus quinquefolia* on the growth of the tree host *Liquidambar styraciflua*. **Oecologia,** v.93, p.48–54, 1993.

EMMONS, L.H. Ecology of Proechimys (Rodentia, Echimyidae) in southeastern Peru. **Tropical Ecology,** v.23, p. 280–290, 1982.

ENGEL, V.L.; FONSECA, R.C.B.; OLIVEIRA, R.E. Ecologia de lianas e o manejo de fragmentos florestais. **Série Técnica IPEF**, Piracicaba, v. 12, n. 32, p. 43-64, 1998.

FAO. State of the World's Forests, Food and Agriculture Organization, 2011.

GARDNER T.; BARLOW J.; CHAZDON R.; EWERS, R., HARVEY, C., PERES, C., SODHI, N. Prospects for tropical forest biodiversity in a human-modified world. **Ecology letters,** v.12, p. 561-582, 2009.

GIBBS, H. K.; RUESCH, A. S.; ACHARD, F.; CLAYTON, M. K.; HOLMGREN, P.; RAMANKUTTY, N.; FOLEY, J. A. Tropical forests were the primary sources of new agricultural land in the 1980s and 1990s. **Proceedings of the National Academy of Sciences,** vol. 107, p. 16732-16737, 2010.

GLEESON, S. K.; D. TILMAN. Plant allocation and the multiple allocation hypothesis. **American Naturalist**, v.139, p.1322–1343, 1992.

INGWELL, L.L.; WRIGHT, S.J.; BECKLUND, K.K.; HUBBELL, S.P.; SCHNITZER, S.A. The impact of lianas on 10 years of tree growth and mortality on Barro Colorado Island. **Panama Journal of Ecology**, p. 879–887, 2010.

JONES, R.H.; MCLEOD, K.W. Growth and photosynthetic responses to a range of light environments in Chinese tallow tree and Carolina ash seedlings. **Forest science**, v. 36, p. 851-862, 1990.

JORDÃO, S.M.S. Manejo de lianas em bordas de floresta estacional semidecidual e de cerradão, Santa Rita do Passa Quatro, SP. **Tese** (Doutorado em Recursos Florestais) - Universidade de São Paulo, 248 p., 2010.

KEDDY, P.A. **Competition**. Chapman & Hall, London, 1989.

KORNER, C. Forests, biodiversity and CO_2: surprises are certain. Biologist, v. 53, p. 82–90, 2006.

KURZEL, B.P.; SCHNITZER, S.A.; CARSON, W.P. The relationship between liana diameter and location in the canopy in three Panamanian forests. **Biotropica,** v.38, p. 262–266, 2006.

LAMBERS, H.; CHAPIN, F.S.; PONS, T.L. **Plant physiological ecology.** New York: Springer Verlag, 2008.

LAMBERT, T.D.; MALCOLM, J.R.; ZIMMERMAN, B.L. Amazonian small mammal abundances in relation to habitat structure and resource abundance. **J. Mammalogy**, v.87, p. 766–776, 2006.

LAURANCE, W.F., PERES, C.A. Emerging threats to tropical forests. **University of Chicago Press,** v. 534, 2006.

LAURANCE, W.F.; DELAMONICA, P.; LAURANCE, S.G.; VASCONCELOS, H.L.; LOVEJOY, T.E. Conservation – rainforest fragmentation kills big trees. **Nature,** v. 404, p. 836–836., 2000.

LAURANCE, W.F.; NASCIMENTO, H.E.M.; LAURANCE, S.G.; ANDRADE, A.C.; FEARNSIDE, P.M.; RIBEIRO, J.E.L.; CAPRETZ, R.L. Rain forest fragmentation and the proliferation of successional trees. **Ecology,** p.87, v. 469–482, 2006.

LAW, R.D.; CRAFTS-BRANDNER, S.J.; Inhibition and acclimation of photosynthesis to heat stress is closely correlated with activation of ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase/oxygenase. **Plant Physiol.,** v.120, p.173-181, 1999.

LEWIS, S. L.; TANNER, E. V. J. Effects of above- and belowground competition on growth and survival of rain forest tree seedlings. **Ecology**, v.81, p. 2525–2538, 2000.

LÔBO, D.; LEÃO, T.; MELO, F.P.L. SANTOS, A.M.M., TABARELLI, M. Forest fragmentation drives Atlantic forest of northeastern Brazil to biotic homogenization. **Divers. Distrib.**, v.17, p.287–296, 2011.

MELO, F.P.L.; ARROYO-RODRÍGUEZ, V.; FAHRIG, L.; MARTÍNEZ-RAMOS, M. TABARELI, M. On the hope for biodiversity-friendly tropical landscapes. Trends in Ecology & Evolution, v.28, p. 462–468, 2013.

METZGER, J.P.; MARTENSEN, A.C.; DIXO, M.; BERNACCI, L.C.; RIBEIRO, W.C., TEIXEIRA, A.M.G.; PARDINI, R. Time-lag in biological responses to landscape changes in a highly dynamic Atlantic forest region. **Biol. Conserv.**, v. 142, p. 1166–1177, 2009.

MYERS N.; MITTERMEIER R.; MITTERMEIER C.; DA FONSECA G.; KENT J. Biodiversity hotspots for conservation priorities. **Nature,** v. 403, p. 853-858, 2000.

OLIVEIRA, M.A.; SANTOS, A.M.M.; TABARELLI, M. Profound impoverishment of the large-tree stand in hyper fragmented landscape of the Atlantic forest. **Forest Ecol. Manag**. v.256, p.1910–1917, 2008.

PÉREZ-HARGUINDEGUY, N. et al; New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. **Australian Journal of Botany,** v.61, 167–234, 2013.

PÉREZ-SALICRUP, D. R.; BARKER, M. G. Effect of liana cutting on water potential and growth of *Senna multijuga* (Caesalpiniodeae) trees in a Bolivian tropical forest. **Oecologia,** v.124, p.369–475, 2000.

PHILLIPS, O.L.; MARTINEZ, R.V.; ARROYO, L.; BAKER, T.R.; KILLEEN, T.; LEWIS, S.L. Increasing dominance of large lianas in Amazonian forests. **Nature**, v.418, p. 770–774, 2002.

POORTER, H. **Relative growth rate and its components.** Protocols in ecological & environmental plant physiology, 2013

PUTZ, F.E. How trees avoid and shed lianas. **Biotropica,** v. 16, p.19–23, 1984.

PUTZ, F.E.; REDFORD, K.H. The importance of defining 'forest': tropical forest degradation, deforestation, long-term phase shifts, and further transitions. **Biotropica**, v.42, p. 10–20, 2010.

RODRIGUES R.R.; GANDOLFI S.; NAVE A.G.; ARONSON J.; BARRETO T.; VIDAL C.; BRANCALION P.H.S. Large-scale ecological restoration of high-diversity tropical forests in SE Brazil. **Forest Ecology and Management,** v.261, p.1605-1613, 2011.

RODRIGUES R.R.; GANDOLFI S.; NAVE A.G.; ARONSON J.; BARRETO T.; VIDAL C.; BRANCALION P.H.S**.** Large-scale ecological restoration of high-diversity tropical forests in SE Brazil. Forest Ecology and Management, v.261, p.1605-1613, 2011.

RODRIGUES, R.R.; MARTINS, S.V; GANDOLFI, S. High diversity Forest Restauration in Degraded Areas, **Biological Conservation,** v.142, p. 1242–1251, 2008.

RODRIGUES, R.R; BRANCALION, P.H.S.; ISERNHAGEN I. **Pacto pela restauração da mata atlântica: referencial dos conceitos e ações de restauração florestal** - São Paulo: LERF/ESALQ : Instituto BioAtlântica, 2009

ROZZA, A.F.; FARAH, F.T.; RODRIGUES, R.R. Ecological Management of degraded forest fragments. In: Rodrigues RR, Martins SV, Gandolfi S.. (Org.). High diversity forest restoration in degraded areas: methods and projects in Brazil. **Nova Science Publishers,** v. 1, pp. 171-196, 2007.

SAS Institute Inc. The SAS System, release 9.3. SAS Institute Inc., Cary: NC, 2010.

SAUNDERS, D.A.; HOBBS, R.J.,; MARGULES, C.R. Biological consequences of ecosystem fragmentation: a review. **Conserv. Biol.,** v. 5, p. 18–32, 1991.

SCHEFFERS, B.R.; YONG, D.L.; HARRIS, J.B.C.; GIAM, X.; AND SODHI, N.S. The world's rediscovered species: back from the brink? **PLoS ONE**, v.6, 2000.

SCHNITZER S.; DALLING, J.; CARSON, W. The impact of lianas on tree regeneration in tropical forest canopy gaps: evidence for an alternative pathway of gap-phase regeneration. **Journal of Ecology,** v.88; p. 655-666, 2000.

SCHNITZER, S. A.; BONGERS, F. The ecology of lianas and their role in forests. **Trends in Ecology and Evolution,** v.17, p.223–230, 2002.

SCHNITZER, S. A.; KUZEE, M. E.; BONGERS, F. Disentangling above- and below-ground competition between lianas and trees in a tropical forest. **Journal of Ecology,** v.93, p.1115–1125, 2005.

SCHNITZER, S.A.; CARSON, W.P. Lianas suppress tree regeneration and diversity in treefall gaps. **Ecology Letters,** v.13, p. 849–857, 2010.

TABARELLI, M.; LOPES, A.V.; PERES, C.A. Edge-effects drive forest fragments towards an early-successional system. **Biotropica,** v.40, p.657–661, 2008.

TILMAN, D. Global food demand and the sustainable intensification of agriculture. **Proceedings of the National Academy of Sciences,** v.108, p. 20260–20264, 2011.

TILMAN, D. **Plant strategies and the dynamics and structure of plant communities**. Princeton University Press, Princeton, 360 p., 1988.

TOLEDO-ACEVES T.; SWAINE M. D. Effect of three species of climber on the performance of *Ceiba pentandra* seedlings in gaps in a tropical forest in Ghana. **J. Trop. Ecol.** 23:45–52, 2007.

TOLEDO-ACEVES, T.; SWAINE, M.D. Above- and below-ground competition between the liana *Acacia kamerunensis* and tree seedlings in contrasting light environments. **Plant. Ecol.,** v.196, p.233–244, 2008.

VERÍSSIMO, A.; NUSSBAUM, R. Um resumo do Status da Florestas em Países Selecionados**. Nota Técnica Imazon e ProForest,** 34p, 2011.

WRIGHT, S.J.; CALDERON, O.; HERNANDEZ, A.; PATON, S. Are lianas increasing in importance in tropical forests? A 17-year record from Barro Colorado Island, Panama. **Ecology**, v.85, p.484–489, 2004.

WRIGHT, S.J.; JARAMILLO, A.M.; PAVON, J.; CONDIT, R.; HUBBELL, S.P.; FOSTER, R.B. Reproductive size thresholds in tropical trees: variation among individuals, species and forests. **J. Trop. Ecol.**, v.21, p. 307–3115, 2005.

ZANELATO, D. **A alocação de biomassa entre parte aérea e raízes de euterpe edulis (arecaceae) depende da disponibilidade de nutrientes?** Prática da pesquisa em Ecologia da Mata Atlântica, 2010. Curso de Pós-Graduação em Ecologia - Universidade de São Paulo

ZECCHIN A.L.S., SZILAGYI V.J., VIOLTOLINI, J.C. Comparação de estruturas vegetais entre bordas e interior, de um fragmento florestal de Mata Estacional Semidecidual na área urbana do município de Campinas-SP. **VIII Congresso de Ecologia do Brasil**, Caxambu – MG, 2007.