

## **Competição por recursos entre uma trepadeira (*Calopogonium mucunoides* Desv.) e uma árvore (*Guazuma ulmifolia* Lam.): implicações para o manejo de fragmentos de Floresta Estacional Semidecidual degradados**

Resource competition between a climber (*Calopogonium mucunoides* Desv.) and  
a tree (*Guazuma ulmifolia* Lam.): implications for the management of degraded  
Semideciduous Seasonal Forest fragments

Crislaine de Almeida<sup>1\*</sup>, Ricardo Augusto Gorne Viani<sup>1</sup>, Pedro Henrique Santin Brancalion<sup>2</sup>

<sup>1</sup> Centro de Ciências Agrárias, Universidade Federal de São Carlos – UFSCar, Araras, SP, Brasil. Autor para correspondência: crislainealmeid@gmail.com

<sup>2</sup> Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz” – ESALQ, Universidade de São Paulo – USP, Piracicaba, SP, Brasil.

---

### **RESUMO**

Muitos remanescentes de Floresta Estacional Semidecidual encontram-se degradados. Nestas condições, trepadeiras são abundantes, recobrando a copa e dificultando o desenvolvimento e a sobrevivência das árvores. Nesse contexto, este estudo teve como objetivo avaliar os efeitos da competição por luz e nutrientes de uma trepadeira nativa hiperabundante em condições de degradação, *Calopogonium mucunoides* (Fabaceae), sobre o desenvolvimento da árvore pioneira *Guazuma ulmifolia* (Malvaceae). As hipóteses eram que a trepadeira reduz o desenvolvimento da árvore e que isso varia conforme o nível de irradiância. O experimento foi realizado em viveiro de mudas, em Piracicaba-SP, Brasil, plantando-se uma muda da trepadeira e uma da árvore no mesmo vaso, simulando competição apenas acima do solo (anteparo separando as raízes no vaso), apenas abaixo do solo (anteparo separando parte aérea), acima e abaixo do solo (sem anteparo), e sem competição (duas mudas de árvore por vaso, sem trepadeira). Todos tratamentos foram implantados a pleno sol e na sombra, com seis repetições cada. Cinco meses após implantação do experimento, as mudas da árvore foram retiradas e comparadas entre tratamentos para crescimento, partição da biomassa e taxa de crescimento relativo. O crescimento da árvore foi negativamente afetado pela trepadeira, corroborando a primeira hipótese. A competição abaixo do solo com a trepadeira reduziu a taxa de crescimento relativo da árvore, indicando que a competição é maior abaixo do solo. Porém, os efeitos não variam com níveis de irradiância, rejeitando a segunda hipótese. Há necessidade de maior atenção à competição abaixo do solo na interação entre árvores e trepadeiras.

**Palavras-chave:** degradação florestal, fragmentação, lianas, sucessão florestal.

---

### **ABSTRACT**

Many remaining Seasonal Semideciduous Forest fragments are degraded. In these fragments, climbers are abundant, cover the canopy of trees, and hamper their development and survival. We aimed to evaluate the effects of light and nutrients competition of the native hiperabundant *Calopogonium mucunoides* (Fabaceae) climber on the development of the pioneer tree *Guazuma ulmifolia* (Malvaceae). Our hypotheses were that the climber reduce tree development and this relation changes according to irradiance level. The experiment was performed in a seedling nursery in Piracicaba-SP, Brazil. We planted a climber seedling and a tree seedling in the same pot, simulating the competition only above the soil (roots growing separately), only below the soil (shooting growing separately), above and below (no separation between tree and



climber) and without competition (two trees in the pot, with no climber). All treatments were implanted in two levels of irradiance, full sun and shade, each one with six replicates. Five months after implementation, we removed *G. ulmifolia* seedlings and compared them among treatments for growth, biomass partition, and relative growth rate. Tree growth was negatively affected by the climber, corroborating our first hypothesis. The competition belowground reduced the relative growth rate of *G. ulmifolia*, indicating that the belowground competition is greater. However, we found no variation in the results according to irradiance levels, refusing the second hypothesis. Our results indicate that more attention is needed to the effects of belowground competition between trees and climbers.

**Keywords:** forest degradation, fragmentation, lianas, forest succession.

## INTRODUÇÃO

Todos os anos extensas áreas de florestas tropicais são perdidas (Veríssimo e Nussbaum, 2011), principalmente devido à expansão agrícola (Gibbs et al., 2010). Na Floresta Estacional Semidecidual do sudeste do Brasil, a formação da Mata Atlântica dominante no interior do país, os fragmentos remanescentes estão inseridos em paisagens agrícolas e se encontram em estágio crítico de degradação (Rodrigues et al., 2011), pois a fragmentação agrava efeitos de borda que causam mudanças nas paisagens fragmentadas (Laurance e Peres, 2006). Nas bordas dos fragmentos florestais remanescentes aumenta-se a intensidade do vento e o estresse fisiológico (Laurance 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 e Tabarelli, 2010), como algumas espécies de trepadeiras que se tornam hiperabundantes (Tabarelli et al., 2008; Lôbo et al., 2011).

Trepadeiras são plantas que usam 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 (Morellato e Leitão Filho, 1996). Em florestas degradadas, trepadeiras hiperabundantes colonizam rapidamente o ambiente por 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 (Kurz et al., 2006; Schnitzer e Bongers, 2002).

O dano provocado pelas trepadeiras às espécies arbóreas é causado por uma combinação entre a competição por recursos acima e abaixo do solo (Schnitzer e Carson,

2010). Assim, além de serem favorecidas pela maior incidência de luz e disponibilidade de árvores hospedeiras que podem servir como suporte para seu crescimento, as trepadeiras geralmente possuem sistemas radiculares e vasculares bem desenvolvidos e podem competir com árvores por água e nutrientes, recursos abaixo do solo (Dillenburg et al., 1993; Pérez-Salicrup e Barker, 2000; Schnitzer et al., 2005). A competição por nutrientes pode limitar o crescimento dos hospedeiros ainda quando juvenis e aumentar sua mortalidade (Lewis e Tanner, 2000), além de limitar seu recrutamento, especialmente em florestas tropicais que são pobres em nutrientes ou experimentam secas sazonais (Coomes e Grubb, 2000; Lewis e Tanner, 2000). Dessa forma, florestas que passaram por manejo das trepadeiras hiperabundantes tiveram aumento no crescimento e sobrevivência de árvores e regenerantes (Venturoli et al., 2015; César et al., 2016; Marshall et al., 2016).

É provável também que a resposta para a competição acima e abaixo do solo apresente variação de acordo com o nível de irradiância (Toledo-Aceves e Swaine, 2008). Em áreas de alta irradiância, como clareiras e florestas secundárias jovens, as trepadeiras são geralmente mais abundantes (Putz, 1984; Schnitzer et al., 2000), o que sugere que elas usam melhor o alto nível de irradiância e que a competição é provavelmente mais intensa sob tais condições (Toledo-Aceves e Swaine, 2008). Seguindo a teoria do particionamento ótimo, que prediz que a alocação de matéria orgânica é maior nos órgãos responsáveis por captar o recurso limitante (Lambers et al., 2008), em alta intensidade luminosa a competição abaixo do solo com as trepadeiras deve provocar menor crescimento das raízes das árvores (Chen et al., 2008), pois trepadeiras têm sistemas radiculares e vasculares bem desenvolvidos (Schnitzer et al., 2005).

Dissociar a competição abaixo e acima do solo entre trepadeiras e árvores e suas alterações com o nível de intensidade luminosa 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, uma vez que em muitos casos, o simples isolamento dos fatores de degradação e posterior abandono do fragmento não possibilitam o retorno do remanescente florestal à condição de não degradado (Viani et al., 2015; César et al., 2016).

Dessa forma, o presente estudo teve como objetivo avaliar os efeitos causados sobre o desenvolvimento de uma espécie arbórea pioneira (*Guazuma ulmifolia* Lam.), da competição por luz e nutrientes com uma trepadeira hiperabundante em condições de degradação (*Calopogonium mucunoides* Desv.). As hipóteses são que: 1-) A trepadeira afeta negativamente o desenvolvimento da espécie arbórea, diminuindo o valor de atributos relacionados ao seu crescimento; 2-) A trepadeira tem efeitos diferentes no desenvolvimento da espécie arbórea em diferentes níveis de irradiância.

## MATERIAL E MÉTODOS

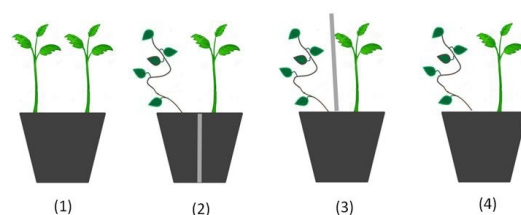
O projeto foi conduzido em um viveiro de mudas localizado na Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz” em Piracicaba, São Paulo, Brasil. Foram selecionadas para o experimento a trepadeira não lenhosa *C. mucunoides* Desv. (Fabaceae), nativa da Floresta Estacional Semidecidual do sul e sudeste do Brasil e hiperabundante em condições de degradação (César, 2014) e a espécie arbórea pioneira *G. ulmifolia* Lam. (Malvaceae), também nativa dessa formação (Ivanauskas et al., 1999). O experimento, completamente casualizado, foi instalado em parcelas, com as mudas de *G. ulmifolia* como unidades experimentais. As parcelas foram subdivididas em um esquema fatorial  $2 \times 4$ , com os fatores de variação irradiância (dois níveis: pleno sol e sombreamento) e tratamentos de competição (três níveis e um controle: T1, T2, T3 e T4), que visavam avaliar os efeitos da competição de *C. mucunoides* sobre o crescimento de *G. ulmifolia*. Cada tratamento, em cada condição de irradiância, teve seis repetições.

Os tratamentos foram conduzidos utilizando vasos plásticos de 6 L cada e mudas de *G. ulmifolia* e

*C. mucunoides* com 90 dias. Os tratamentos realizados foram: T1 – controle: dois indivíduos de *G. ulmifolia* em vaso sem trepadeira; T2 – competição acima do solo: *G. ulmifolia* e *C. mucunoides* cultivadas no mesmo vaso, mas em sacos plásticos para mudas distintos (cada um com 3 L), ou seja, separadas abaixo do solo; T3 – competição abaixo do solo: *G. ulmifolia* e *C. mucunoides* cultivadas em um mesmo vaso, mas com um anteparo de acrílico impedindo o contato acima do solo; T4 – competição acima e abaixo do solo: *G. ulmifolia* e *C. mucunoides* cultivadas em um mesmo, sem anteparo impedindo que a trepadeira pudesse se apoiar sobre a árvore (Figura 1).

Para avaliar a alteração da competição em função dos níveis de irradiância, os vasos foram instalados a pleno sol e na sombra em julho de 2013. A sombra foi obtida com uso de sombrite com intensidade luminosa 52% menor que a pleno sol, disposto sobre uma estrutura de ferro construída sobre a bancada do viveiro de forma a interceptar a radiação incidente acima e lateralmente aos vasos. Foi utilizado nos vasos substrato florestal, composto por casca de pinus, fibra de coco, turfa fibrosa, e vermiculita, sem fertilizantes em sua formulação. A adubação foi feita após três meses do transplante para os vasos, utilizando fosfato monoamônico (MAP), contendo 11% de nitrogênio e 60% de fósforo, diluído para a concentração de  $2,5 \mu\text{S}/\text{cm}$  de condutividade elétrica.

No momento do transplante das plântulas de *G. ulmifolia* e *C. mucunoides* para os vasos, foram



**Figura 1.** Tratamentos de competição do experimento. (1): T1 – controle: dois indivíduos de *G. ulmifolia* em vaso sem trepadeira; (2): T2 - competição acima do solo: *G. ulmifolia* e *C. mucunoides* cultivadas no mesmo vaso, mas em sacos plásticos para mudas distintos; (3): T3 - competição abaixo do solo *G. ulmifolia* e *C. mucunoides* cultivadas em um mesmo vaso, mas com um anteparo de acrílico impedindo o contato acima do solo e (4): T4 - competição acima e abaixo do solo: *G. ulmifolia* e *C. mucunoides* cultivadas em um mesmo, sem anteparo impedindo que a trepadeira pudesse se apoiar sobre a árvore. Adaptado de Chen et al. (2008).

medidos o comprimento da parte aérea e da raiz de dez mudas de *G. ulmifolia* não transplantadas, que foram colocadas para secar em uma estufa de circulação de ar a 60 °C por 48 h para determinação da massa seca da parte aérea e da raiz, realizada por meio de pesagem em balança analítica. Estas medidas foram utilizadas posteriormente no cálculo da taxa de crescimento relativo (TCR). Ao final de cinco meses, as plantas de *G. ulmifolia* de todos os tratamentos de cada parcela foram removidas dos vasos e cada planta teve o comprimento de sua raiz e da parte aérea medidos. As plantas foram separadas em raiz, folhas e caule, e colocadas para secar em uma estufa de circulação de ar a 60 °C por 48 h. As plantas secas foram pesadas na balança analítica.

Para cada indivíduo de *G. ulmifolia* foram obtidos os dados de comprimento da raiz e da parte aérea, e massa seca das folhas, caule, raiz e massa seca total. Assim, foram então calculados a relação raiz:parte aérea (comprimento); a relação raiz:parte aérea (massa seca); e TCR, calculada por meio da fórmula:  $TCR = (\ln M2 - \ln M1) / (t2 - t1)$ , sendo M1 e M2, as massas secas da primeira e da segunda avaliação, respectivamente, e t2 - t1, o intervalo de 152 dias entre as avaliações.

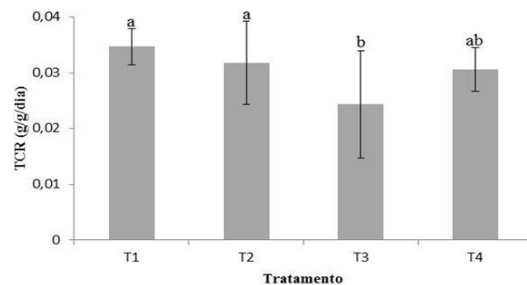
Os efeitos dos diferentes níveis de luz; da competição sobre as variáveis comprimento da raiz, comprimento da parte aérea, massa seca das folhas, massa seca do caule, massa seca total, relação raiz:parte aérea da massa seca, relação raiz:parte aérea do comprimento e taxa de crescimento relativo para *G. ulmifolia*; e da interação entre os diferentes níveis de luz e os tratamentos de competição foram verificados por meio de análise de variância fatorial (ANOVA), utilizando o aplicativo SAS (SAS Institute, 2010). Em casos de ANOVA com efeito significativo ( $p < 0,05$ ), foram realizados testes de Tukey para comparação de médias.

## RESULTADOS

A competição com *C. mucunoides* teve efeito sobre a alocação de biomassa em *G. ulmifolia*, conforme previsto pela primeira hipótese. A TCR foi menor quando houve competição abaixo do solo com a espécie trepadeira (Tabela 1; Figura 2). Os diferentes níveis de irradiância não causaram, porém, diferenças na alocação de biomassa de *G. ulmifolia* nos atributos investigados, rejeitando a segunda hipótese. Não foi verificada qualquer interação dos tratamentos de competição e irradiância, ou seja, os tratamentos não variam de forma diferente conforme o nível de irradiância (Tabela 1; Figura 2).

## DISCUSSÃO

A ausência de efeitos nos diferentes níveis de irradiância contrariou nossas hipóteses, apesar de outros estudos mostrarem o efeito dessa diferença na competição. Chen et al. (2008), por exemplo, encontraram que as taxas de crescimento relativo de duas espécies de árvores tolerantes à sombra (*Litsea dilleniifolia* e *Pometia tomentosa*) e uma espécie pioneira, (*Bauhinia variegata*)



**Figura 2.** Valor médio para Taxa de Crescimento Relativo (TCR), nos tratamentos T1 (controle), T2 (competição acima do solo), T3 (competição abaixo do solo) e T4 (competição acima e abaixo do solo). Letras diferentes representam diferenças significativas entre os tratamentos (ANOVA seguida de teste de Tukey,  $p < 0,05$ ).

**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 dos diferentes tratamentos de competição e irradiância na interação de *Guazuma ulmifolia* e *Calopogonium mucunoides*.

	Comprimento da raiz		Comprimento da parte aérea		Massa seca folha		Massa seca caule		Massa seca raiz		Massa seca total		Relação raiz:parte aérea (g)		Relação raiz:parte aérea (m)		TCR (g/g/dia)	
	F	p	F	p	F	p	F	p	F	p	F	p	F	p	F	p	F	p
Irradiância	0,3	0,6	0,06	0,81	0,6	0,4	0,5	0,5	0,8	0,4	0,7	0,4	0,7	0,4	1,2	0,3	0,2	0,7
Tratamento	1,3	0,3	2,4	0,09	2,1	0,1	1	0,4	2,9	0,06	2	0,1	3	0,05	5,7	<b>0,004*</b>		
Trat*irrad	0,4	0,7	0,2	0,9	0,3	0,8	0,1	0,9	0,3	0,8	0,1	0,9	0,8	0,5	0,6	0,6	0,7	0,5

Valores com asteriscos (\*) e em negrito representam efeito significativo ( $p < 0,05$ ).

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 para as três espécies arbóreas do que pela competição das raízes. Toledo-Aceves e Swaine (2008), também encontraram efeito para a luz em experimentos de competição da trepadeira *Acacia kamerunensis* e as espécies arbóreas *Nauclea diderrichii* (pioneira), *Khaya anthotheca* (não pioneira que demanda luz) e *Afzelii garcinia* (tolerante à sombra), com maior alocação de raízes em todas as árvores sob alta irradiância. Entretanto, os resultados do presente experimento poderiam ser explicados pela diminuição da irradiância nos tratamentos ter ocorrido igualmente para *C. mucunoides* e *G. ulmifolia*, diminuindo o crescimento e o potencial de competição da trepadeira sob baixa irradiância, como relatado anteriormente (Cai et al., 2008; Yuan et al., 2016).

Quanto aos efeitos dos diferentes tratamentos de competição, era esperado que se a competição entre a trepadeira e a espécie arbórea fosse apenas por recursos acima do solo, as variáveis atingissem valores menores nos tratamentos T2 (competição acima do solo) e T4 (competição abaixo e acima do solo); já se a competição fosse exclusivamente por recursos abaixo do solo, as variáveis teriam valores menores nos tratamentos T3 (competição abaixo do solo) e T4. Finalmente, se houvesse tanto competição acima do solo quanto abaixo do solo, todos os tratamentos teriam valores menores que o controle. Mas foi encontrado efeito apenas na TCR, que aponta para valores inferiores nos tratamentos de competição abaixo do solo e competição acima e abaixo do solo.

A TCR é um importante indicador da estratégia de crescimento e produtividade da planta, indicando em qual razão ocorre o aumento (exponencial) da massa da planta em relação a um intervalo determinado (Poorter, 2013), e a sua diminuição está intimamente relacionada ao estresse ambiental e às perturbações sofridas pela planta ao longo de seu desenvolvimento, como quando ocorre competição (Tilman, 1990). Foi encontrada uma TCR 30% menor no tratamento de competição abaixo do solo (T3) em relação ao controle, e uma TCR 11,7% menor no tratamento de competição acima e abaixo do

solo (T4), indicando que a competição abaixo do solo diminuiu a biomassa de *G. ulmifolia* (Figura 1). Da mesma forma, Toledo-Aceves e Swaine (2008), encontraram que a competição abaixo do solo e acima e abaixo do solo reduziram a TCR nas espécies *Nauclea diderrichii*, *Khaya anthotheca* e *Afzelii garcinia* em competição com a trepadeira *Acacia kamerunensis*. Nesse caso, a diminuição da TCR também ocorreu igualmente em maior ou menor irradiância, com TCR até 23,7% menor para a competição abaixo do solo e 42,2% menor para a competição acima e abaixo do solo.

Quanto aos demais atributos analisados, nenhum mostrou diferenças significativas que comprovassem a competição de *G. ulmifolia* com *C. mucunoides* nos diferentes tratamentos. Era esperado que a competição reduzisse a biomassa total das mudas de *G. ulmifolia* nos tratamentos em que houvesse efeito, como foi relatado por Schnitzer et al. (2005), que calcularam os efeitos da competição com lianas para *Khaya anthotheca* (espécie tolerante à sombra), *Terminalia superba* (espécie intermediária) e *Ceiba pentandra* (espécie pioneira) em uma floresta tropical perturbada. Os autores plantaram as espécies arbóreas selecionadas em parcelas dentro da floresta, onde havia sido feito o controle de trepadeiras, e instaram dois tratamentos de competição e um controle: no tratamento de competição acima e abaixo do solo foi permitido que trepadeiras regenerassem nas parcelas e se enrolassem nas árvores; no tratamento de competição abaixo do solo foi permitido que as trepadeiras regenerassem, mas não que enrolassem nas árvores, e no controle não foi permitido que as trepadeiras regenerassem. Como resultado, a competição com trepadeiras reduziu a biomassa de mudas das espécies arbóreas nos dois tratamentos em quase cinco vezes em comparação a mudas crescendo no controle.

A ausência de efeitos causados pela competição acima do solo de *C. mucunoides* com *G. ulmifolia* não pode ser relacionada com a ausência destes efeitos em comunidades florestais, pois nestes locais os juvenis de espécies arbóreas frequentemente competem com mais de uma trepadeira (Putz, 1984; Schnitzer et al., 2000), o que aumentaria a intensidade da competição (Keddy, 1989). É possível também que espécies não-pioneiras, que sobrevivem e se desenvolvem em condições de luz

limitada, sejam mais afetadas pela competição acima do solo, uma vez que são menos eficientes na competição por luz (Valladares e Niinemets, 2008).

Nossos resultados indicam que as trepadeiras podem afetar a TCR de espécies arbóreas ainda na fase juvenil, corroborando com trabalhos que indicam que ações de manejo com corte das trepadeiras em áreas de floresta degradada podem aumentar o crescimento de espécies arbóreas e mudas de árvores plantadas nesses locais (César et al., 2016), e oferecendo suporte para a tomada de decisões que envolvam o manejo de fragmentos em estado de degradação.

## CONCLUSÕES

Foi comprovada a hipótese de que a trepadeira *C. mucunoides* têm efeitos negativos ao desenvolvimento de *G. ulmifolia*, como previsto pela primeira hipótese. A competição abaixo do solo com a trepadeira diminui a TCR de *G. ulmifolia*, o que aponta para a necessidade de maior atenção e novas investigações sobre as relações de competição abaixo do solo entre árvores e trepadeiras, pouco consideradas até o momento. Porém, os efeitos da trepadeira não foram influenciados pela diferença nos níveis de irradiância, rejeitando a segunda hipótese. A avaliação da interação de trepadeiras e árvores em fases posteriores de seu desenvolvimento é importante para aumentar o entendimento de suas relações de competição e seus impactos na sucessão florestal em florestas degradadas.

## AGRADECIMENTOS

Esta pesquisa foi parcialmente financiada com recursos do processo nº 2012/02676-9, Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo (FAPESP). PHSB agradece ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq – Processo 304817/2015-5).

## REFERÊNCIAS

AGUIAR, A.V. & TABARELLI, M., 2010. Edge effects and seedling bank depletion: the role played by the early successional palm *Attalea oleifera* (Arecaceae) in the Atlantic forest. *Biotropica*, vol. 42, no. 2, pp. 158-166. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1744-7429.2009.00555.x>.

CAI, Z.Q., POORTER, L., HAN, Q. & BONGERS, F., 2008. Effects of light and nutrients on seedlings of tropical *Bauhinia* lianas and trees. *Tree Physiology*, vol. 28, no. 8, pp. 1277-1285. PMID:18519259. <http://dx.doi.org/10.1093/treephys/28.8.1277>.

CÉSAR, R.G. 2014. *Lianas hiperabundantes como filtros ecológicos para a sucessão secundária em fragmentos florestais degradados*. 103 p. Dissertação de Mestrado em Recursos Florestais.

CÉSAR, R.G., HOLL, K.D., GIRÃO, V.J., MELLO, F.N.A., VIDAL, E., ALVES, M.C. & BRANCALION, P.H.S., 2016. Evaluating climber cutting as a strategy to restore degraded tropical forests. *Biological Conservation*, vol. 201, pp. 309-313. <http://dx.doi.org/10.1016/j.biocon.2016.07.031>.

CHEN, Y., BONGERS, F., CAO, K. & CAI, Z., 2008. Above- and below-ground competition in high and low irradiance: tree seedling responses to a competing liana *Byttneria grandifolia*. *Journal of Tropical Ecology*, vol. 24, no. 5, pp. 517-524. <http://dx.doi.org/10.1017/S0266467408005233>.

COOMES, D.A. & GRUBB, P.J., 2000. Impacts of root competition in forests and woodlands: a theoretical framework and review of experiments. *Ecological Monographs*, vol. 70, no. 2, pp. 171-207. [http://dx.doi.org/10.1890/0012-9615\(2000\)070\[0171:IORCIF\]2.0.CO;2](http://dx.doi.org/10.1890/0012-9615(2000)070[0171:IORCIF]2.0.CO;2).

DILLENBURG, L.R., WHIGHAM, D.F., TERAMURA, A.H. & FORSETH, I.N., 1993. Effects of below- and aboveground competition from vines *Lonicera japonica* and *Parthenocissus quinquefolia* on the growth of the tree host *Liquidambar styraciflua*. *Oecologia*, vol. 93, no. 1, pp. 48-54. PMID:28313773. <http://dx.doi.org/10.1007/BF00321190>.

GIBBS, H.K., RUESCH, A.S., ACHARD, F., CLAYTON, M.K., HOLMGREN, P., RAMANKUTTY, N. & FOLEY, J.A., 2010. Tropical forests were the primary sources of new agricultural land in the 1980s and 1990s. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, vol. 107, no. 38, pp. 16732-16737. PMID:20807750. <http://dx.doi.org/10.1073/pnas.0910275107>.

IVANAUSKAS, N.M., RODRIGUES, R.R. & NAVE, A.G., 1999. Fitossociologia de um trecho de floresta

estacional semidecidual em Itatinga, São Paulo, Brasil. *Scientia Forestalis*, vol. 56, pp. 83-99.

KEDDY, P.A., 1989. *Competition*. London: Chapman and Hall. 552 p.

KURZEL, B.P., SCHNITZER, S.A. & CARSON, W.P., 2006. The relationship between liana diameter and location in the canopy in three Panamanian forests. *Biotropica*, vol. 38, no. 2, pp. 262-266. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1744-7429.2006.00135.x>.

LAMBERS, H., CHAPIN, F.S. & PONS, T.L., 2008. *Plant physiological ecology*. New York: Springer Verlag. 605 p.

LAURANCE, W.F. & PERES, C.A., 2006. *Emerging threats to tropical forests*. London: University of Chicago Press. 520 p.

LAURANCE, W.F., DELAMONICA, P., LAURANCE, S.G., VASCONCELOS, H.L. & LOVEJOY, T.E., 2000. Conservation: rainforest fragmentation kills big trees. *Nature*, vol. 404, no. 6780, pp. 836. PMID:10786782. <http://dx.doi.org/10.1038/35009032>.

LAURANCE, W.F., NASCIMENTO, H.E.M., LAURANCE, S.G., ANDRADE, A.C., FEARNESIDE, P.M., RIBEIRO, J.E.L. & CAPRETZ, R.L., 2006. Rain forest fragmentation and the proliferation of successional trees. *Ecology*, vol. 87, no. 2, pp. 469-482. PMID:16637371. <http://dx.doi.org/10.1890/05-0064>.

LEWIS, S.L. & TANNER, E.V.J., 2000. Effects of above- and belowground competition on growth and survival of rain forest tree seedlings. *Ecology*, vol. 81, no. 9, pp. 2525-2538. [http://dx.doi.org/10.1890/0012-9658\(2000\)081\[2525:EOAABC\]2.0.CO;2](http://dx.doi.org/10.1890/0012-9658(2000)081[2525:EOAABC]2.0.CO;2).

LÔBO, D., LEÃO, T., MELO, F.P.L., SANTOS, A.M.M. & TABARELLI, M., 2011. Forest fragmentation drives Atlantic forest of northeastern Brazil to biotic homogenization. *Diversity and Distributions*, vol. 17, no. 2, pp. 287-296. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1472-4642.2010.00739.x>.

MARSHALL, A.R., COATES, M.A., ARCHER, J., KIVAMBE, E., MNENDENDO, H., MTOKA, S., MWAKISOMA, R., FIGUEIREDO, R.J.R.L. & NJILIMA, F.M., 2016. Liana cutting for restoring tropical forests: a rare palaeotropical trial. *African Journal of Ecology*. In press.

MORELLATO, P.C. & LEITAO-FILHO, H.F., 1996. Reproductive phenology of climbers in a southeastern

Brazilian forest. *Biotropica*, vol. 28, no. 2, pp. 180-191. <http://dx.doi.org/10.2307/2389073>.

PÉREZ-SALICRUP, D.R. & BARKER, M.G., 2000. Effect of liana cutting on water potential and growth of adult *Senna multijuga* (Caesalpinioideae) trees in a Bolivian tropical forest. *Oecologia*, vol. 124, no. 4, pp. 469-475. PMID:28308385. <http://dx.doi.org/10.1007/PL00008872>.

POORTER, H., 2013 [viewed 20 September 2016]. *Relative growth rate and its components: protocols in ecological and environmental plant physiology* [online]. Available from: <http://prometheuswiki.publish.csiro.au/tiki-index.php?page=Relative+growth+rate+and+its+components>

PUTZ, F.E., 1984. How trees avoid and shed lianas. *Biotropica*, vol. 16, no. 1, pp. 19-23. <http://dx.doi.org/10.2307/2387889>.

RODRIGUES, R.R., GANDOLFI, S., NAVE, A.G., ARONSON, J., BARRETO, T., VIDAL, C. & BRANCALION, P.H.S., 2011. Large-scale ecological restoration of high-diversity tropical forests in SE Brazil. *Forest Ecology and Management*, vol. 261, no. 10, pp. 1605-1613. <http://dx.doi.org/10.1016/j.foreco.2010.07.005>.

SAS Institute, 2010. *The SAS System, release 9.3*. Cary. SCHNITZER, S., DALLING, J. & CARSON, W., 2000. The impact of lianas on tree regeneration in tropical forest canopy gaps: evidence for an alternative pathway of gap-phase regeneration. *Journal of Ecology*, vol. 88, no. 4, pp. 655-666. <http://dx.doi.org/10.1046/j.1365-2745.2000.00489.x>.

SCHNITZER, S.A. & BONGERS, F., 2002. The ecology of lianas and their role in forests. *Trends in Ecology and Evolution*, vol. 17, no. 5, pp. 223-230. [http://dx.doi.org/10.1016/S0169-5347\(02\)02491-6](http://dx.doi.org/10.1016/S0169-5347(02)02491-6).

SCHNITZER, S.A. & CARSON, W.P., 2010. Lianas suppress tree regeneration and diversity in treefall gaps. *Ecology Letters*, vol. 13, no. 7, pp. 849-857. PMID:20482581. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1461-0248.2010.01480.x>.

SCHNITZER, S.A., KUZEE, M.E. & BONGERS, F., 2005. Disentangling above- and below-ground competition between lianas and trees in a tropical forest. *Journal of Ecology*, vol. 93, no. 6, pp. 1115-1125. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1365-2745.2005.01056.x>.

TABARELLI, M., LOPES, A.V. & PERES, C.A., 2008. Edge-effects drive forest fragments towards an early-

- successional system. *Biotropica*, vol. 40, no. 6, pp. 657-661. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1744-7429.2008.00454.x>.
- TILMAN, D., 1990. Constraints and tradeoffs: toward a predictive theory of competition and succession. *Oikos*, vol. 58, no. 1, pp. 3-15. <http://dx.doi.org/10.2307/3565355>.
- TOLEDO-ACEVES, T. & SWAINE, M.D., 2008. Above- and below-ground competition between the liana *Acacia kamerunensis* and tree seedlings in contrasting light environments. *Plant Ecology*, vol. 196, no. 2, pp. 233-244. <http://dx.doi.org/10.1007/s11258-007-9347-0>.
- VALLADARES, F. & NIINEMETS, Ü., 2008. Shade tolerance, a key plant feature of complex nature and consequences. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics*, vol. 39, no. 1, pp. 237-257. <http://dx.doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.39.110707.173506>.
- VENTUROLI, F., FRANCO, A.C. & FAGG, C.W., 2015. Tree diameter growth following silvicultural treatments in a semi-deciduous secondary forest in central Brazil. *Cerne*, vol. 21, no. 1, pp. 117-123. <http://dx.doi.org/10.1590/01047760201521011204>.
- VERÍSSIMO, A. & NUSSBAUM, R., 2011 [viewed 16 September 2016]. *Um resumo do status da florestas em países selecionados* [online]. Nota Técnica Imazon e ProForest. 34 p. Available from: <http://www.proforest.net/en/files/um-resumo-do-status-das-florestas-em-paises-selecionadas-nota-tecnica.pdf/view>
- VIANI, R.A.G., MELLO, F.N.A., CHI, I.E. & BRANCALION, P.H.S., 2015. *A new focus for ecological restoration: management of degraded forest remnants in fragmented landscapes*. 5 p. Newsletter of the Global Land Project, no. 12.
- YUAN, C.M., WU, T., GENG, Y., CHAI, Y. & HAO, J., 2016. Phenotypic plasticity of lianas in response to altered light environment. *Ecological Research*, vol. 31, no. 3, pp. 375-384. <http://dx.doi.org/10.1007/s11284-016-1343-1>.