INSTITUTO NACIONAL DE PESQUISAS DA AMAZÔNIA – INPA

UNIVERSIDADE FEDERAL DO AMAZONAS – UFAM

VARIAÇÃO DA DENSIDADE, ÁREA BASAL E BIOMASSA DE LIANAS EM 64 KM^2 DE FLORESTA DE TERRA-FIRME NA AMAZÔNIA CENTRAL

Anselmo Nogueira

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-graduação em Biologia Tropical e Recursos Naturais do convênio INPA/UFAM, como parte dos requisitos para obtenção do título de mestre em Ciências Biológicas, área de concentração em Ecologia.

Manaus – AM

2006

Livros Grátis

http://www.livrosgratis.com.br

Milhares de livros grátis para download.

INSTITUTO NACIONAL DE PESQUISAS DA AMAZÔNIA – INPA

UNIVERSIDADE FEDERAL DO AMAZONAS – UFAM

VARIAÇÃO DA DENSIDADE, ÁREA BASAL E BIOMASSA DE LIANAS EM 64 KM^2 DE FLORESTA DE TERRA-FIRME NA AMAZÔNIA CENTRAL

Anselmo Nogueira

Orientadora: Drª. Flávia Regina Capellotto Costa

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-graduação em Biologia Tropical e Recursos Naturais do convênio INPA/UFAM, como parte dos requisitos para obtenção do título de mestre em Ciências Biológicas, área de concentração em Ecologia.

Manaus – AM

2006

Ficha catalográfica:

Nogueira, Anselmo.

Variação da densidade, área basal e biomassa de lianas em 64 km^2 de floresta de terra-firme na Amazônia Central / Anselmo Nogueira – Manaus, 2006.

8x, 55 p.: il.

Dissertação (mestrado) - INPA/UFAM.

1. Ecologia de lianas 2.Distribuição espacial de plantas 3. Fatores ambientais 4. Biomassa 5. Ecologia de comunidades 6. Amazônia Central.

CCD 19. ed.

Sinopse:

Estudo da variação espacial da densidade, área basal e estimativa de biomassa de lianas em 40 parcelas permanentes de 1 hectare, distribuídas em 64 km^2 de floresta de terra-firme, na Reserva Florestal Adolpho Ducke, Amazônia Central, Brasil. A comunidade de lianas foi relacionada com a densidade de palmeiras, índice de estrutura arbórea, granulometria do solo e variáveis geográficas.

Palavras chaves: 1. Ecologia de lianas 2. Distribuição espacial de plantas 3. Fatores ambientais 4. Biomassa 5. Ecologia de comunidades 6. Amazônia Central

Agradecimentos,

Este estudo só foi possível pelo contínuo apoio financeiro provido pelo Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico - CNPq (CNPq/PELD 520039/98-0), durante os últimos 2 anos, incluindo minha bolsa de mestrado.

Agradeço a minha querida orientadora Flávia Costa, pela dedicação e paciência, e por me mostrar jeitos diferentes de 'des-bagunçar' o mundo clorofilado da floresta.

A secretaria da Ecologia e da pós, que tanto resolveram a burocracia que mata as nossas vidas. Aos pesquisadores do INPA em geral, pelas discordâncias em respeito, me ensinando que também na ciência, grupos podem ser ainda mais úteis nesse mundo torto, do que indivíduos isolados trabalhando em suas pesquisas.

Ao Dr. Paulo de Marco, Dra. Carolina Castilho, Dr. Phillip Fearnside, Dr. Oliver Phillips, Dr. Alexandre Adalardo, Dr. Bruce Nelson, Dra. Saara DeWalt e Dr. Henrique Nascimento pelas sugestões e contribuições na formulação do projeto e nas versões finais deste trabalho.

Agradeço aos ajudantes de campo, principalmente ao João, Seu Zé, Sabá, e Everaldo, da cozinha ao dossel da floresta, que tanto me ensinaram no dia-dia de campo. Aos amigos da Reserva Ducke, ao querido Naná e Flecha, funcionários da segurança, visitantes e nômades que sempre estavam por lá, prontos para ajudar e tomar um bom vinho de pataúa e bacaba.

Agradeço aos amigos de turma, me ensinando um pouco mais sobre onça, macacos, samambaias, sapos, fungos, ratos, capoeiras, extração de óleo, sementes, antas, tartarugas, sobre o amor a floresta e a Amazônia e, principalmente, me ensinando mais sobre o ser humano.

Agradeço aos demais que estiveram comigo nesses dois anos de Manaus, curtindo as tapiocas, o tucumã, o peixe com vinagrete, os bregas, agradeço a todos que tornaram tudo mais leve e divertido. E aos amigos distantes, mentalizando energias boas, tranqüilas e de força, que estiveram presentes na memória e na saudade. Fontes da força "BT" e da "feb-rato".

Agradeço aos meus pais e a minha irmã do coração, com todo o meu amor. E ao sopro Divino da minha existência, que ilumina meu caminho, e nem a ciência probabilística fez esmaecer. E nem poderia!

Resumo

Existem poucos trabalhos em meso-escala considerando a variação ambiental e geográfica sobre a comunidade de lianas. Foram amostradas 40 parcelas de 1 ha, distribuídas por 64 km^2, em uma Reserva de terra-firme da Amazônia Central. A densidade e a área basal de lianas foram quantificadas em cada uma das parcelas, e estimativas de biomassa foram realizadas com diferentes equações alométricas. Os valores absolutos das estimativas de biomassa variaram muito de acordo com a equação alométrica utilizada. Extrapolações pouco confiáveis nas estimativas ocorrem devido à ausência de amostras de lianas largas na construção das equações. Foi verificada relação entre as variáveis ambientais e a comunidade de lianas. Quanto maior a densidade de palmeiras, a % de areia no solo e o índice de estrutura arbórea, menor a densidade, área basal e biomassa de lianas. Os componentes do sub-bosque estiveram estruturados espacialmente, o que tornou a relação entre as variáveis mais complexa. Esses resultados indicam que as variáveis ambientais provavelmente atuam em fases diferentes da vida das lianas. Os solos arenosos poderiam estar diminuindo o estabelecimento das plântulas e juvenis. As palmeiras reduziriam, no início da fase escandente das lianas, os suportes potenciais do sub-bosque (árvores finas), diminuindo o número de lianas por área. O índice de estrutura da vegetação influenciaria os indivíduos jovens e intermediários em ascendência, definindo a disponibilidade de suportes entre os estratos da floresta.

Abstract

Broad scale research that considers environmental and geographical variation of lianas community are lacking. In a 64 km^2 of Terra-Firme forest Reserve in Central Amazon, 40 plots of 1 ha were distributed. The density and basal area was evaluated. Biomass estimations were done with three alometric equations. The absolute biomass value estimated varied largely according to the alometric equation used. Errors in the equations probably occur due to little sampling of large lianas of these works. The environmental variables were related to liana community. Palms density, sand soil content and trees structure index are negatively correlated with density, basal area and biomass of lianas. Understory components were spatially structured. Different relationships between environmental variables and lianas were found according to the life stage. Sand soil content may be reducing the germination and seedlings establishment. Abundance of palms may be reducing the number of thin tree that are the main supports for lianas at early stages of life cycle. The tree structure may be determining the availability of supports at different forests stracta, which mainly influences ascending individuals.

SUMÁRIO

1. Introdução 1

2. Métodos

2.1. Área de estudo 4

2.2. Definição de lianas 4

2.3. Delineamento Amostral 5

2.4. Medição das lianas 5

2.5. Cálculo da densidade, área basal e biomassa de lianas. 7

2.6. Variáveis ambientais e geográficas 9

2.7. Análise dos dados 10

3. Resultados

3.1. Densidade e Área Basal de Lianas 11

3.2. Estimativa da biomassa viva de lianas acima do solo 13

3.3. Biomassa de lianas versus biomassa arbórea 17

3.4. Dependência espacial da comunidade de lianas 17

3.5. Variáveis ambientais 19

3.5.1. Estrutura física da floresta e suporte para as lianas – árvores palmeiras de caule subterrâneo e aéreo 19

3.5.2. Topografia e granulometria do solo 23

3.5.3. Dependência linear e espacial entre as variáveis ambientais 23

3.6. Relações entre os descritores da comunidade de lianas e o ambiente – espaço, solo, topografia e estrutura física das árvores 26

3.6.1. Relações com a densidade de lianas 26

3.6.2. Relações com a área basal e a biomassa de lianas 30

4. Discussão

4.1. Densidade e Área Basal de lianas – o que representam. 37

4.2. Estimativas de Biomassa de lianas e as equações alométricas 37

4.3. Outras fontes de variação nas estimativas de biomassa de lianas, considerações sobre dinâmica 40

4.4. Estimativa de Biomassa Florestal, a representatividade das lianas 41

4.5. Densidade de palmeiras, árvores pequenas e distância geográfica – a constrição das lianas ainda no sub-bosque 42

4.6. Índice de estrutura arbórea – Luz para as lianas jovnes e estrutura de ancoragem em diferentes estratos da floresta para indivíduos intermediários em ascendência 45

4.7. Granulometria do solo – areia, argila e altitude sobre as lianas mais finas. 46

5. Considerações finais 48

6. Bibliografia 49

7. Anexos 55

Variação da densidade, área basal e biomassa de lianas em 64 km² de floresta de Terra-Firme na Amazônia Central – Brasil.

1. INTRODUÇÃO

As lianas (ou cipós) receberam menos atenção em estudos ecológicos que as árvores. Isto é esperado, já que as árvores têm maior importância econômica. Entretanto, o aumento no interesse pelas lianas ampliou-se devido às práticas silviculturais, na tentativa de diminuir os custos da extração madeireira (Vidal *et al*., 2003), e de se entender os efeitos negativos das lianas sobre as árvores (Putz, 1991).

Embora as estimativas de biomassa de lianas na Amazônia representem menos de 5% da biomassa florestal (Hegarty & Caballé, 1991), as lianas podem ser importantes em cenários de extensos desmatamentos e mudanças climáticas (Laurance *et al*., 2001; Granados & Korner, 2002; Phillips *et al*., 2002; Schnitzer *et al*., 2005). As lianas podem reduzir a capacidade competitiva de árvores juvenis e desacelerar o processo de regeneração florestal (Schnitzer *et al*., 2000; Schnitzer & Bongers, 2002). Podem ter vantagem competitiva sobre árvores em ambientes sazonais e de elevada concentração de CO_2 (Granados & Korner, 2002; Schnitzer *et al*., 2005), e intensificar a perda de biomassa arbórea em paisagens fragmentadas (Engel *et al*., 1998; Laurance *et al*., 2001).

O número de publicações com lianas aumentou nos últimos anos, mas os padrões de distribuição das lianas em escala regional (10-100 km²) ainda são pouco explorados. Variáveis como a estrutura e composição do solo e a topografia têm sido importantes preditores da abundância e biomassa de diferentes grupos vegetais na Amazônia (Sollins, 1998; Clark *et al.,* 1999; Clark, 2002; Castilho, 2004; Vormisto *et al*., 2004b; Kinupp & Magnusson, 2005; Costa *et al*., 2005), mas raramente são usados para entender os padrões da comunidade de lianas. A densidade de lianas foi relacionada com a altitude (Parthasarathy *et al*., 2004), com a composição e estrutura do solo (Laurance *et al*., 2001; Ibarra-Manríquez & Martinez-Ramos, 2002), a altura do dossel

(DeWalt *et al.*, 2000; Parthasarathy *et al.*, 2004) e a intensidade dos distúrbios (Ibarra- Manríquez & Martinez-Ramos, 2002; Rice *et al.*, 2004). As estimativas de biomassa apenas recentemente foram relacionadas com a altura do dossel (Gerwing & Farias, 2000; Gehring *et al.*, 2004), estrutura e composição do solo e efeito de borda (Laurance *et al.,* 2001).

Hipóteses ligadas as características das árvores influenciando a ascendência das lianas ao dossel são descritas principalmente na escala onde a árvore é a unidade amostral (Putz, 1980; Putz, 1984; Pérez-Salicrup *et al.*, 2001). Na escala da paisagem, a estrutura da vegetação arbórea pode estar estruturando a comunidade de lianas pela restrição de suportes para a escalada inicial das lianas ainda no sub-bosque, reduzindo a sua densidade localmente (Putz, 1984). Grupos vegetais, como as palmeiras, podem diminuir a densidade total de lianas na paisagem florestal, tanto no sub-bosque como no dossel, por possuírem características morfológicas e fisiológicas que facilitam a queda das lianas após infestação (Putz, 1980; Putz, 1984; Pérez-Salicrup *et al.*, 2001). Depois de iniciarem seu hábito escandente no sub-bosque, as lianas necessitam de um conjunto de árvores em diferentes estratos da floresta para alcançar o dossel (Putz, 1984; Putz & Holbrook, 1991). A variação da freqüência de árvores, de diferentes tamanhos nos estratos florestais, pode prover a arquitetura florestal necessária para a 'escalada' das lianas até condições mais favoráveis de luz, aumentando a probabilidade de encontrar um número maior de indivíduos por área.

A distribuição do tamanho e arranjo dos poros no solo (granulometria) são os determinantes da capacidade de retenção de umidade, das taxas de infiltração e drenagem de água, e da aeração, fatores que afetam fortemente as plantas (Sollins, 1998). Solos mais arenosos disponibilizam uma quantidade menor de nutrientes e são considerados mais pobres (Clark, 2002). Em escala regional, os fatores edáficos e topográficos estão entre os principais determinantes da estrutura de comunidades de plantas (Clark *et al.*, 1999; Clark*,* 2002).

A composição das comunidades vegetais também varia devido ao aumento da distância geográfica entre as unidades amostrais, e não somente em decorrência de mudanças ambientais (Condit *et al.,* 2002; Tuomisto *et al*., 2003; Vormisto *et al*., 2004a). Determinar a existência de dependência espacial, para controlar essa fonte de variação dos dados, ou para testar hipóteses que incluam o espaço, é um passo importante para validação das relações estabelecidas entre variáveis (Legendre & Legendre, 1998). Publicações com lianas raramente incluem a variação espacial explicitamente em suas análises (Burham, 2004).

A distância ambiental e geográfica entre parcelas pode estar atuando de maneira conjunta na determinação dos padrões para plantas (Tuomisto *et al*., 2003). Sendo assim, existe a necessidade de novas amostragens em escalas regional considerando a estrutura espacial explicitamente, que busquem entender como a disponibilidade de suportes da estrutura arbórea, a variação de solo e da topografia, podem estar relacionados com a comunidade de lianas.

Para descrever a comunidade de lianas, um amplo conjunto de medidas e diferentes critérios para a definição do diâmetro mínimo de inclusão na amostragem têm sido usados (revisões em Burham, 2004 e Gerwing *et al*., 2006). Enquanto a biomassa e a área basal representam melhor a variação do número de indivíduos de lianas grossas (Phillips *et al*., 2005), a densidade deve estar descrevendo a variação dos indivíduos mais finos entre parcelas. O entendimento dessas variações pode explicar a detecção ou não das relações entre os descritores de lianas e as variáveis ambientais (Mitchell, 2005).

Neste trabalho, procuro entender como vários aspectos da estrutura da comunidade de lianas (densidade, área basal e biomassa) relacionam-se com as variáveis ambientais e geográficas em uma floresta tropical úmida não perturbada, em uma área de 64 km^2. Dessa maneira, espero que áreas mais arenosas (com menor fertilidade e maior amplitude de condições hídricas), com maior densidade de palmeiras (e menor densidade de árvores pequenas) e maior homogeneidade do dossel tenham menor densidade, área basal e

biomassa de lianas, devido a menor disponibilidade de recursos e estrutura física para as lianas.

2. MÉTODOS

2.1. ÁREA DE ESTUDO

Este estudo foi realizado na Reserva Florestal Adolpho Ducke (Reserva Ducke), situada na periferia de Manaus, AM, Brasil, entre 02° 55' e 03° 01' latitude S e entre 59° 53' e 59° 59' longitude W. A Reserva tem uma área de 100 km^2 (10 x 10 km). Os solos da Reserva consistem de argilas caoliníticas (latossolo amarelo álico ou oxisol) nas áreas mais altas e planas, e podzóis (solos arenosos) nas baixas elevações, com uma passagem progressiva de um tipo de solo ao outro (Chauvel *et al.*, 1987). A altitude varia de 39 m a 109 m, com um platô central no sentido norte-sul, representando o divisor de águas de duas drenagens hidrográficas distintas. A temperatura média é de 26º C variando pouco ao longo do ano (médias mensais variam cerca de 2º C). As chuvas concentram-se entre os meses de novembro e junho (Marques Filho *et al.*, 1981), com precipitação média anual de 2362 ± 400 mm entre 1965 e 1980 (mín. e máx. de 1300-2900 mm).

2.2. DEFINIÇÃO DE LIANAS

Neste grupo foram incluídas apenas as trepadeiras lenhosas (cipós ou lianas) como proposto por Gerwing et al. (2006).

Da mesma forma que para outros grupos com propagação vegetativa, é possível que diferentes caules sejam clones, o que é difícil de ser determinado no campo. Portanto, os indivíduos foram definidos como sendo cada caule isolado enraizado no interior da parcela. Neste estudo, os indivíduos escandentes e livres em pé ('free standing stems') não foram diferenciados na amostragem como sugerido por Gerwing et al. (2006). Todos os caules foram marcados permanentemente com placas de alumínio numeradas.

2.3. DELINEAMENTO AMOSTRAL

A Reserva Ducke possui um sistema de 9 trilhas dispostas no sentido leste-oeste e 9 no sentido norte-sul, formando uma grade regular de 64 km^2 (Figura 1). Ao todo, existem 72 parcelas espalhadas sistematicamente ao longo da Reserva, a uma distância mínima de 1 km uma da outra, de onde foram escolhidas 40 para este estudo. A escolha das 40 parcelas buscou incluir uma maior variação topográfica e granulométrica do solo entre parcelas, procurando manter um espaçamento homogêneo entre as unidades amostrais. Foram utilizadas parcelas longas e finas, com 250 m de comprimento, seguindo a curva de nível do terreno. As lianas foram amostradas em faixas de diferentes larguras, de acordo com o diâmetro a 130 cm do enraizamento da liana no solo (DAP): plantas com DAP ≥ 1 cm foram amostradas em uma largura de 10 m x 250 m (0,25 ha) e plantas com DAP ≥ 5 cm em uma largura de 40 m x 250 m (1 ha). Dessa forma, o diâmetro mínimo amostrado foi 1 cm como o sugerido por Gerwing et al. (2006). Para maiores detalhes do desenho amostral e justificativas metodológicas ver Magnusson et al. (2005).

2.4. MEDIÇÃO DAS LIANAS

Foram realizadas medidas dos ramos e do caule principal das lianas a uma altura de 130 cm do enraizamento no solo, semelhantes à proposta de Gerwing et al. (2006), com algumas modificações. Quando a posição do caule a 130 cm esteve sobre a bifurcação, as medidas foram realizadas de 5-10 cm abaixo da bifurcação, no ponto mais regular. Locais irregulares e com deformações no caule também foram medidos 5-10 cm abaixo, em local mais regular. Para as touceiras e indivíduos com múltiplas fissões do caule, foram realizadas medidas individuais de cada ramo. Todos os indivíduos com diâmetro inferior a 5 cm tiveram a secção máxima e mínima medidas através de um paquímetro. A fórmula: $SecçãoMédia = \sqrt{SecçãoMínima * SecçãoMáxima}$ foi aplicada sobre esses indivíduos (Gerwing et al., 2006). As lianas acima de 5 cm de diâmetro foram medidas com fita diamétrica, independente do seu grau de irregularidade.

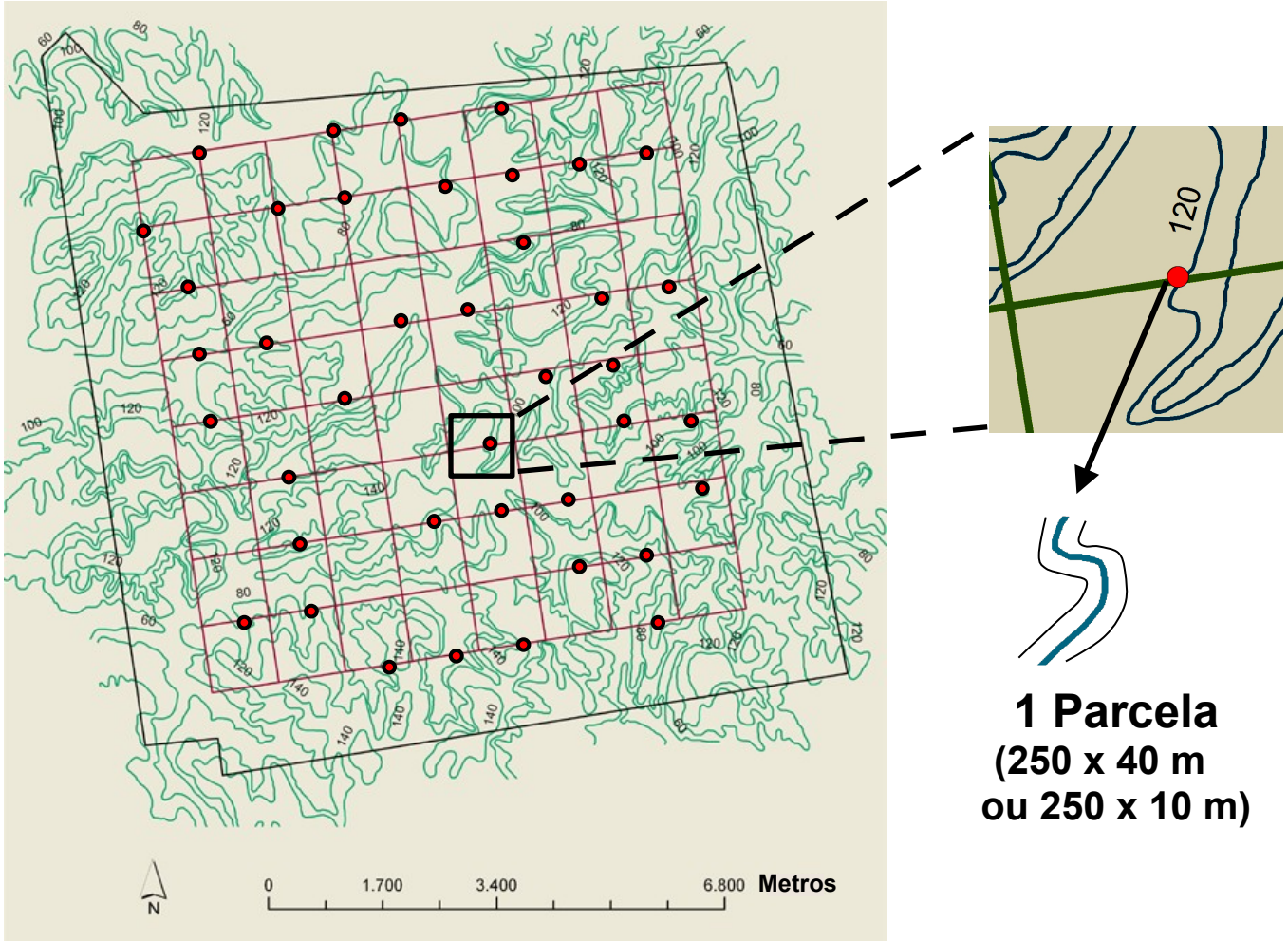


Figura 1 – Mapa da Reserva Florestal Adolpho Ducke (linha preta contínua) e suas cotas altimétricas (em verde). Em vermelho está a grade de trilhas e as 40 unidades amostrais utilizadas neste estudo. Cada unidade amostral teve 250 m de comprimento seguindo a curva de nível.

2.5. CÁLCULO DA DENSIDADE, ÁREA BASAL E BIOMASSA DE LIANAS

A densidade de lianas foi convertida para indivíduos por hectare, corrigindo os indivíduos entre 1 e 4.9 cm de DAP amostrados em 0,25 ha. A área basal também foi convertida para uma área de 1 ha, sendo a somatório das áreas transversais de cada indivíduo amostrado dentro de cada parcela.

Para os cálculos de biomassa utilizei as três equações alométricas disponíveis na literatura construídas com diferentes metodologias (Putz, 1983; Gerwing & Farias, 2000 e Gehring et al., 2004) (Tabela 1). Os três modelos alométricos foram utilizadas para descrever a variação das estimativas de biomassa. Para os testes de hipóteses sobre as relações entre a biomassa e as variáveis ambientais e geográficas, foi utilizada somente a estimativa dada pelo modelo de Gehring et al. (2004). O estudo usado para desenvolver o modelo incluiu um número maior de indivíduos e espécies, e foi desenvolvido na região de Presidente Figueiredo - AM, área próxima a Reserva Ducke, com muitas espécies comuns entre as áreas.

Tabela 1 – Variação dos critérios metodológicos na construção das diferentes equações alométricas disponíveis para a estimativa da biomassa viva de lianas acima do solo.

Características dos trabalhos	Putz (1983)	Gerwing & Farias (2000)	Gehring et al. (2004)
Área de Estudo	San Carlos de Rio Negro, Venezuela (Norte da Amazônia)	Paragominas, Brasil. (Amazônia Oriental)	Presidente Figueiredo, Brasil (Amazônia Central)
Média da Biomassa arbórea da região	335 $t.ha^{-1}$	314 $t.ha^{-1}$	60 a 220 $t.ha^{-1}$ (Floresta secundária) 440 $t.ha^{-1}$ (Floresta primária)
Período das coletas	Sem informação	Sem informação	Estação chuvosa
Amplitude dos diâmetros das lianas amostradas	***0.5 - 11.0 cm***	***1.0 - 13.5 cm***	***0.1 - 13.8 cm***
Número de indivíduos coletados	17 indivíduos	19 indivíduos	439 indivíduos
Número de spp. coletadas	12 espécies	17 espécies	26 espécies (considerando a amplitude de formas ecológicas)
Coleta em campo	Não foi realizada em área de derrubada completa da floresta	Não foi realizada em área de derrubada completa da floresta	Sem informação

2.6. VARIÁVEIS AMBIENTAIS E GEOGRÁFICAS

Os dados de topografia (altitude e declividade), textura do solo, densidade de árvores e de palmeiras (arbóreas e não-arbóreas) foram disponibilizados pelo Projeto Integrado de Pesquisas na Reserva Ducke (http://ppbio.inpa.gov.br/). A cota altimétrica da trilha, no ponto de início de cada parcela, foi utilizada para representar a altitude. Como as parcelas seguem a curva de nível, o valor de altitude foi constante por toda a extensão da parcela. Os dados de inclinação do terreno foram obtidos de Albertina Lima (não publicado, banco de dados do projeto). A inclinação do terreno foi representada pela mediana de 6 medidas feitas no interior de cada parcela, a cada 50 m ao longo da linha central. As medidas foram tomadas com clinômetro, perpendicularmente à linha central da parcela, sobre uma distância de 5 m.

Os dados sobre a granulometria do solo foram obtidos de Mertens (2004). As amostras de solo foram tomadas nos mesmos pontos das medidas de declividade. Em cada ponto uma amostra superficial do solo de 30 cm x 30 cm x 5 cm foi coletada com o auxílio de uma pá, após a remoção do folhiço e das raízes grandes. Seis alíquotas individuais foram misturadas, originando uma amostra composta por parcela. Para uma descrição detalhada das técnicas utilizadas nas análises físicas e químicas dos solos coletados na Reserva Ducke consultar Mertens (2004).

Os dados sobre a distribuição de abundâncias das árvores foram disponibilizados por Carolina Castilho. Na maioria dos casos, foi medido o DAP das árvores. Para indivíduos com sapopemas medidas acima de 130 cm foram realizadas. A largura da parcela variou para as árvores dependendo da classe de diâmetro amostrado, semelhante às variações de esforço amostral utilizadas para as lianas de diferentes tamanhos. A distribuição de abundância por classes diamétricas das árvores acima de 10 cm de diâmetro foi utilizada para a construção de um índice de estrutura arbórea para representar a variação da estrutura física da floresta (ver resultados, item 3.5.1). A densidade das árvores entre 1 a 9.9 cm foi utilizada como uma segunda variável (densidade de árvores pequenas) representando a variação da estrutura física do sub-bosque. Os dados sobre a densidade de palmeiras com estepe aéreo ou subterrâneo foram obtidos de Jean-Louis Guillaumet (não-publicado). Tanto os dados de densidade de árvores de diferentes tamanhos, quanto os dados de densidade de

palmeiras, foram convertidos para indivíduos por hectare de área para os testes estatísticos.

Existem diferentes possibilidades para representar a informação geográfica em modelos de regressão múltipla (Legendre, 1990 *apud* Legendre et al., 2005). Utilizei os dados de coordenadas geográficas, coordenadas Oeste-Leste e Norte-Sul (longitude e latitude) para as análises.

2.7. ANÁLISE DE DADOS

Foram utilizados modelos de regressão múltipla linear do tipo 1 (Sokal & Rolf, 1995) para testar hipóteses sobre a relação entre a densidade, área basal e biomassa de lianas e as variáveis ambientais textura do solo (% de areia), altitude, declividade e a estrutura arbórea (densidade de palmeiras, densidade de árvores pequenas e índice de estrutura arbórea). Além disso, foram incluídas as variáveis geográficas (coordenadas leste-oeste e norte-sul) em alguns modelos de regressão múltipla. Para todos os modelos, checou-se a tolerância (correlação múltipla) entre as variáveis independentes, de acordo com o pressuposto de aditividade (multicolinearidade). A homogeneidade das variâncias foi checada através de gráficos simples dos resíduos. Foram realizados testes de Mantel para checar a presença de dependência espacial das variáveis separadamente, utilizando a distância (dissimilaridade) de Manhattan para a construção das matrizes de associação. Para a construção das matrizes de associação dos eixos X e Y (geografia) utilizou-se a distância Euclidiana. Correções de Bonferroni foram aplicadas sobre os testes estatísticos das mesmas hipóteses.

3. RESULTADOS

3.1. DENSIDADE E ÁREA BASAL DE LIANAS.

A densidade de lianas (caules.ha^{-1}) variou bastante entre as diferentes classes diamétricas (Fig.2A). As classes menores apresentaram um número maior de indivíduos, contendo a maior amplitude de variação entre as parcelas. A estimativa de densidade da primeira classe variou de 200 a 850 caules/ha. Já as maiores amplitudes de variação da área basal (Fig.2B) foram observadas nas classes de tamanho de 4 a 4.9 cm de diâmetro (159 a 2096 cm^2/ha) e na última classe, composta pelas lianas

acima de 10 cm de diâmetro. A área basal total de lianas nas 40 parcelas amostradas variou de 2474 a 9080 cm^2/ha.

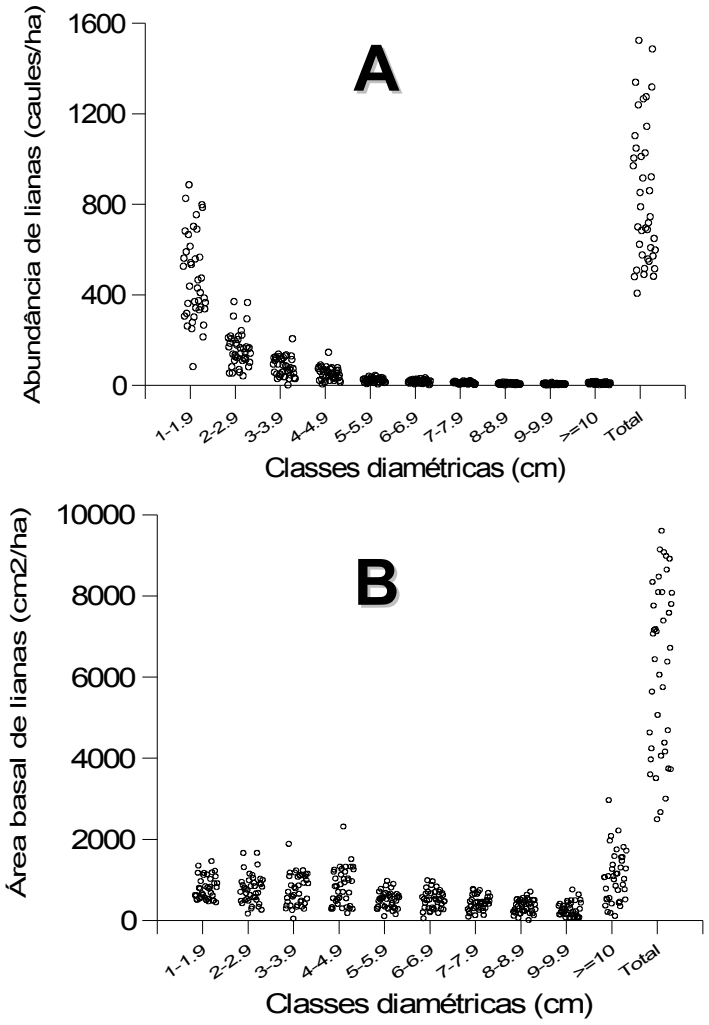


Figura 2 – Variação da densidade (A) e área basal (B) de lianas por hectare em diferentes classes diamétricas nas 40 parcelas permanentes amostradas na Reserva Florestal Adolpho Ducke. A última classe de dados representa a densidade e a área basal total de lianas (DAP ≥ 1 cm).

O somatório da abundância dos indivíduos acima de 2 cm não superou o número de indivíduos da primeira classe (Fig. 3A). A primeira classe representou 56 % dos indivíduos acumulados nas 40 parcelas amostradas. Os indivíduos acima de 10 cm (lianas largas) foram bastante raros na floresta, com média de 7.4 indivíduos por

hectare entre as 40 parcelas avaliadas. As lianas acima de 10 cm também representaram 18 % da área basal acumulada nas 40 parcelas amostradas, apesar de terem representado apenas 0.9 % dos indivíduos. Já as lianas de 4 a 4.9 cm representaram 15 % de área basal e 7 % dos indivíduos (Fig. 3B).

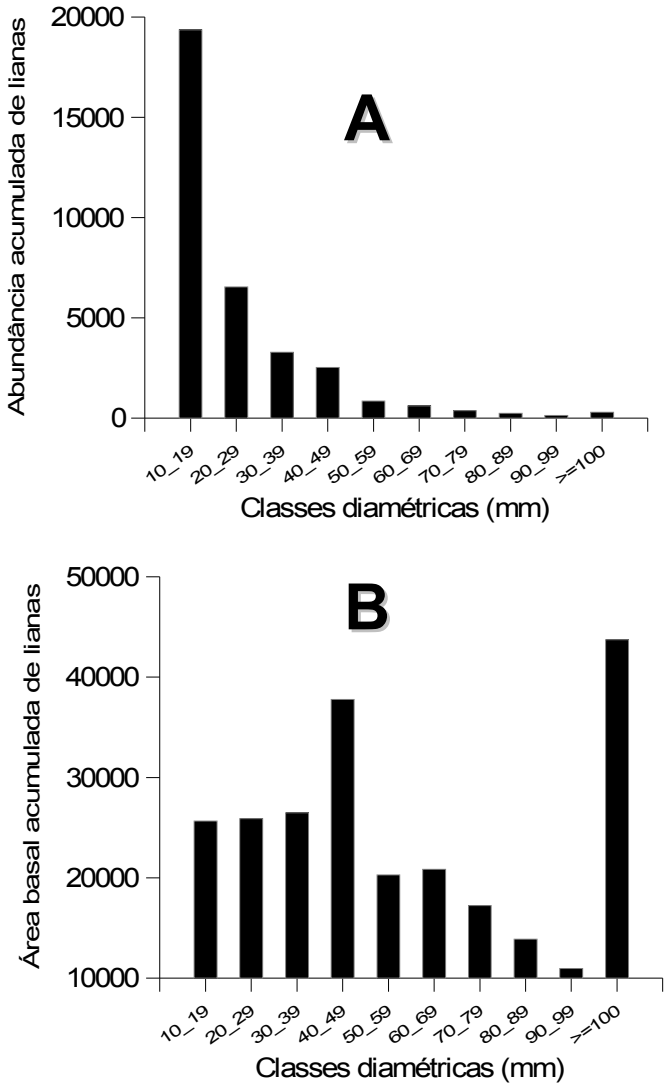


Figura 3 – Abundância (A) e a Área Basal Acumulada (B) dos indivíduos de lianas por classe diamétrica em 40 parcelas na Reserva Florestal Adolpho Ducke.

3.2. ESTIMATIVA DA BIOMASSA DE LIANAS VIVA ACIMA DO SOLO.

As estimativas de biomassa para os indivíduos, geradas pelas diferentes equações alométricas, divergiram com o aumento do tamanho do diâmetro da liana (Figura 4). A partir de 14 cm a discrepância entre as estimativas aumenta muito, justamente para tamanhos de lianas não amostrados nas coletas destrutivas nesses trabalhos (Fig. 4A). Já a amplitude de variação dos tamanhos das lianas amostradas na Reserva Ducke ultrapassa 14.0 cm. O indivíduo mais largo encontrado nas 40 parcelas amostradas tem 28.8 cm de diâmetro(Fig.4B).

Em média, as lianas acima de 14.0 cm de diâmetro representaram 7.4% (± 6.6) da área basal total por hectare na Reserva Ducke. Das 40 parcelas amostradas, 7 parcelas não apresentaram nenhum indivíduo acima de 14 cm, sendo suas estimativas são mais confiáveis de acordo com as equações alométricas disponíveis. A importância relativa das lianas acima de 14.0 cm aumentou dependendo do modelo alométrico utilizado (Fig. 5). Em média, esses indivíduos representaram 6 % (±5.4) das estimativas de biomassa pela equação de Putz (1983); 13.9 % (±11.9) pela equação de Gehring et al. (2004) e 18.3 % (±16.6) pela equação de Gerwing & Farias (2000), sendo que este último modelo teve uma parcela onde as lianas acima de 14.0 cm representaram 81 % da biomassa total de lianas.

A amplitude de variação das estimativas de biomassa de lianas das 40 parcelas foi menor quando utilizei os modelos de Gehring et al. (2004) e Putz (1983). Já o modelo de Gerwing & Farias (2000) teve amplitude maior, e diversas parcelas com valores acima de 10.000 kg/ha (Fig. 6). As estimativas de biomassa utilizando diferentes equações alométricas também variaram entre as classes de tamanho de lianas (Tabela 2). As estimativas utilizando a equação de Putz (1983) e a equação de Gerwing & Farias (2000) teve as classes de 2.5 a 4.9 cm e de 5.0 a 9.9 cm como as mais relevantes, representando em média 63.5 e 64.2 % da biomassa total respectivamente. Já as estimativas utilizando o modelo de Gehring et al. (2004) evidenciaram as duas últimas classes (de 5.0 a 9.9 cm e ≥ 10 cm) como as mais importantes, alcançando em média 63.8 % da biomassa total.

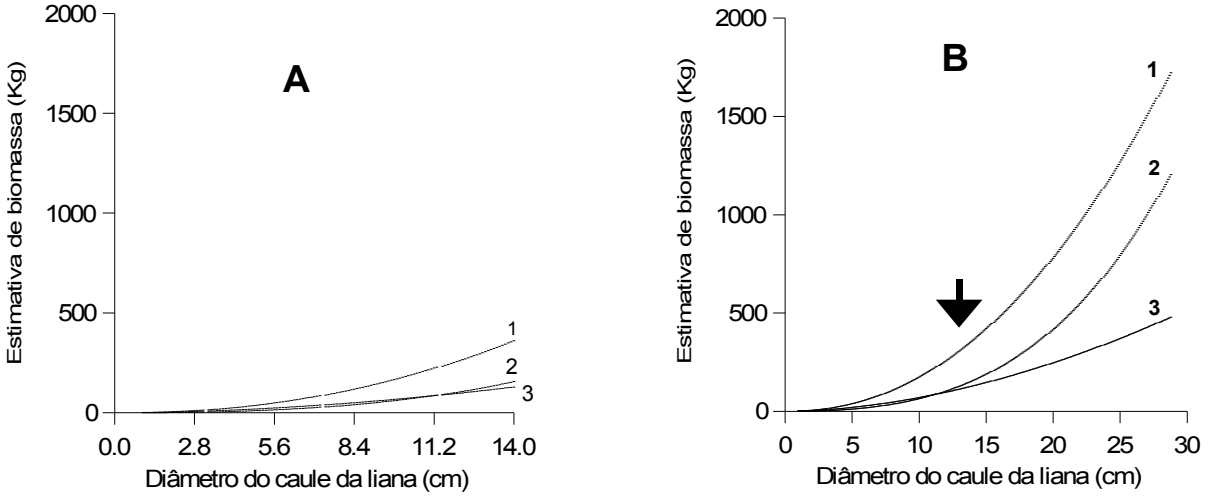


Figura 4 – Variação das estimativas de biomassa de lianas para indivíduos de diferentes tamanhos. O gráfico *A* mostra como as estimativas de biomassa variam dentro do intervalo de variação do diâmetro dos indivíduos que foram efetivamente incluídos na construção das equações alométricas (1- Gerwing & Farias, 2000; 2- Gehring et al., 2004; 3- Putz, 1983). O gráfico *B* mostra como a variação na estimativa de biomassa aumenta quando se considera toda a amplitude de variação do diâmetro das lianas amostradas neste estudo. A seta no gráfico B indica a partir de que diâmetro as extrapolações são realizadas sem amostragens.

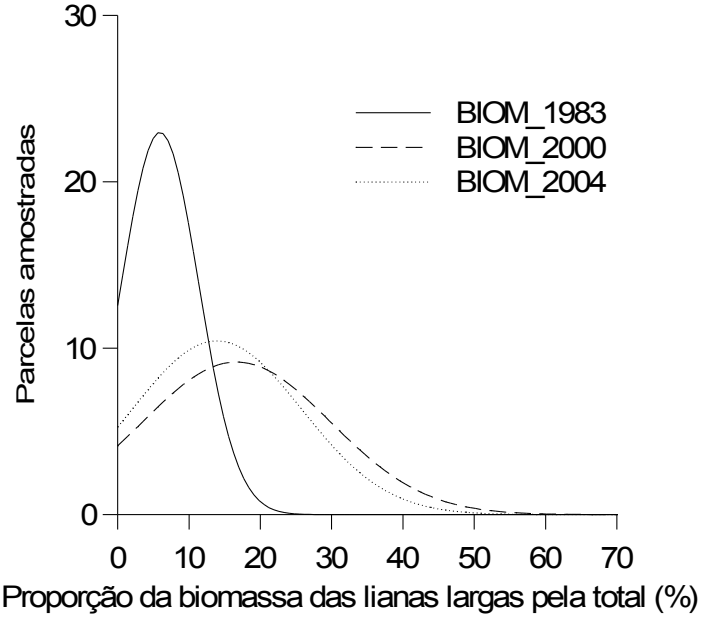


Figura 5 – Variação da proporção entre a biomassa acima de 14.0 cm e a biomassa total de lianas para cada uma das 40 parcelas amostradas. A linha contínua nomeada BIOM_1983 representa as estimativas com o modelo de Putz (1983); a linha tracejada BIOM_2000 o modelo de Gerwing & Farias (2000) e a linha pontilhada BIOM_2004 o modelo de Gehring et al. (2004).

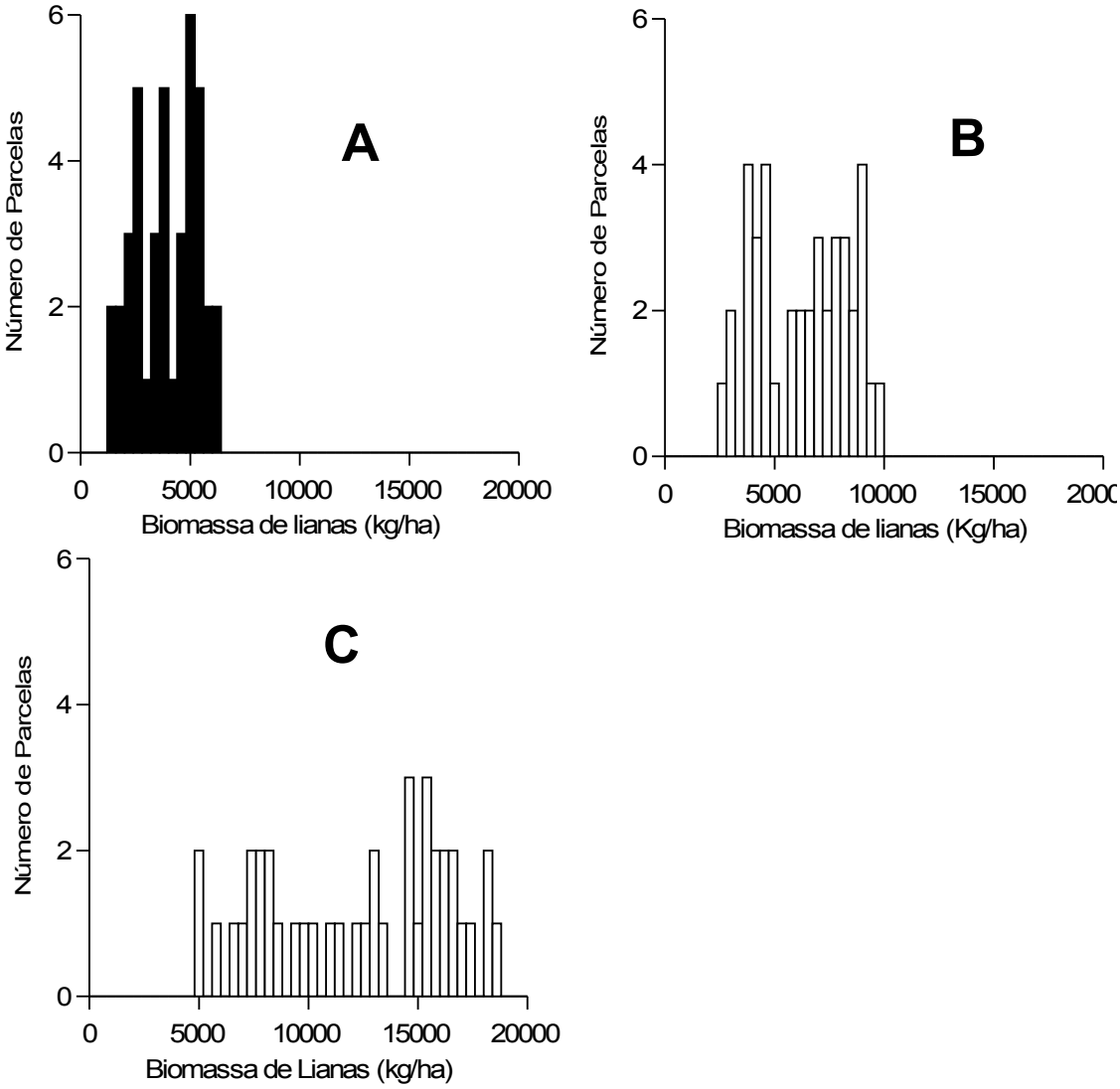


Figura 6 – Distribuição de freqüência das estimativas de biomassa de lianas em 40 parcelas de 1 ha. A distribuição *A* foi construída utilizando a equação de Gehring et al. (2004); *B* utilizando a equação de Putz (1983) e *C* a equação de Gerwing & Farias (2000).

Tabela 2 – Variação da comunidade de lianas em diferentes classes de tamanho em 40 ha de uma floresta chuvosa na Amazônia Central, Brasil. Valores médios e o desvio padrão de cada variável descritora da comunidade. As porcentagens ao lado direito de cada variável descritora representam a contribuição relativa de cada classe diamétrica de lianas. Em negrito destacamos as variações entre as porcentagens médias dos descritores da comunidade de lianas.

Classes de tamanho das lianas (cm)	Abundância (indivíduos. ha^{-1})	(%)	Área Basal ($cm^2.ha^{-1}$)	(%)	Biomassa ($kg.ha^{-1}$) 2004	(%)	Biomassa ($kg.ha^{-1}$) 1983	(%)	Biomassa ($kg.ha^{-1}$) 2000	(%)
1.0-2.4	578.2 ± 219	69.5	1160.3 ± 436	18.6	434.3 ± 164	11.0	1416.0 ± 524	22.4	1879.3 ± 708	15.3
2.5-4.9	193.0 ± 94	22.5	1968.3 ± 936	**31.6**	995.5 ± 474	25.2	2096.8 ± 997	**33.1**	3680.3 ± 1752	**29.9**
5.0-9.9	55.7 ± 19	7.0	2026.1 ± 674	**32.5**	1372.4 ± 452	**34.7**	1923.6 ± 642	**30.4**	4223.0 ± 1400	**34.3**
≥10.0	7.3 ± 4	1.0	1073.1 ± 630	17.2	1148.9 ± 776	**29.1**	895.3 ± 512	14.1	2529.6 ± 1526	20.5
Total	834.3 ± 309	-	6227.9 ± 2101	-	3951.2 ± 1409	-	6331.7 ± 2126	-	12312.2 ± 4164	-

3.3. BIOMASSA DE LIANAS VERSUS A BIOMASSA ARBÓREA.

As estimativas de biomassa de lianas, independente das equações alométricas adotadas, representaram uma porcentagem pequena da biomassa lenhosa florestal total, entre 1 e 4 % (Tabela 3).

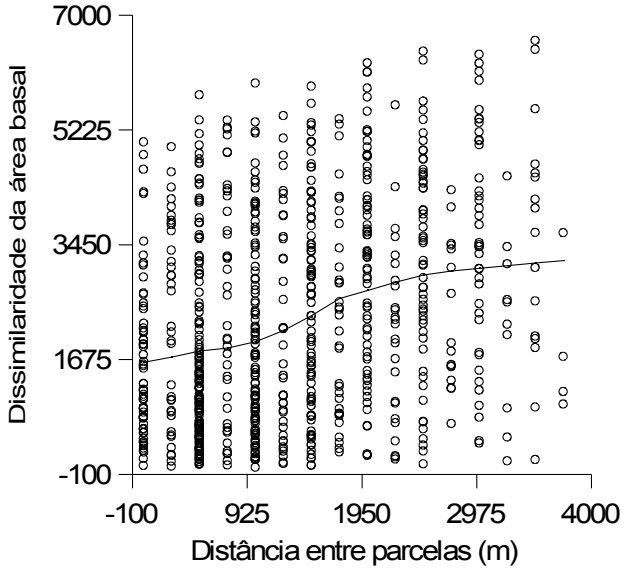
Tabela 3 – Média das estimativas de biomassa de lianas e árvores (Mg/ha) para as 40 parcelas amostradas na Reserva Ducke, de acordo com cada equação alométrica. O cálculo da porcentagem da biomassa lenhosa representada pelas lianas usou a estimativa de biomassa arbórea de Castilho (2005) para as mesmas parcelas medidas neste estudo.

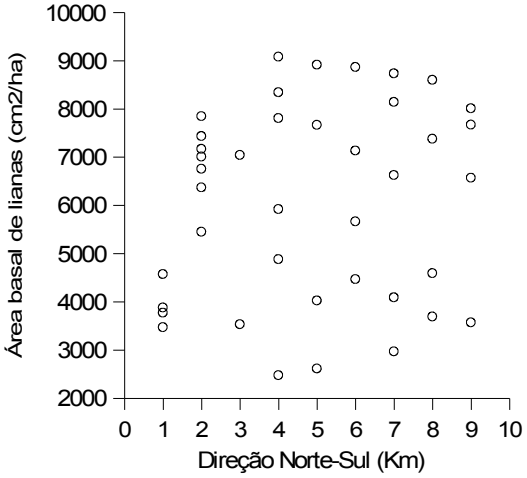
Equações alométricos ►	Putz (1983)	Gerwing & Farias (2000)	Gehring et al. (2004)	Biomassa de árvores (Mg/ha)*
Média (d.p.)	6.3 ± 2.1	12.3 ± 4.2	3.9 ± 1.4	320.8 ± 46.1
Mediana	6.6	12.9	3.9	313.9
% Média	*1.9%*	*3.7%*	*1.2%*	*96-99%*

- As estimativas de biomassa de árvores utilizou os modelos de Nascimento & Laurance (2002), Higuchi et al. (1998) e Saldarriaga et al. (1988) e foram disponibilizadas na tese de Castilho (2005).

3.4. DEPENDÊNCIA ESPACIAL DA COMUNIDADE DE LIANAS.

De acordo com minhas hipóteses, testei a dependência espacial das variáveis descritoras da comunidade de lianas (Legendre & Legendre, 1998). Não existiu dependência espacial entre as parcelas para a variável densidade de lianas ($p = 0.08$; $r = 0.05$), mas a área basal esteve relacionada com o componente geográfico ($p < 0.01$; $r = 0.29$), aumentando na direção oeste-leste (Fig. 7). A estimativa de biomassa utilizando a equação de Gehring et al. (2004) seguiu os mesmo padrão observado para a área basal de lianas (Fig. 8). A dissimilaridade de biomassa entre parcelas também aumentou com a distância na direção oeste-leste.


7000
5225
3450
1675
-100
Dissimilaridade da área basal
-100
925
1950
2975
4000
Distância entre parcelas (m)


10000
9000
8000
7000
6000
5000
4000
3000
2000
Área basal de lianas (cm2/ha)
0 1 2 3 4 5 6 7 8 9 10
Direção Norte-Sul (Km)

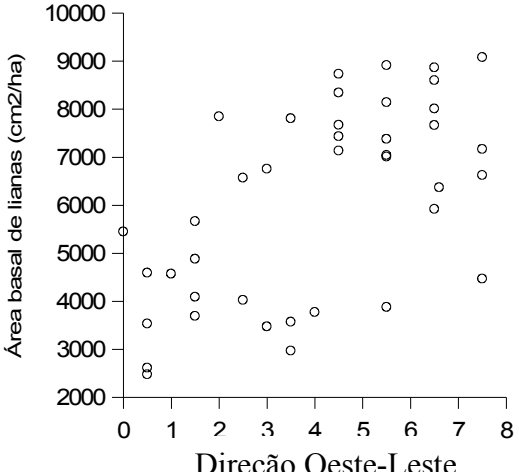

10000
9000
8000
7000
6000
5000
4000
3000
2000
Área basal de lianas (cm2/ha)
0 1 2 3 4 5 6 7 8
Direção Oeste-Leste

Figura 7 - Relação entre a área basal de lianas e a distância geográfica. O gráfico acima mostra as dissimilaridades da área basal de lianas entre os pares de parcelas em função da distância geográfica. A linha representa os pesos locais ('Lowess') da regressão dos mínimos quadrados (tensão=0.5). Os gráficos abaixo são ilustrações simples da variação da área basal de lianas na direção leste-oeste e norte-sul.

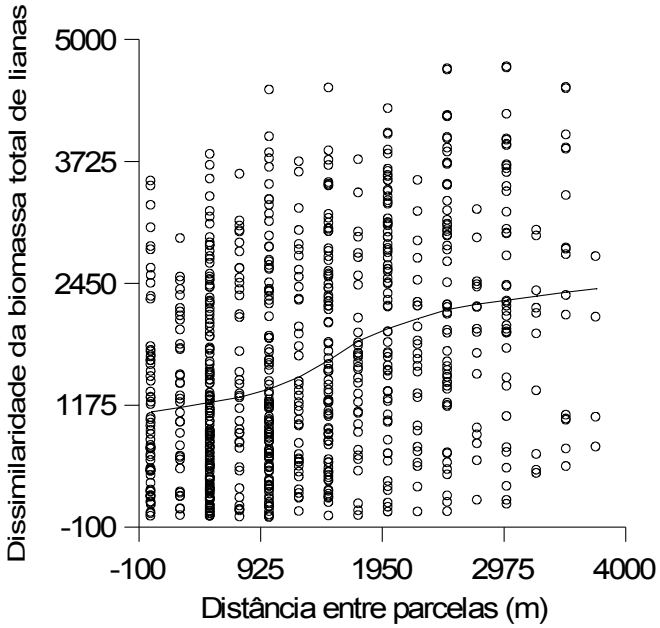


Figura 8 - Relação entre as dissimilaridades das estimativas de biomassa de lianas entre os pares de parcelas em função da distância geográfica. A linha representa os pesos locais ('Lowess') da regressão dos mínimos quadrados (tensão=0.5). A equação alométrica utilizada para estimar a biomassa foi a de Gehring et al. (2004).

3.5. VARIÁVEIS AMBIENTAIS

3.5.1. – ESTRUTURA FÍSICA DA FLORESTA E SUPORTE PARA AS LIANAS – ÁRVORES E PALMEIRAS DE CAULE AÉREO E SUBTERRÂNEO.

Existe uma ampla variação na abundância de árvores e arbustos entre parcelas na Reserva Florestal Adolpho Ducke, dependendo das classes de diâmetro consideradas (Tabela 4). A variação absoluta nas classes iniciais foi muito grande, exageradamente na primeira classe (1 ≤ DAP ≤ 9.9 cm) de 2400 a 7530 indivíduos/ha. Esse valor foi superior ao número máximo de indivíduos da segunda classe (10 ≤ DAP

≤ 19.9 cm) que chegou a 488 indivíduos /ha. Já a variação relativa das últimas classes é maior, pela raridade de indivíduos muito grandes na floresta.

A primeira classe de tamanho das árvores representou melhor as plantas presentes no sub-bosque e sub-dossel. A variável densidade de palmeiras de caules subterrâneos e aéreos foi composta em média por 70% (d.p. = ± 17) de indivíduos de espécies exclusivamente de sub-bosque (menores que 8 m de altura), além dos indivíduos jovens de espécies de caule aéreo, que inicialmente ocupam o sub-bosque. Assim, existiu uma relação forte ($r = -0.6$; $p < 0,01$) entre a abundância dessas árvores e a abundância de palmeiras (Fig.9). Dessa maneira, escolhi a abundância de palmeiras como uma das variáveis preditoras da comunidade de lianas nos modelos estatísticos. A escolha foi realizada com base nas hipóteses sobre causa e efeito das variáveis.

A abundância de árvores de outras classes diamétricas não esteve relacionada com a abundância de palmeiras. Dessa maneira, excluindo a primeira classe de árvores, relacionada com a abundância de palmeiras, utilizo as informações das demais classes de árvores para construir uma segunda variável para representar a estrutura árborea da floresta (arquitetura florestal).

A abundância de indivíduos arbóreos das demais classes diamétricas (DAP ≥ 10.0 cm) foi utilizada para a construção de regressões lineares da distribuição dos indivíduos por classes diamétricas, para cada uma das parcelas. A inclinação da reta para cada parcela, quando os dados são logaritmizados, foi utilizada como um índice de estrutura física das árvores (Fig. 10). Essa foi uma tentativa de melhor representar a variação da estrutura arbórea na floresta, buscando uma variável que represente as variações das abundâncias das árvores em diferentes classes diamétricas.

Parcelas com valores baixos do índice possuem muitos indivíduos finos e poucos indivíduos largos. Já parcelas com valores mais altos do índice, possuem um número maior de indivíduos largos e um dossel mais fechado.

Tabela 4 – Variação da estrutura arbórea (árvores e palmeiras) de 40 parcelas de 1 ha instaladas na Reserva Florestal Adolpho Ducke.

	No. de parcelas	*Mínimo*	*Máximo*	*Mediana*	*Média*	*Desvio Padrão*
Árvores em diferentes classes de DAP (cm)[1]						
	40	2400	7530	4085	4284.7	1073.2
≥1<10	40	238	488	364	360.4	54.1
≥10<20	40	76	184	115	117.9	25.9
≥20<30	40	29	68	52	51.3	8.9
≥30<40	40	12	38	23.5	23.8	5.9
≥40<50	40	3	22	10.5	11.0	3.6
≥50<60	40	0	9	4	4.3	2.4
≥60<70	40	0	13	4	4.7	3.0
≥70						
Abundância Total[1]	40	2857	8117	4686	4858.3	1107.7
Palmeiras com caule aéreo e subterrâneo[2]	40	950	4480	2205	2278	754.9

Fonte dos dados: [1]Carolina Castilho; [2]Jean Louis Guillaumet.

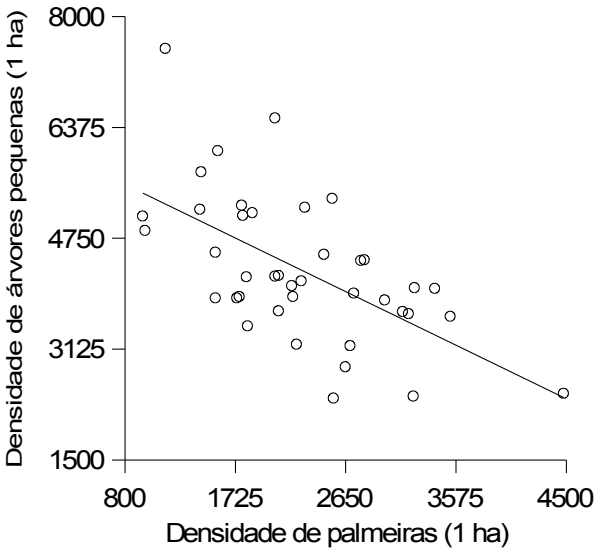


Figura 9 – Relação entre a densidade de árvores pequenas (1 ≤ DAP ≤ 9.9 cm) e densidade de palmeiras de caule aéreo e subterrâneo em 40 parcelas permanentes.

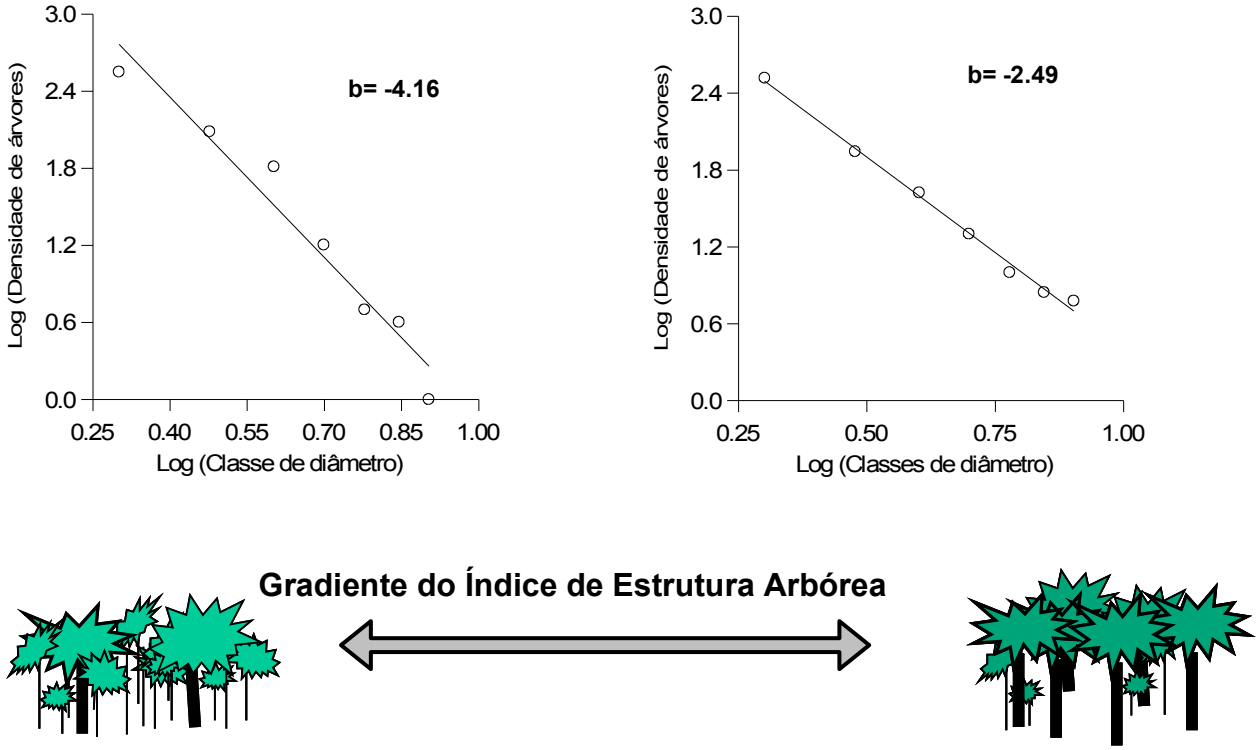


Figura 10 – Variação do índice de estrutura arbórea. Cada gráfico representa a distribuição do número de indivíduos de árvores em classes diamétricas por parcela, em uma escala logaritmizada. O gráfico à esquerda, corresponde a parcela LO2-4500, com o menor valor do índice de estrutura, e a direita, a parcela LO9-4500, com o maior valor do índice. O índice é representado pela letra *b*.

3.5.2. – TOPOGRAFIA E GRANULOMETRIA DO SOLO.

As 40 parcelas amostradas variaram de 45 a 108 m de altitude, tendo em média 9.6 ° de inclinação do terreno. A grande maioria das parcelas apresentou pouca declividade, entre 1 e 15°, e uma porcentagem baixa de silte, entre 1 e 5 %. Já as variações de areia e argila foram maiores, enquanto algumas parcelas apresentaram 98 % de areia, algumas outras chegaram a somente 9.1 %, apresentando uma maioria de partículas de argila.

Tabela 5 – Variação da topografia e granulometria do solo (superficial) das 40 parcelas amostradas na Reserva Florestal Adolpho Ducke.

VARIÁVEIS AMBIENTAIS	No. DE PARCELAS	MÍNIMO	MÁXIMO	MEDIANA	MÉDIA	DESVIO PADRÃO
Declividade (°)	40	0.7	27.0	6.8	9.6	7.9
Altitude (m)	40	45.0	108.0	75.0	75.3	19.1
Areia (%)	40	9.1	98.1	48.8	48.8	32.1
Silte (%)	40	0.3	14.1	3.5	3.7	2.4
Argila (%)	40	1.6	87.7	47.6	47.4	31.4

Fonte dos dados: Mertens, J. (2004).

3.5.3 – DEPENDÊNCIA LINEAR ENTRE AS VARIÁVEIS AMBIENTAIS E DEPENDÊNCIA ESPACIAL.

O grau de correlação entre a maioria das variáveis foi baixo, com algumas exceções (tabela 6). Dentre as variáveis correlacionadas, altitude e granulometria do solo tiveram a relação mais forte. Quanto maior a altitude, maior à proporção de argila no solo e menor a de areia (Anexo 1). Quanto maior a declividade menor o índice de

estrutura arbórea (Anexo 2). Quanto maior a densidade de palmeiras menor a densidade de árvores pequenas (>1<10 cm) (Fig. 9, item anterior).

A dissimilaridade na densidade de palmeiras entre os pares de parcelas aumentou sutilmente com a distância geográfica ($p < 0,01$; $r = 0,17$), assim como a dissimilaridade da densidade de árvores pequenas ($p < 0.01$; $r = 0.19$) (Fig. 11). A coordenada geográfica Oeste-Leste esteve relacionada sutilmente com a densidade de palmeiras e a densidade de árvores pequenas (>1<10 cm). A densidade de palmeiras diminuiu no sentido Oeste-Leste enquanto a densidade de árvores pequenas aumentou (Fig. 12).

As demais variáveis não foram estruturadas espacialmente (altitude $p = 0.10$, $r = 0.04$; areia $p = 0.10$, $r = 0.11$; declividade $p = 0.54$, $r = -0.004$ e índice de estrutura arbórea $p = 0.34$, $r = 0.01$) e a coordenada geográfica Norte-Sul esteve correlacionada de maneira fraca com a porcentagem de silte no solo.

Dadas estas correlações e as hipóteses deste estudo, os fatores escolhidos para explicar a variação da comunidade de lianas foram: densidade de palmeiras, índice de estrutura arbórea (construído a partir das árvores com DAP ≥ 10 cm), conteúdo de areia no solo e as variáveis geográficas (coordenadas Oeste-Leste e Norte-Sul). Para determinar se variáveis topográficas simples teriam o mesmo poder preditivo de modelos mais complexos, foram também testados modelos estatísticos usando apenas altitude e declividade como variáveis preditoras.

Tabela 6 – Relação entre as variáveis topográficas, granulométricas, de estrutura vegetacional e geográficas (*r* da correlação). Em negrito são as relações com $p \leq 0.10$.

Variáveis Preditoras	Granulometria do Solo Superficial			Topografia		Estrutura física da floresta			Variável Geográfica	
	AREIA	ARGILA	SILTE	DECLIV	ALT	INDICE	PALM	PEQ	OL	NS
AREIA		**-0.99**	-0.32	0.21	**-0.93**	-0.06	0.35	-0.01	-0.27	-0.001
ARGILA			0.25	-0.22	**0.93**	0.05	-0.35	0.02	0.27	0.04
SILTE				0.07	0.26	0.14	-0.12	0.02	0.14	**-0.47**
DECLIV*					-0.31	**-0.52**	-0.06	0.28	0.16	0.02
ALT*						0.11	-0.27	-0.10	0.07	0.08
INDICE**							0.24	0.45	-0.30	-0.07
PALM**								**0.60**	**-0.46**	0.05

PEQ**	**0.49**	0.12
OL+		-0.08

*(altitude - ALT e declividade – DECLIV.); **(índice de estrutura arbórea – ÍNDICE, abundância de palmeiras – PALM, densidade de árvores pequenas >1<10 cm - PEQ); +(Coordenada geográfica: Oeste-Leste– OL e Norte-Sul – NS).

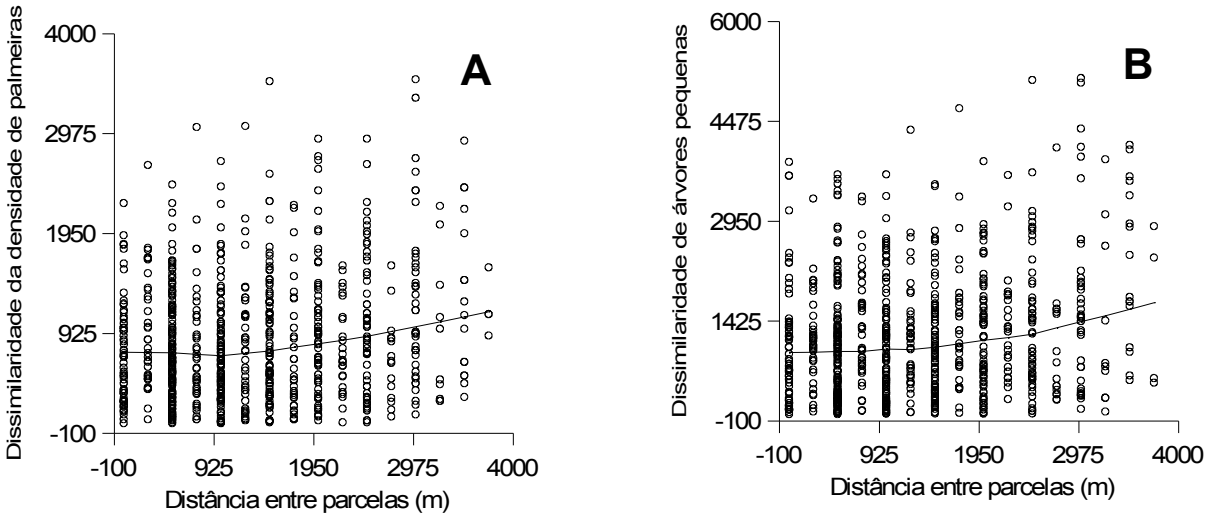


Figura 11 – O gráfico A mostra as dissimilaridades da densidade de palmeiras entre os pares de parcela em função da distância geográfica. O gráfico B mostra as dissimilaridades da densidade de árvores pequenas (1 cm ≥ DAP ≤ 9.9 cm) entre os pares de parcela em função da distância geográfica. A linha representa os pesos locais ('Lowess') da regressão dos mínimos quadrados (tensão=0.5).

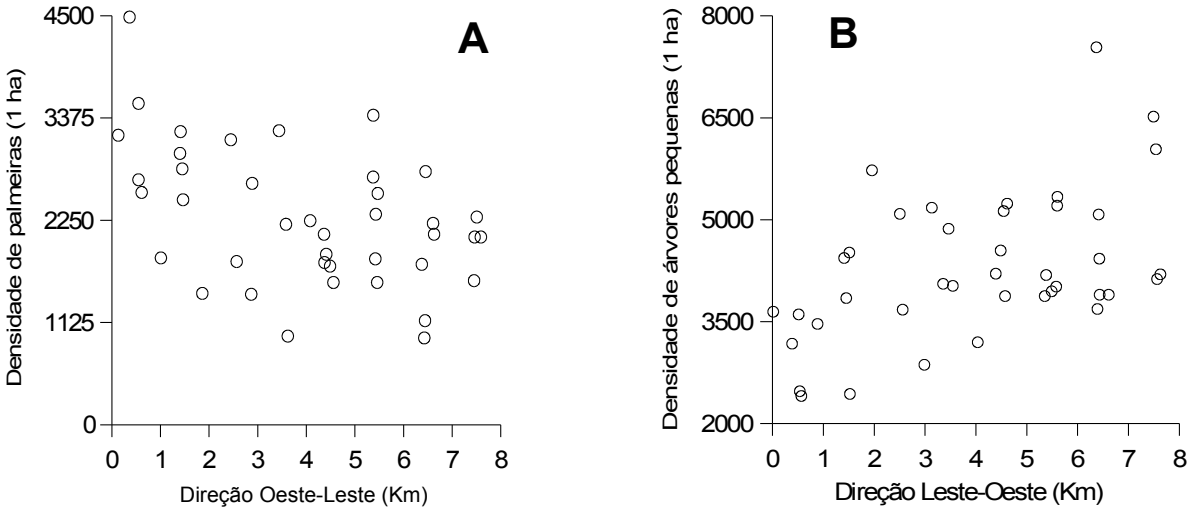


Figura 12 – O gráfico A mostra a relação entre a abundância de palmeiras de caule aéreo e subterrâneo e a coordenada geográfica Oeste-Leste. O gráfico B mostra a relação entre a densidade de árvores pequenas (>1<10 cm) e a coordenada geográfica Oeste-Leste.

3.6. RELAÇÕES ENTRE OS DESCRITORES DA COMUNIDADE DE LIANAS E O AMBIENTE – ESPAÇO, SOLO, TOPOGRAFIA E ESTRUTURA FÍSICA DA FLORESTA.

3.6.1. RELAÇÕES COM A DENSIDADE DE LIANAS.

A densidade total de lianas (caules/ha) na área de estudo diminuiu com o aumento da porcentagem de areia no solo ($p < 0.05$), com a abundância de palmeiras ($p < 0.05$) e com o índice de árvores ($p<0.01$) (Figura 13). A abundância de lianas não esteve relacionada com as variáveis geográficas ($p \geq 0.20$ para as coordenadas leste-oeste e norte-sul), semelhante aos resultados do teste de Mantel (*item 3.4*). O modelo completo, incluindo as variáveis ambientais e geográficas explicaram 49 % da variação na densidade total de lianas (Tabela 7).

Para a maior parte das classes diamétricas a densidade de lianas decresceu com o aumento da porcentagem de areia no solo, com a abundância de palmeiras e com o índice de estrutura arbórea, mas não para todas (tabela 8). A porcentagem de areia afetou apenas os indivíduos mais jovens. Já a estrutura da vegetação, composta pelas variáveis densidade de palmeiras e índice de árvores, afetou negativamente a maioria das classes diamétricas, explicando de 26 a 36 % da variação na densidade de lianas (tabela 8). A variação na densidade de lianas da maior classe de diâmetro não foi significativamente relacionada com as variáveis ambientais ou o componente geográfico.

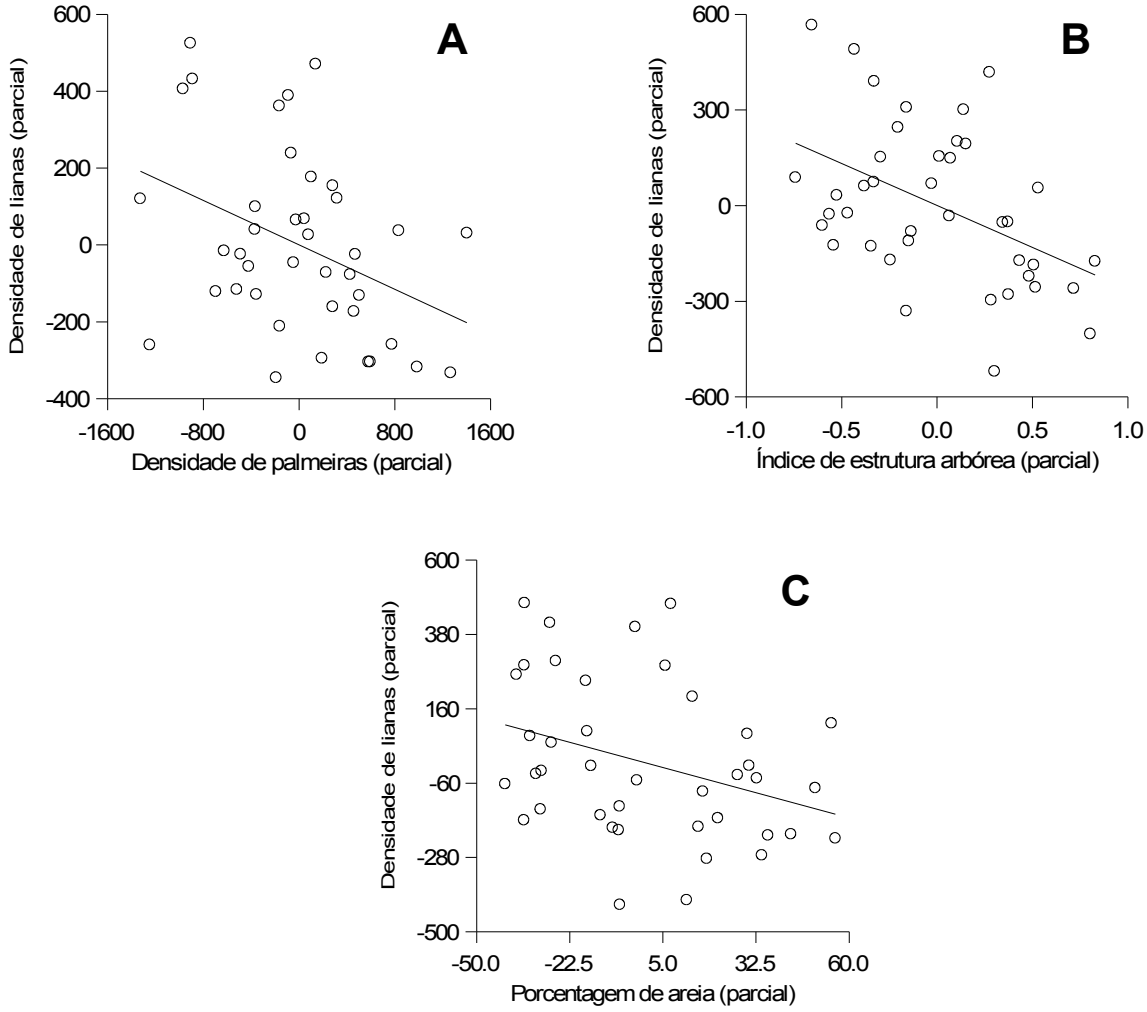


Figura 13 – Relações parciais entre a densidade total de lianas (caules/ha) e a densidade de palmeiras (A), índice de estrutura arbórea (B) e a porcentagem de areia (C).

Tabela 7 – Resultados das regressões múltiplas relacionando a densidade total de lianas com o solo (% de areia- AREIA), topografia (altitude - ALT e declividade – DECLIV.), estrutura física da floresta (abundância de palmeiras- PALM e o índice de estrutura arbórea- ÍNDICE) e a variável geográfica (na direção Leste-Oeste-LO e na direção Norte-Sul-NS). Os valores referem-se ao coeficiente *b* padronizado para cada variável nos modelos estatísticos, representando a magnitude do efeito (inclinação da reta no modelo linear). Os espaços em branco representam fatores não incluídos nos modelos.

Modelos estatísticos	Variável resposta (Lianas)	Solo	Estrutura física da floresta		Variável Geográfica		Topografia			
		AREIA	ÍNDICE	PALM	LO	NS	ALT	DECLIV	R^2	P
Modelo completo	Densidade total	**-2.71***	**-263.15****	**-0.14***	-0.003	-19.56			0.49	<0.001
Modelo ambiental	Densidade total	**-2.62***	**-249.87****	**-0.15****					0.47	<0.001
Modelo ambiental alternativo	Densidade total						5.31	3.31	0.09	**NS**

*p < 0.05; **p ≤ 0.01.

NS = não significativo (p=0.15).

A tolerância foi maior que 0.7 para todas as variáveis consideradas nos três modelos testados.

Tabela 8 – Resultados das regressões múltiplas relacionando densidade de lianas de diferentes classes diamétricas com a granulometria do solo (% de areia- AREIA), estrutura física da floresta (abundância de palmeiras- PALM e o índice de estrutura arbórea- ÍNDICE) e a variável geográfica (na

direção Leste-Oeste-LO e na direção Norte-Sul-NS). Os valores referem-se ao coeficiente *b* padronizado para cada variável nos modelos estatísticos, representando a magnitude do efeito (inclinação da reta no modelo linear). Os espaços em branco representam fatores não incluídos nos modelos.

Modelos estatisticos	Variável resposta (densidade de lianas-1ha)	Solo	Estrutura física da floresta		Variável Geográfica			
	Classes de diâmetro (cm)	AREIA	ÍNDICE	PALM	LO	NS	R^2	p
Modelo completo	1 – 2.4	**-2.24***	**-182.21****	**-0.10***	-0.01	-13.26	0.47	<0.001
Modelo ambiental	1 – 2.4	**-2.08***	**-164.05****	**-0.09***			0.44	<0.001
Modelo completo	2.5 – 4.9	-0.48	**-74.70***	-0.04	0.003	-5.99	0.40	<0.01
Modelo ambiental	2.5 – 4.9	-0.50	**-75.11****	**-0.04***			0.36	=0.001
Modelo completo	5.0 – 9.9	0.01	-7.56	-0.006	**0.003***	-0.04	0.38	<0.01
Modelo ambiental	5.0 – 9.9	-0.02	-11.37	**-0.009***			0.26	=0.01
Modelo completo	≥10	-0.00	1.32	-0.00	0.001	-0.26	0.24	**NS**
Modelo ambental	≥10	-0.01	0.68	-0.00			0.7	**NS**

*p < 0.05; **p ≤ 0.01. NS = não significativo

A tolerância foi maior que 0.7 para todas as variáveis consideradas em todos os modelos testados.

3.6.2. RELAÇÕES COM A ÁREA BASAL E A BIOMASSA VIVA ACIMA DO SOLO.

A área basal total de lianas esteve relacionada com as variáveis geográficas (dependência espacial, *item 3.4*). O modelo completo explicou 48 % da variação da área basal, mas somente o componente geográfico foi significativo. Quando o componente geográfico foi excluído do modelo estatístico, foi possível detectar a relação entre a área basal e as demais variáveis (tabela 9, modelo ambiental). O modelo passou a explicar 38 % da variação da área basal total; quanto maior a densidade de palmeiras ($p<0.01$) e maior o valor do índice de estrutura arbórea ($p<0.05$) menor a área basal de lianas (Fig. 14). Não existiu relação entre os componentes topográficos e a área basal nas 40 parcelas da Reserva Ducke (modelo ambiental alternativo).

Existem variações nas relações da área basal de lianas com as variáveis ambientais dependendo da classe de tamanho de lianas considerada (tabela 10). A porcentagem de areia teve relação negativa com a área basal dos indivíduos mais jovens ($p<0.05$), mas não com as classes de tamanho maiores, resultado que foi consistente com os obtidos para a densidade de lianas jovens (de 1 a 2.4 cm de diâmetro). A estrutura da vegetação relaciona-se negativamente com a área basal da maioria das classes diamétricas. A relação torna-se menos intensa com o aumento do tamanho das lianas, explicando 31 % da variação dos indivíduos entre 25 e 49 cm e 27 % dos indivíduos entre 50 e 99 cm (tabela 10).

O índice de estrutura arbórea teve um efeito mais sutil sobre a area basal das lianas, enquanto o efeito da densidade de palmeiras teve um efeito mais forte. O aumento da densidade de palmeiras limita a área basal das três primeiras classes de lianas, o que foi consistente com o observado para os dados de densidade de lianas. A variação na densidade de lianas da última classe, acima de 10 cm de diâmetro, não foi significativamente relacionada com as variáveis ambientais ou o componente geográfico.

A biomassa teve um comportamento semelhante aos resultados obtidos para a área basal de lianas. O *modelo completo* com as variáveis ambientais e os componentes geográficos explicam 47 % da variação da biomassa (modelo Gehring et al., 2004) (tabela 11).

A estimativa de biomassa de lianas refletiu muito a variação da área basal entre parcelas, mas incluíram ruídos nas diferenças relativas entre as parcelas. Esse erro, associado as estimativas de biomassa, diminuiu o poder de detecção das relações pelos testes estatísticos. Efeitos mais sutis, de variáveis como o índice de estrutura arbórea, relacionaram-se negativamente com a área basal, mas não foram detectados para a biomassa (tabela 11, *modelo completo e ambiental*). O *modelo ambiental alternativo* não obteve relações significativas, semelhantes aos resultados obtidos para a densidade e área basal.

A variação da biomassa de lianas para diferentes classes de tamanho relacionou-se de maneira semelhante a área basal, com cada uma das variáveis ambientais e geográficas (Tabela 12). A biomassa das lianas mais finas (primeira classe) apresentou relação negativa com a % de areia, densidade de palmeiras e índice de estrutura arbórea; e nenhuma relação com as variáveis geográficas.

Para as lianas com tamanhos intermediários (entre 2.5 e 4.9 e 5.0 e 9.9) os efeitos da densidade de palmeiras e da coordenada oeste-leste se confundiram. Os *modelos completo*s relacionou a biomassa de lianas somente com a variável oeste-leste ($p \leq 0.01$), enquanto que nos *modelos ambientais*, a biomassa relacionou-se negativamente com a densidade de palmeiras ($p \leq 0.01$). A biomassa da última classe de lianas (> 10 cm) seguiu o padrão encontrado para a área basal.

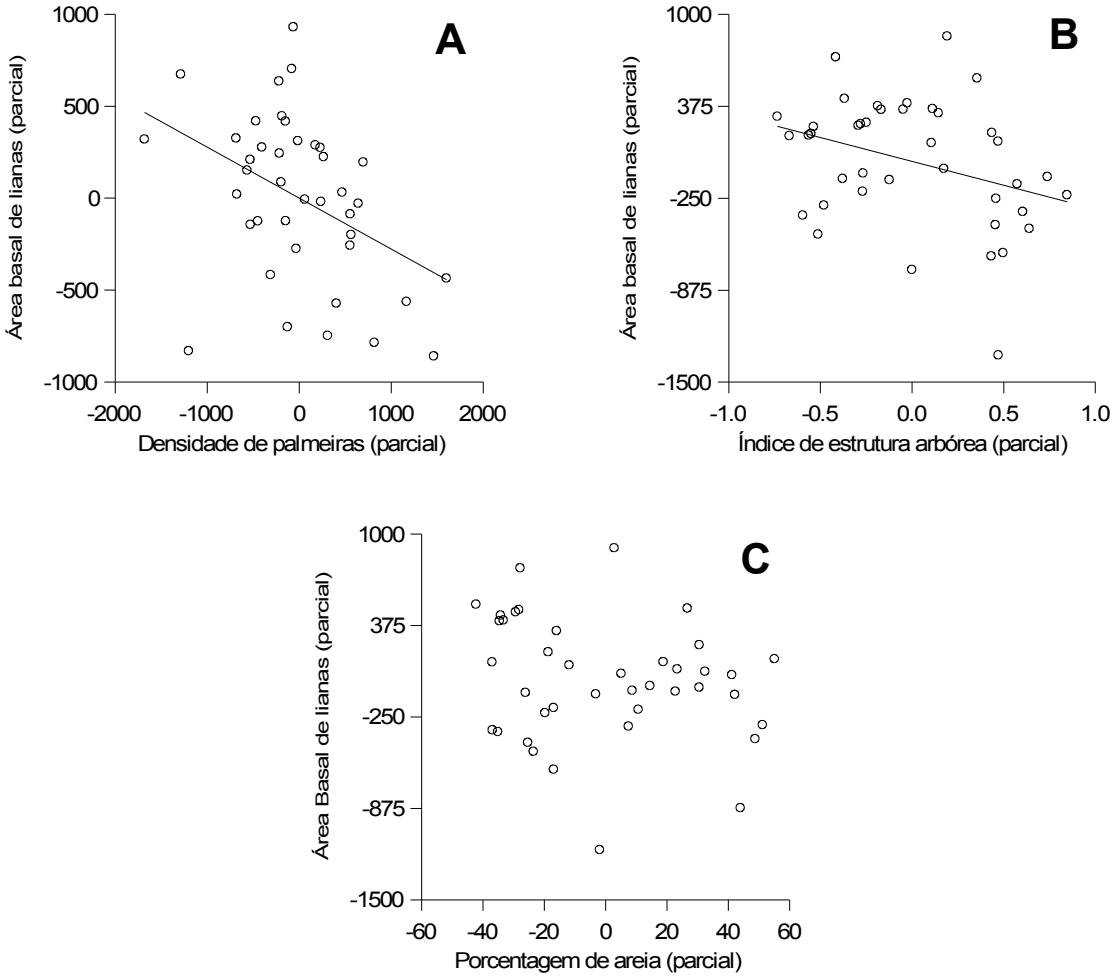


Figura 14 - Relações parciais entre a área basal total de lianas e a densidade de palmeiras (A), índice de estrutura arbórea (B) e porcentagem de areia (C) (resultados parciais do *modelo ambiental* da tabela 9).

Tabela 9 – Resultados das regressões múltiplas relacionando a área basal de lianas com o solo (% de areia- AREIA), topografia (altitude - ALT e declividade – DECLIV.), estrutura física da floresta (abundância de palmeiras- PALM e o índice de estrutura arbórea- ÍNDICE) e a variável geográfica (na direção Leste-Oeste-LO e na direção Norte-Sul-NS). Os valores referem-se ao coeficiente *b* padronizado para cada variável nos modelos estatísticos, representando a magnitude do efeito (inclinação da reta no modelo linear). Os espaços em branco representam fatores não incluídos nos modelos.

Modelos estatísticos	Variável resposta (Lianas)	Solo	Estrutura física da floresta		Variável Geográfica		Topografia			
		AREIA	ÍNDICE	PALM	LO	NS	ALT	DECLIV	R^2	P
Modelo completo	Área Basal	-2.22	-241.94	-0.19	**78.91***	-15.35			0.48	<0.001
Modelo ambiental	Área Basal	-3.09	**-324.08***	**-0.28****					0.38	=0.001
Modelo ambiental alternativo	Área Basal						6.92	4.87	0.06	**NS**

*p < 0.05; **p < 0.01. NS = não significativo (p ≥ 0.09).

A tolerância foi maior que 0.7 para todas as variáveis consideradas nos três modelos testados.

Tabela 10 – Resultados das regressões múltiplas relacionando área basal de lianas de diferentes classes diamétricas com a granulometria do solo (% de areia- AREIA), estrutura física da floresta (abundância de palmeiras- PALM e o índice de estrutura arbórea- ÍNDICE) e a variável geográfica

(na direção Leste-Oeste-LO e na direção Norte-Sul-NS). Os valores referem-se ao coeficiente *b* padronizado para cada variável nos modelos estatísticos, representando a magnitude do efeito (inclinação da reta no modelo linear). Os espaços em branco representam fatores não incluídos nos modelos.

Modelos matemáticos	Variável resposta (Área Basal de lianas)	Solo	Estrutura física da floresta		Variável Geográfica			
	Classes de diâmetro (mm)	AREIA	ÌNDICE[3]	PALM	LO	NS	R^2	P
Modelo completo	10-24	**-1.26****	**-96.67****	**-0.05****	-4.41	-2.75	0.51	<0.001
Modelo ambiental	10-24	**-1.19****	**-90.28****	**-0.05****			0.50	<0.001
Modelo completo	25-49	-0.90	**-152.54***	-0.08	15.52	-10.41	0.34	=0.01
Modelo ambiental	25-49	-1.06	**-164.92***	**-0.09***			0.31	<0.01
Modelo completo	50-99	0.40	-37.93	-0.06	**32.89****	-0.06	0.42	<0.01
Modelo ambiental	50-99	0.01	-75.41	**-0.09***			0.27	=0.01
Modelo completo	≥100	-0.45	45.20	0.003	34.91	-2.12	0.28	<0.05
Modelo ambiental	≥100	-0.85	6.48	-0.03			0.08	**NS**

*p ≤ 0.05; **p ≤ 0.01. . NS = não significativo (p ≥ 0.09).

A tolerância foi maior que 0.7 para todas as variáveis consideradas em todos os modelos testados.

Tabela 11 – Resultados das regressões múltiplas relacionando a estimativa de biomassa total de lianas com o solo (% de areia- AREIA), topografia (altitude - ALT e declividade – DECLIV.), estrutura física da floresta (abundância de palmeiras- PALM e o índice de estrutura arbórea- ÍNDICE) e a variável geográfica (na direção Leste-Oeste-LO e na direção Norte-Sul-NS). Os valores referem-se ao coeficiente *b* padronizado para cada variável nos modelos estatísticos, representando a magnitude do efeito (inclinação da reta no modelo linear). Os espaços em branco representam fatores não incluídos .

Modelos estatísticos	Variável resposta (Lianas)	Solo	Estrutura física da floresta		Variável Geográfica		Topografia			
		AREIA	ÍNDICE	PALM	LO	NS	ALT	DECLIV	R^2	P
Modelo completo	Biomassa total	-5.01	-356.63	-0.35	**0.29****	-23.38			0.47	<0.001
Modelo ambiental	Biomassa total	-8.37	-678.58	**-0.67***					0.30	<0.01
Modelo ambiental alternativo	Biomassa total						-3.72	-22.30	0.01	**NS**

*p < 0.05; **p < 0.01 . . NS = não significativo (p > 0.40).

A tolerância foi maior que 0.7 para todas as variáveis consideradas nos três modelos testados.

Para as estimativas de biomassa utilizo a equação alométrica de Gehring et al. (2004).

Tabela 12 – Resultados das regressões múltiplas relacionando a estimativa de biomassa de lianas em diferentes classes diamétricas com a granulometria do solo (% de areia- AREIA), estrutura física da floresta (abundância de palmeiras- PALM e o índice de estrutura arbórea- ÍNDICE) e a

variável geográfica (na direção Leste-Oeste-LO e na direção Norte-Sul-NS). Os valores referem-se ao coeficiente *b* padronizado para cada variável nos modelos estatísticos, representando a magnitude do efeito (inclinação da reta no modelo linear). Os espaços em branco representam fatores não incluídos nos modelos.

Modelos matemáticos	Variável resposta (Biomassa de lianas)	Solo	Estrutura física da floresta		Variável Geográfica			
	Classes de diâmetro (mm)	AREIA	ÌNDICE	PALM	LO	NS	R^2	P
Modelo completo	10-24	**-2.21****	**-144.53****	**-0.07***	-0.01	-2.11	0.51	<0.001
Modelo ambiental	10-24	**-2.12****	**-134.81****	**-0.06***			0.50	<0.001
Modelo completo	25-49	-1.53	**-331.61***	-0.15	0.03	-28.07	0.35	<0.01
Modelo ambiental	25-49	-1.83	**-355.08***	**-0.19***			0.31	<0.01
Modelo completo	50-99	1.15	-78.85	-0.17	**0.09****	0.59	0.42	<0.01
Modelo ambiental	50-99	0.09	-181.88	**-0.26****			0.27	=0.01
Modelo completo	≥100	-2.42	198.36	0.04	0.18	6.20	0.28	<0.05
Modelo ambiental	≥100	-4.52	-6.80	-0.15			0.06	**NS**

*p < 0.05; **p < 0.01 . . NS = não significativo (p > 0.40).

-A tolerância foi maior que 0.7 para todas as variáveis consideradas em todos os modelos testados.

-Para as estimativas de biomassa utilizo a equação alométrica de Gehring et al. (2004).

A correção de Bonferrroni foi aplicada sobre os testes estatísticos de regressão, quando a mesma hipótese foi testada para as diferentes classes de diametro, mas estes dados não foram apresentados nas tabelas. Foram realizadas 5 regressões múltiplas sobre o mesmo conjunto de dados (Ex: densidade total de lianas, densidade de 1.0 a 2.4 cm, de 2.5 a 4.9 cm, de 5.0 a 9.9 cm e lianas maiores que 10.0 cm), o que aumenta a possibilidade de encontrarmos padrões de relação ao acaso. Quando aplicamos a correção ($\alpha = 0.05 \div 5 = 0.01$) a grande maioria das probabilidades dos modelos ainda rejeita a hipótese nula, mas as probabilidades parciais de cada fator relacionado com a variação das lianas deixam de ser significativas ($p<0.05$), pelo caráter conservativo da correção discuto os efeitos parciais de cada fator sem a correção de Bonferroni.

4. DISCUSSÃO

4.1. Densidade e Área Basal de lianas – o que representam.

A variação da densidade total de lianas representa principalmente a variação da densidade dos indivíduos mais finos, enquanto que a variação na área basal total representa principalmente a variação do número de indivíduos de classes de tamanho intermediário entre as parcelas. Portanto, a variação total na densidade e área basal de lianas representam conjuntos de indivíduos de classes etárias distintas, mais jovens e mais velhos, respectivamente. Esta análise não considera os indivíduos clonais, cujos tamanhos independem da idade.

Tanto a área basal como a densidade de lianas são uma função de condições prévias do ambiente, dependendo do tempo de vida dos indivíduos na floresta, já que nenhuma população responde instantaneamente às mudanças do ambiente (Mitcheell, 2005). Portanto, a correlação dos descritores de um determinado organismo com variáveis ambientais medidas no tempo presente, possuem em sua variação não explicada, a variação do ambiente no passado, que não foram consideradas e medidas. Se as diferenças relativas da densidade de lianas entre parcelas são determinadas principalmente pela variação dos indivíduos mais finos-jovens e a área basal pela variação dos indivíduos intermediários-mais velhos, então a área basal sofrerá mais a influência das variações do ambiente e dos eventos estocásticos do passado.

4.2. Estimativas de biomassa de lianas e as equações alométricas

As estimativas de biomassa de lianas utilizando diferentes equações alométricas variaram bastante entre parcelas, mas estiveram fortemente relacionadas à variação na área basal. A variação entre estimativas por diferentes equações é esperada, e deve ser resultado das diferenças entre as áreas onde as amostras destrutivas foram realizadas, ou das opções metodológicas nas amostragens (Tabela 1) (Putz, 1983; Gerwing & Farias, 2000; Gehring et al., 2004).

O conjunto regional de espécies de lianas, a abundância local de cada espécie e as diferenças na densidade da madeira (entre espécies, indivíduos e segmentos dentro do mesmo indivíduo) são fontes de variação na construção das equações alométricas para conjuntos mistos de espécies. As decisões quanto a amplitude das lianas a serem amostradas (espécies mais 'comuns', estratégias ecológicas e tamanho dos indivíduos) e o período de amostragem no campo interferem nos resultados das estimativas.

A amplitude dos tamanhos das lianas amostradas na construção das três equações alométricas disponíveis na literatura parece ter tido um efeito importante sobre as estimativas. Existe uma ausência de amostras destrutivas para indivíduos maiores que 14 cm de diâmetro na construção das equações. As diferenças entre as estimativas de biomassa para as lianas utilizando diferentes equações aumenta muito para os diâmetros maiores, que não foram amostrados. Essas extrapolações para indivíduos não amostrados (> 14 cm) têm grande influência sobre as estimativas de cada parcela. A proporção da biomassa para os indivíduos maiores que 14 cm, em relação à biomassa total, foi maior para os modelos de Gehring et al. (2004) e Gerwing & Farias (2000). Esses indivíduos de lianas determinam os valores absolutos mais altos nas estimativas por parcela, principalmente, para as estimativas geradas pela equação de Gerwing & Farias (2000).

As variações observadas nas estimativas deste estudo entre indivíduos e parcelas, derivadas das diferentes equações, sugerem a necessidade de mais amostras destrutivas para indivíduos mais largos. Phillips et al. (2005) mostraram que indivíduos largos (acima de 10 cm) representam 80 % da biomassa das lianas de dossel. Seus resultados podem estar superestimando a biomassa de lianas largas, por estarem usando modelos alométricos (Chave et al., in press) que não incorporaram uma amostragem representativa para os indivíduos largos.

Para florestas de dossel mais baixo, com maiores taxas de distúrbio (antrópicos ou não) e poucos indivíduos de lianas largas, como em algumas situações florestais (Dewalt et al.; 2000), as estimativas de biomassa devem ser mais confiáveis. Principalmente se a equação inclui para as estimativas espécies de lianas de diferentes estratégias ecológicas.

Parcelas pequenas que cobrem pequenas extensões da floresta (e também amostragens não aleatórias) podem subestimar a densidade de indivíduos largos, e assim, seu efeito sobre as estimativas de biomassa. Para isso, o esforço amostral para indivíduos de diferentes classes diamétricas de lianas necessita ser mais equilibrado. O critério de sub-amostragem dos indivíduos mais jovens e aumento da área amostral para indivíduos acima de 5 cm como o realizado neste estudo é uma das possibilidades existentes.

Embora as equações alométricas provavelmente estimem bem a média regional de biomassa das lianas para determinadas áreas, não melhoram as estimativas locais (de cada parcela). As diferenças relativas entre parcelas continuam semelhantes às diferenças para os dados de área basal de lianas. Baker et al. (2004) aplicaram correções em suas estimativas de biomassa de árvores entre regiões contrastantes da Amazônia (gradiente leste-oeste da bacia amazônica). Embora a extensão do trabalho (escala) seja muito diferente, correções semelhantes poderiam ser feitas com base em amostras destrutivas da densidade da madeira de lianas dentro de cada parcela. Embora esse procedimento possa ser muito dispendioso, a variação da biomassa de lianas entre parcelas (e não da área basal) poderia ser realmente testada contra as variáveis ambientais. Para os cálculos do estoque de carbono florestal existe a necessidade de se quantificar bem a biomassa regional de lianas e não necessariamente as variações locais, pelo interesse dos pesquisadores em avaliar processos ecossistêmicos. Sendo assim, correções para melhorar as estimativas localmente devem ser desnecessárias na maior parte dos trabalhos.

4.3. – Outras fontes de variação nas estimativas de biomassa de lianas, considerações sobre dinâmica.

Características particulares das lianas são observáveis no processo de incorporação de carbono pelos indivíduos na floresta. Granados & Korner (2002) enfoca as plântulas de lianas, mas existe pouca informação facilmente disponível sobre os indivíduos mais largos. Indivíduos maiores e mais velhos têm mais chance de se desprenderem do dossel devido a quebras e desgastes das árvores (Penalosa, 1984). Quando isso ocorre, determinadas extensões

das lianas (1 a 6 metros – observação pessoal) deitam-se no solo, enquanto a parte suspensa forma um arco na floresta (forma de 'J'). A maior parte das lianas que sofre quedas com sua árvore suporte não morre, e rebrota depois de meses (Putz, 1984; Fisher & Ewers, 1991).

Enquanto extensões do caule no solo se enraízam ou rebrotam (Penalosa, 1984; Fisher & Ewers, 1991), extensões mais antigas e danificadas podem se desfazer, sendo incorporados como matéria orgânica no solo (observações pessoais). A dinâmica de cada indivíduo, de expansão do ápice da liana no dossel entre a copa das árvores, sua queda parcial, e a decomposição das partes danificadas, tornam difícil quantificação da variação da biomassa de lianas no tempo. Provavelmente subestima-se a variação da biomassa de lianas ao longo do tempo quando se avalia a dinâmica somente através do crescimento diamétrico do caule.

Quando não existe marcação permanente na posição de 1.30 m do caule, é possível que haja um decréscimo nas medidas de diâmetro ao longo do tempo. A queda das lianas maiores altera a antiga posição de 1.30 m onde a primeira medição do diâmetro foi realizada. Em um ponto acima, geralmente com diâmetro menor, realiza-se a segunda medição. Mesmo com a marcação permanente de tinta, a queda das lianas maiores pode esconder as extensões marcadas, e impossibilitar medições futuras na mesma posição (observações pessoais).

Além dessas dificuldades, indivíduos largos têm uma variação potencial maior de seu volume (biomassa) do que os indivíduos mais finos, devido a suas quedas. Embora lianas largas sejam raras na floresta, não é difícil ao encontrarmos duas delas, observar diâmetros semelhantes e volumes (baseado na extensão do caule) visivelmente contrastantes.

A variação das estimativas dos indivíduos de lianas largas da floresta modifica muito o valor absoluto das estimativas de lianas para cada parcela, especialmente em amostragens com parcelas maiores, que quantificam melhor a densidade de indivíduos largos.

4.4. – Estimativas da Biomassa Florestal, a representatividade das lianas.

Na ausência de distúrbios sérios, lianas raramente contribuem mais do que 5 % da biomassa total acima do solo (Hegarty & Caballé, 1991). Na

Reserva Ducke, as estimativas médias para a região, utilizando os três modelos disponíveis, não ultrapassaram 4 % da biomassa total acima do solo.

Regiões mais sazonais, diferentemente da Reserva Ducke, podem apresentar maior biomassa de lianas. Áreas mais sazonais podem variar em biomassa de lianas de acordo com a disponibilidade de suportes (Schintzer, 2005). Se a disponibilidade de suportes for suficiente para um grande número de lianas, provavelmente a biomassa florestal dessas áreas será mais alta (Ex: arco do desmatamento, comunicação pessoal Phillip Fearnside).

A Reserva Ducke, com o passar dos anos tornou-se um enorme fragmento florestal urbano de 10.000 ha (10 x 10 km). Com uma área core de 64 km^2, a Reserva é um ambiente favorável para o monitoramente de diferentes grupos biológicos incluindo as lianas. A dinâmica e o processo de fragmentação florestal podem ser avaliados nas extensões mais próximas da borda da Reserva (Laurance et al., 2001). A base de dados sobre a distribuição da biomassa em função das variações ambientais da R. Ducke permitirá no futuro entender as relações entre fragmentação e a dinâmica da comunidade nas diferentes condiçoes ambientais. Castilho (2005) mostrou que a dinãmica da biomassa da comunidade de árvores difere entre áreas com solo arenoso ou argiloso. Interações dos efeitos de tipo de solo e frequencia de distúrbios sobre a biomassa florestal são pouco estudados e devem ser uma contribuição importante para o entendimento dos processos de fluxo de carbono.

4.5. Densidade de palmeiras, árvores pequenas e a distância geográfica – a constrição das lianas ainda no sub-bosque.

A disponibilidade de suportes satisfatórios é a maior constrição para o crescimento em altura de lianas nas florestas tropicais (Putz & Holbrook, 1991). Na Reserva Ducke, a densidade total, a área basal total e a biomassa de lianas estiveram negativamente relacionadas com a densidade de palmeiras. A maior parte dos indivíduos de palmeiras incluídos na variável ‘densidade de palmeiras’ foi constituída principalmente pelos indivíduos de caule subterrâneo e palmeiras jovens de caule aéreo, representando em sua maioria a variação da estrutura de palmeiras do sub-bosque. Plantas com folhas grandes como as palmeiras carregam menos lianas do que plantas com folhas pequenas (Putz, 1984). A arquitetura das palmeiras pode permitir a ocupação por lianas (Vleut &

Pérez-Salicrup, 2005), mas novas folhas emergindo de sua gema apical (folhas em espada), desarranjam as lianas podendo cortá-las. Com a troca das frondes das palmeiras as lianas se desprendem e caem (Putz, 1980).

Plântulas crescendo abaixo das palmeiras no sub-bosque também têm maiores perdas do caule, devido a danos causados por insetos e patógenos, do que plântulas em outros sítios do sub-bosque (Denslow et al., 1991). Esses danos diminuem a sobrevivência, acumulação de biomassa e área foliar total das plântulas; portanto, áreas com grande abundância de palmeiras foram inversamente relacionadas com a densidade de plântulas (Denslow et al., 1991; Harms et al., 2004). Da mesma maneira, parcelas com alta densidade de palmeiras na Reserva Ducke tiveram menor densidade de árvores pequenas (1.0 cm ≥ DAP ≤ 9.9 cm) e lianas.

As lianas no sub-bosque iniciam sua escalada em altura através de suportes iniciais com diâmetros pequenos. As árvores pequenas representam a amplitude ideal de tamanhos de suporte para a escalada de lianas com diferentes mecanismos de ancoragem. Espécies de lianas com gavinhas, em média, precisam de suportes de 3.0 cm, enquanto espécies de caule e ramos entrelaçantes precisam de suportes de 8 e 10 cm respectivamente (Putz & Holbrook, 1991). Portanto, árvores pequenas com até 10 cm de diâmetro, podem ser bons representantes dos suportes potenciais das lianas no início do processo de escalagem ainda no sub-bosque. Árvores pequenas estiveram relacionadas positivamente com a densidade de lianas, mas por estarem altamente correlacionados com a densidade de palmeiras os resultados não foram apresentados.

Os resultados suportam a hipótese de que áreas com alta densidade de palmeiras, portadoras de mecanismos ‘anti-lianas’ e inibidoras de outros grupos de plantas no sub-bosque, e a baixa densidade de árvores pequenas como suportes iniciais, têm menor densidade total de lianas. Conseqüentemente, a constrição ambiental das lianas finas, principalmente pela ausência de suportes adequados, determina uma densidade menor de indivíduos intermediários, e assim menores valores de área basal total e biomassa de lianas.

Além disso, as variáveis densidade de palmeiras e árvores pequenas apresentaram dependência espacial. Enquanto a densidade de palmeiras diminuiu no sentido oeste para leste na Reserva Ducke, a densidade de

árvores pequenas do sub-bosque aumentou. Não existe uma hipótese clara paras as causas da dependência espacial das plantas de sub-bosque nos 64 Km^2 da Reserva Ducke. A coordenada geográfica oeste-leste, relacionada com os componentes do sub-bosque, poderia estar refletindo parte da história geológica da Reserva. Áreas experimentando mais atividade tectônica e sedimentação poderiam ser mais propensas a desenvolver stress ambiental e poderiam induzir o aparecimento de grupos endêmicos de plantas e animais (Rosseti et al., 2005). A tectônica pode determinar a evolução da paisagem moderna, via o desenvolvimento de drenagens, relevo, solo e as deposições dos sedimentos. Embora a Reserva Ducke esteja no limite geográfico para as hipóteses levantadas por Rosseti et al. (2005), a mudança progressiva a nordeste devido a tectônica, pode estar relacionada com as mudanças da densidade de plantas do sub-bosque na direção Oeste-Leste. As palmeiras podem ser utilizadas em futuros estudos para testar as hipóteses levantadas por Rosseti et al. (2005) e trazer indicações sobre as possíveis causas da dependência espacial encontrada.

Como algumas variáveis ambientais apresentaram dependência espacial, não foi possível estabelecer relações de causa e efeito claras sobre a comunidade de lianas. O que está estruturando a densidade de lianas: a densidade de palmeiras, densidade de árvores pequenas ou a distância geográfica (possível história geológica)? Esses fatores atuam direta ou indiretamente?

A densidade total de lianas e a densidade de lianas finas (de 1 a 2.4 cm) não estiveram relacionadas com as coordenadas geográficas, e não apresentaram dependência espacial, mas estiveram relacionadas com a densidade de palmeiras (e com a densidade de árvores pequenas). Esse resultado sugere que as lianas, inicialmente na floresta, não são estruturadas pelo espaço (ou pela história geológica da área). Os indivíduos mais finos de lianas sofreriam uma constrição na floresta devido a disponibilidade de suportes (palmeiras e árvores pequenas). Essa constrição determinaria a distribuição das lianas mais grossas (a partir de 2.5 cm), que passariam indiretamente, a estar relacionadas com o espaço, na mesma direção evidenciada para as palmeiras e as árvores pequenas, no sentido oeste-leste. A densidade de lianas acima de 2.5 cm variou ao longo da coordenada

geográfica Oeste-Leste. Isso explica a dependência espacial para área basal total e biomassa de lianas, que representam os indivíduos intermediários, e a falta de dependência espacial da densidade total de lianas, que representa os indivíduos mais finos.

4.6. Índice de estrutura arbóreo - Luz para as lianas jovens e estrutura de ancoragem em diferentes estratos da floresta para indivíduos intermediários em ascendência.

Quando uma liana atinge o limite vertical de seu suporte, um suporte adjacente de diâmetro satisfatório deve ser localizado para que a escalada na floresta continue. Essa abilidade de mover-se entre os suportes permite a liana ascender sobre o dossel da floresta (Putz & Holbrook, 1991; Balfour & Bond, 1993). A variação espacial entre os suportes potenciais (classes de freqüência das árvores com diferentes tamanhos) nos diferentes estratos da floresta favorece a maior abundância de lianas em determinados locais, como a borda das clareiras (Putz, 1984). Além disso, para as lianas jovens, quanto maior a heterogeneidade do dossel maior a entrada de luz, o que pode favorecer o aumento da densidade de lianas localmente (Schnitzer & Bongers, 2002).

Procurei representar através do índice de estrutura arbórea a variação dos suportes potenciais em diferentes estratos da floresta, além da heterogeneidade do dossel, que deve determinar os padrões de entrada de luz para o sub-bosque. Parcelas com baixos valores do índice apresentaram muitas árvores pequenas (entre 10 e 20 cm de DAP) e poucas árvores largas. Valores altos dos índices apresentaram o padrão inverso. Minha hipótese foi de que o índice de estrutura arbórea é capaz de representar as diferenças de estrutura física das árvores entre parcelas. Estas diferenças de estrutura entre parcelas devem se manter constantes ao longo do tempo, mesmo que haja uma dinâmica de mudança local dentro de cada parcela. (Condit et al., 1992)

A variação da estrutura da vegetação na paisagem pode estar relacionada com a topografia e a face de exposição do terreno (aspecto) a rajadas de ventos (Palmiotto et al., 2004). Áreas com maior declividade facilitam a queda de árvores aumentando a freqüência de clareiras de diferentes idades (Chen *et al*., 1997). O índice de estrutura arbórea esteve relacionado negativamente com a declividade dentro da parcela. Quanto maior

a declividade no interior da parcela, maior a heterogeneidade da estrutura arbórea em diferentes estratos (menor o valor do índice de estrutura arbórea). Esse padrão favoreceu a proliferação de lianas finas, e parcelas tendo menor valor do índice tiveram maior densidade total de lianas. A área basal e a biomassa também foram maiores nessas áreas, mas suas relações foram mais fracas, por representarem grandemente a variação dos indivíduos intermediários.

Esses resultados são compatíveis com outros autores que evidenciaram maior densidade de lianas em áreas com distúrbio (DeWalt et al., 2000; Schintzer et al., 2000; Laurance et al., 2001) ou nas bordas das clareiras (Putz, 1984). As lianas em locais de dossel alto e menor disponibilidade de suportes em diferentes estratos da floresta ocupam as copas verticalmente, vindo de árvores adjacentes; em áreas com maior disponibilidades de suportes em diversas alturas, o crescimento vertical é mais comum (Balfour & Bond, 1993). Entretanto, áreas com um conjunto favorável de suportes potenciais não necessariamente devem ter maior densidade e biomassa de lianas. A constrição das lianas devido a falta de suportes inicias ainda no sub-bosque ou por fatores edáficos desfavoráveis, além de aspectos bióticos como maior intensidade de herbivoria, poderiam evitar altas densidade de lianas em ambientes com estrutura geral da floresta favorável. Na Reserva Ducke, manchas de campinarana, aparentemente com uma estrutura de árvores favorável e maior quantidade de luz, não tiveram densidade de lianas visivelmente alta.

4.7. Granulometria do solo – areia, argila e altitude sobre as lianas mais finas.

As lianas finas (de 1 a 2.4 cm de diâmetro) foram menos abundantes em ambientes arenosos da Reserva Ducke, o que determinou uma menor abundância total de lianas nessas áreas.

Ambientes extremamente arenosos na Reserva Ducke geralmente representaram áreas com baixa altitude, próximas a igarapés, com uma camada espessa de raízes finas superficiais ao solo, em contato com a serapilheira muito abundante (observações pessoais). As sementes e plântulas nesse ambientes encontram um grande nível de estresse ambiental, devido às amplitudes de disponibilidade hídrica, e aeração do solo (Sollins, 1998; Clark,

2002). Além disso, a ampla camada de serrapilheira e de raízes superficiais pode dificultar o enraizamento das plântulas no solo (Facelli & Pickett, 1991).

Minha hipótese é de que ambientes arenosos em geral sejam desfavoráveis aos primeiros estágios de desenvolvimento das lianas, ou até mesmo a germinação das sementes. Decorrente disso, somente as lianas mais finas foram relacionadas com o gradiente granulométrico. Já que os indivíduos intermediários não estiveram relacionados com o solo, área basal total e biomassa também não responderam a esse gradiente.

5. CONSIDERAÇÕES FINAIS

Os resultados indicaram que provavelmente as variáveis ambientais atuam em fases distintas da vida das lianas. Essa cadeia hierárquica de efeitos, da fase jovem-fina a fase mais velha-larga das lianas, poderá ser testada e os mecanismos causais elucidados futuramente. O efeito da distância geográfica mostrou-se direcional (direção oeste-leste) e tornou ainda mais complexa a relação entre as variáveis. Tal componente pode trazer novas informações e hipóteses para estudos sobre distribuição de plantas, em especial lianas. São raros os trabalhos com lianas que incluem esse componente em suas análises, e não menos raros trabalhos com outros grupos vegetais que incluam o espaço explicitamente para avaliar a variação da densidade e riqueza de espécies. Tais abordagens são relacionadas frequentemente com beta diversidade e, portanto, com a mudança espacial na composição de espécies com o aumenta da distância.

6. BIBLIOGRAFIA

Balfour, D. A. & Bond, W. J. 1993 Factors limiting climbing distribution and abundance in a southern African forest. **The Journal of Ecology**. 81: 93-99.

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

Burnham, R. J., 2004. Alpha and beta diversity of lianas in Yasuní, Ecuador. *Forest* **Ecology and Management**, 190 (1): 43-55.

Castilho, C. V. 2004. **Variação espacial e temporal da biomassa arbórea viva em 64 Km^2 de floresta de terra-firme na Amazônia Central**. Tese de doutorado, INPA/UFAM, Manaus, AM. 72p.

Chauvel, A.; Lucas, Y. & Boulet, R. 1987. On the genesis of the soil mantle of the region of Manaus, Central Amazonia, Brazil. **Experientia**, 43: 234-241.

Chen, Z.; Hsieh, C.; Jiang, F.; Hsieh, T. & Sun, I. 1997. Relations of soil properties to topography and vegetation in a subtropical rain forest in southern Taiwan. **Plant Ecology** 132: 229-241.

Clark, D. B.; Palmer, M. W. & Clark, D. A. (1999). Edaphic factors and the landscape-scale distributions of tropical rain forest trees. **Ecology**, 80 (8): 2662-2675.

Clark, D. B. 2002. Los fatores edáficos y la distribuición de las plantas. In: M. Guariguata & G. Kattan (eds.) **Ecologia y conservación de bosques neotropicales**. Cartago: Ediciones LUR, pp. 193-221.

Condit, R.; Hubbell, S. P. & Foster, R. B. (1992). Short-Term Dynamics of a Neotropical Forest, Change within limits. **BioScience** 42 (11): 822-828.

Condit, R.; Pitman, N.; Leigh Jr., E. G.; Chave, J.; Terborgh, J.; Foster, R. B.; Núñez, P.; Aguilar, S.; Valencia, R.; Villa, G.; Muller-Landau, H. C.; Losos, E. & Hubbell, S. P. 2002. Beta-Diversity in Tropical Forest Trees. **Science** 295: 666-669.

Costa, F. R. C. & Magnusson, W.E.; Luizão, R. C. 2005 Mesoscale distribution patterns of Amazonian understory herbs in relation to topography, soil and watersheds. **Journal of Ecology**. 93 (5): 863-878.

Denslow, J. S.; Newell, E. & Ellison, A. M. 1991 The effect of understory palms and cyclanths on the growth and survival of Inga seedling. **Biotropica**. 23 (3): 225-234.

DeWalt, S. J.; Schnitzer S. A. & Denslow, J. S. 2000. Density and diversity of lianas along a chronosequence in a central Panamanian lowland forest. **Journal of Tropical Ecology** 16: 1-19.

Engel, V. L.; Fonseca, R. C. B. & Oliveira, R. E. 1998. Ecologia de lianas e manejo de fragmentos florestais. **Série Técnica IPEF** 12 (32): 43-64.

Facelli, J. M. & Pickett, S. T. A. 1991. Plant Litter: Its dynamics and effects on plant community structure. **The botanical review**. 57 (1): 1-32.

Fisher, J. B. & Ewers, F. W. 1991. Structural responses to stem injury in vines. In: Putz, F. E. & Mooney, H. A. (eds.). **The Biology of Vines**. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 99-124.

Gehring, C.; Park, S. & Denich, M. 2004. Liana allometric biomass equations for Amazonian primary and secondary forest. **Forest Ecology and Management** 195: 69-83.

Gentry, A. H. 1991. The distribution and evolution of climbing plants. In: F. E. Putz & H. A. Mooney (eds.). **The Biology of Vines.** Cambridge, United Kingdom, Cambridge University Press, pp. 3-50.

Gerwing, J. J. & Farias, D. L. 2000. Integrating liana abundance and forest stature into na estimate of total aboveground biomass for an eastern Amazonian forest. **Journal of Tropical Ecology** 16: 327-335.

Gerwing, J. J. ; Schnitzer, S. A.; Burnham, R. J.; Bongers, F.; Chave, J.; DeWalt, S. J.; Ewango, C. E. N.; Foster, R.; Kenfack, D.; Martínez-Ramos, M.; Parren, M.; Parthasarathy, N.; Pérez-Salicrup, D. R.; Putz, F. E & Thomas, D. W. 2006. **Biotropica**. 38 (2): 256-261.

Guillaumet, J. & Kahn, F. 1982. Estrutura e dinamismo da floresta. **Acta Amazônica**, 12 (4): 61-77.

Granados, J. & Korner, C. 2002. In deep shade, elevated CO_2 increases the vigor of tropical climbing plants. **Global Change Biology** 8: 1109-1117.

Harms, K. E.; Powers, J. S. & Montgomery, R. A. 2004. Variation in Small Sapling Density, Undestory Cover, and Resource Availability in Four Neotropical Forests. **Biotropica**. 36 (1): 40-51.

Hegarty, E. E. & Caballé, G. 1991. Community Ecology of Vines. In: Putz, F. E. & Mooney, H. A. (eds.). **The Biology of Vines**. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 313-335.

Ibarra-Manríquez, G. & Martinez-Ramos, M. 2002. Landscape variation of lianas communities in a Neotropical rain forest. **Plant Ecology** 160: 91-112.

Kinupp, V.F. & Magnusson, W.E. 2005. Spatial patterns in the understorey genus Psychotria in central Amazonia: effects of distance and topography. **Journal of Tropical Ecology.** 21 (4): 363-374.

Laurance, W. F.; Pérez-Salicrup, D.; Delamônica, P.; Fearnside, P. M.; D ´Angelo, S.; Jerozolinski A.; Pohl, L. & Lovejoy, T. E. 2001. Rain Forest Fragmentation and the structure of amazonian liana communities. **Ecology** 82 (1): 105-116.

Legendre, P. & Legendre, L. 1998. Complex Ecological Data Sets. In: **Numerical Ecology**. (Elsevier Science) pp. 1-50.

Legendre, P. & Legendre, L. 1998. Spatial Analysis. In: **Numerical Ecology.** (Elsevier Science) pp. 707-785.

Legendre, P.; Borcard, D. & Peres-Neto P. R. 2005. Analyzing Beta Diversity: Partitioning the spacial variation of community composition data. **Ecological Monographs**. 75 (4): 435-450.

Magnusson, W. E.; Lima, A. P.; Luizão, R.; Luizão, F.; Costa, F. R. C.; de Castilho, C. V.; Kinupp, V. P. RAPELD: a modification of the Gentry method for biodiversity surveys in long-term ecological research sites. **Biota Neotropica** 5(2).

Marques-Filho, A. O.; Ribeiro, M. N. G.; Santos, J. M. 1981. Estudos climatológicos da Reserva Florestal Ducke, Manaus, AM. IV- Precipitação. **Acta Amazônica**, 4: 759-768.

Mertens, J. 2004. **The characterization of selected physical and chemical soil properties of the surface soil layer in the "Reserva Ducke", Manaus, Brazil, with emphasis on their special distribution**. Bachelor Thesis. Humboldt-Universität Zu Berlin. Berlin. 46 p.

Mitchell, S. C. 2005. How useful is the concept of habitat? – a critique. **Oikos**. 110 (3): 634-638.

Palmiotto, P. A.; Vogt K. A.; Ashton, P. M. S.; Ashton, P. S.; Vogt, D. J.; LaFrankie, J. V.; Semui, H. & Seng Lee, H. 2004. Linking Canopy Gaps, Topographic Position, and Edaphic Variation in a Tropical Rainforest: Implications for Species Diversity. In: E. C. Losos & E. Leigh, Jr. (eds.). **Tropical Forest Diversity and Dynamism – Finding from a Large-Scale Plot Network** (b). The University of Chicago Press, Chicago and London, pp. 195-220.

Parthasarathy, N.; Muthuramkumar, S. & Reddy, M. S. 2004 Patterns of liana diversity in tropical evergreen forests of peninsular India. **Forest Ecology and Management** 190: 15-31.

Penalosa, J. 1984. Basal branching and vegetative spread in two tropical rain forest lianas. **Biotropica** 16: 1-9.

Pérez-Salicrup, D. R.; Sork, V. L. & Putz, F. E. 2001. Lianas and trees in a liana forest of Amazonian Bolívia. **Biotropica** 33: 34-47.

Phillips, O. L.; Martinez, R. V.; Arroyo, L.; Baker, T. R.; Killeen, T.; Lewis, S;L.; Malhi, Y. Mendoza, A. M.; Neill, D.; Vargas, P. N.; Alexiades, M.; Céron, C.; Di Fiori, A.; Erwin, T..; Jardim, A.; Palácios, W.; Saldias, M. & Vicenti, B. 2002. Increasing dominance of large lianas in Amazonian Forests. **Nature**, 418: 770-774.

Putz, F. E. 1980. Lianas vs. Trees. **Biotropica**. 12(3): 224-225.

Phillips, O. L.; Martinez, R. V.; Mendoza, A. M.; Baker, T. R. & Vargas, P. N. 2005. Large lianas as hyperdynamic elements of the tropical forest canopy. **Ecology.** 86 (5): 1250-1258.

Putz, F. E. 1983. Liana biomass and leaf area of a “Tierra Firme” forest in the Rio Negro Basin, Venezuela. **Biotropica** 15 (3): 185-189.

Putz, F. E. 1984. The natural history of lianas on Barro Colorado Island, Panama. **Ecology** 65 (6): 1713-1724.

Putz, F. E. 1991. Silvicultural effects of lianas. In: Putz, F. E. & Mooney, H. A. (eds.). **The Biology of Vines**. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 493-501.

Putz, F. E. & Holbrook, N. M. 1991. Biomechanical Studies of Vines. In: Putz, F. E. & Mooney, H. A. (eds.). **The Biology of Vines**. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 73-97.

Rice, K.; Brokam, N. & Thompson, J. 2004. Liana abundance in a Puerto Rican forest. **Forest Ecology and Management** 190: 33-41.

Rosseti, D. F.; Toledo, P. M. & Góes, A. M. 2005 New geological framework for Western Amazônia (Brazil) and implications for biogeografy and evolution. **Quaternary Research** 63: 78-89.

Schnitzer, S. A.; Dalling, J. W & Carson, W. P. 2000. The impact of lianas on tree regeneration in tropical forest canopy gaps: evidence for an alternative pathway of gap-phase regeneration. **Jounal of Ecology**. 88: 655-666.

Schnitzer, S. A. & Bongers, F. 2002. The ecology of lianas and their role in forests. **Trends in Ecology & Evolution** 17 (5) : 223-230.

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**, 93: 1115-1125.

Schnitzer, S. A. (2005). A mechanistic explanation for global patterns of liana abundance and distribution. **The American Naturalist**. 166: 262.

Sokal, R. R. & Rohlf, F. J. 1995. **Biometry**. 3ª edição. W. H. Freeman, San Francisco, Califórnia. 885 pp.

Sollins, P. 1998. Factors influencing species composition in tropical lowland rain forest: does soil matter? **Ecology** 79 (1): 23-30.

Systat. 1998**. Systat** *version* 8. SPSS, Inc., USA. . 3rd ed., W.H. Freeman and Company, New York.

Tuomisto, H.; Ruokolainen K.; Yli-Halla, M. 2003. Dispersal, environmental, and floristic variation of Western Amazonian forests. **Science** 299: 241-244.

Vidal, E.; Johns, J.; Gerwing, J. J.; Barreto, P. & Uhl, C. 2003. Manejo de Cipós para a Redução do Impacto da Exploração Madeireira na Amazônia Oriental. In: E. Vidal & J. J. Gerwing (eds.). **Ecologia e Manejo de Cipós na Amazônia Oriental.** Belém, Imazon, pp. 13-24.

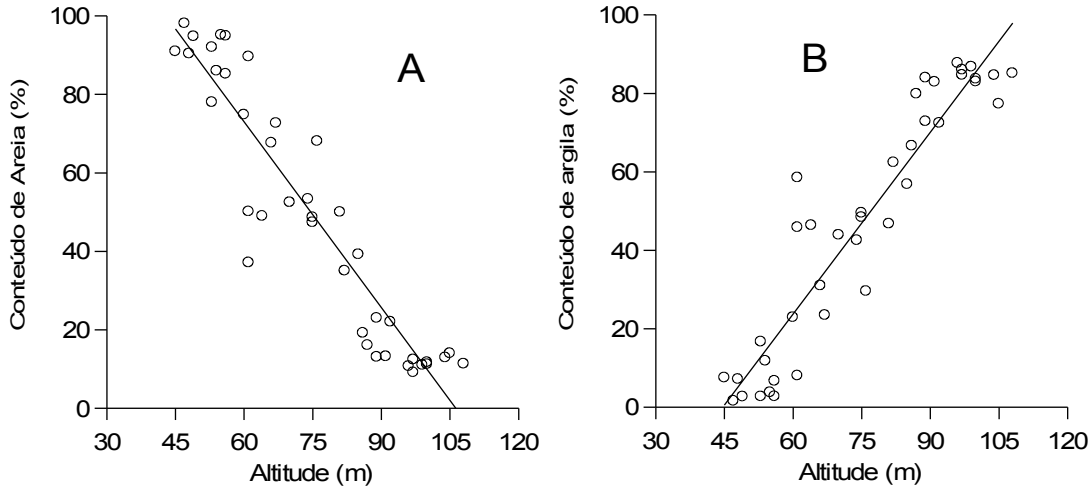
Vleut, I. & Pérez-Salicrup, D. R. 2005. Lianas and their supporting plants in the understorey at Los Tuxtlas, México. **Journal of Tropical Ecology** 21: 577-580.

Vormisto, J.; Svenning, J-C.; Hall, P. 2004a. Diversity and dominance in palm (Arecaceae) communities in terra firme forests in the western Amazon basin. **Journal of Ecology**. 92: 577-588.

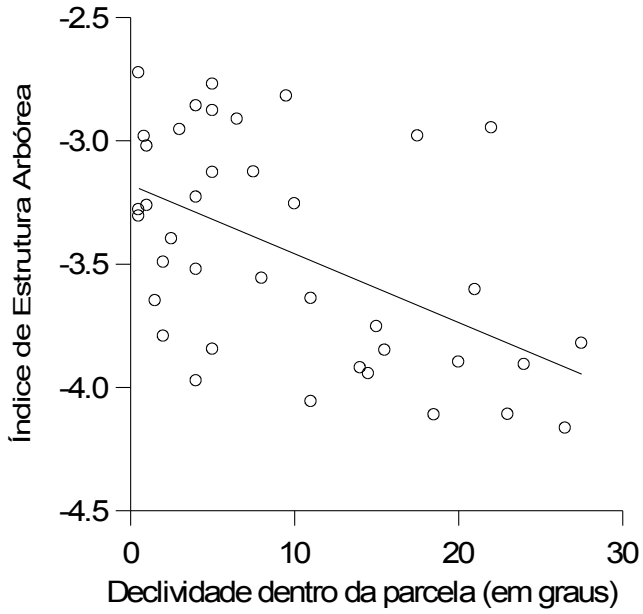
Vormisto, J.; Tuomisto, H.; Oksanen, J. 2004b. Palm distribution patterns in Amazonian rainforests: What is the role of topographic variation? **Journal of Vegetation Science** 15: 485-494.

Wilkinson, L. 1990. *SYSTAT:* **The system for statistics**. Evanston, Illinois, USA. SYSTAT Inc.

7. ANEXOS



Anexo 1 – Relação entre (A) argila e altitude e (B) areia e altitude para as 40 parcelas amostradas.



Anexo 2 – Relação entre o indice de estrutura arbórea e a declividade nas 40 parcelas amostradas na Reserva Ducke.

Livros Grátis

(http://www.livrosgratis.com.br)

Milhares de Livros para Download:

Baixar livros de Administração
Baixar livros de Agronomia
Baixar livros de Arquitetura
Baixar livros de Artes
Baixar livros de Astronomia
Baixar livros de Biologia Geral
Baixar livros de Ciência da Computação
Baixar livros de Ciência da Informação
Baixar livros de Ciência Política
Baixar livros de Ciências da Saúde
Baixar livros de Comunicação
Baixar livros do Conselho Nacional de Educação - CNE
Baixar livros de Defesa civil
Baixar livros de Direito
Baixar livros de Direitos humanos
Baixar livros de Economia
Baixar livros de Economia Doméstica
Baixar livros de Educação
Baixar livros de Educação - Trânsito
Baixar livros de Educação Física
Baixar livros de Engenharia Aeroespacial
Baixar livros de Farmácia
Baixar livros de Filosofia
Baixar livros de Física
Baixar livros de Geociências
Baixar livros de Geografia
Baixar livros de História
Baixar livros de Línguas

Baixar livros de Literatura
Baixar livros de Literatura de Cordel
Baixar livros de Literatura Infantil
Baixar livros de Matemática
Baixar livros de Medicina
Baixar livros de Medicina Veterinária
Baixar livros de Meio Ambiente
Baixar livros de Meteorologia
Baixar Monografias e TCC
Baixar livros Multidisciplinar
Baixar livros de Música
Baixar livros de Psicologia
Baixar livros de Química
Baixar livros de Saúde Coletiva
Baixar livros de Serviço Social
Baixar livros de Sociologia
Baixar livros de Teologia
Baixar livros de Trabalho
Baixar livros de Turismo