


UNIVERSIDADE ESTADUAL DE CAMPINAS
INSTITUTO DE BIOLOGIA



Marisa Gesteira Fonseca

**Ecologia populacional de três espécies madeireiras na Amazônia
oriental: implicações para o manejo**


Este exemplar corresponde à redação final
da tese defendida pelo(a) candidato (a)
Marisa Gesteira Fonseca
e aprovada pela Comissão Julgadora.

Tese apresentada ao Instituto de Biologia
da Universidade Estadual de Campinas
para obtenção do título de Doutor em
Biologia Vegetal

Orientador: Prof. Dr. Flavio Antonio Maës dos Santos

- 2007 -

**FICHA CATALOGRÁFICA ELABORADA PELA
BIBLIOTECA DO INSTITUTO DE BIOLOGIA – UNICAMP**

F733e

Fonseca, Marisa Gesteira
Ecologia populacional de três espécies madeireiras na
Amazônia oriental: implicações para o manejo / Marisa
Gesteira Fonseca. – Campinas, SP: [s.n.], 2007.

Orientador: Flavio Antonio Maês dos Santos.
Tese (doutorado) – Universidade Estadual de
Campinas, Instituto de Biologia.

1. Árvores - Amazônia. 2. Dinâmica de vegetação. 3.
Manejo florestal. 4. Regeneração (Biologia). I. Santos,
Flavio Antonio Maês dos. II. Universidade Estadual de
Campinas. Instituto de Biologia. III. Título.

(rcdt/ib)

Título em inglês: Population ecology of three timber species in Eastern Amazonia: implications for management.

Palavras-chave em inglês: Trees - Amazonia; Vegetation dynamics; Forest management; Regeneration (Biology).

Área de concentração: Biologia Vegetal.

Titulação: Doutora em Biologia Vegetal.

Banca examinadora: Flavio Antonio Maês dos Santos, Adriana Maria Zanforlin Martini, Edson José Vidal da Silva, Gislene Maria da Silva Granade, John Du Vall Hay.

Data da defesa: 31/07/2007.

Programa de Pós-Graduação: Biologia Vegetal.

Banca Examinadora

Prof. Dr. Flavio Antonio Mães dos Santos
(orientador)



Profa. Dra. Adriana Maria Zanforlin Martini



Prof. Dr. Edson José Vidal da Silva



Profa. Dra. Gislene Maria da Silva Ganade



Prof. Dr. Jonh Du Vall Hay

Prof. Dr. Carlos Alfredo Joly

Prof. Dr. Fernando Roberto Martins



Dr. Renato Soares Armelin

“Não basta que seja pura e justa a nossa causa.
É necessário que a pureza e a justiça existam dentro de nós”

CHE GUEVARA

AGRADECIMENTOS

Ao Flavio, por tudo o que me ensinou desde a graduação, pela dedicação, admirável paciência e pelo apoio de sempre.

Aos financiadores, Fundação de Apoio à Pesquisa do Estado de São Paulo (Fapesp; processo 02/14073-5), WWF Brasil e Programa de Áreas Protegidas e Apoio ao Arpa (processo CSR 304-2004) e Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) através do Edital Universal (processo 472962/2003-5) e da bolsa de doutorado cedida (processo 141465/2002-6).

Ao Edson Vidal por ter coletado e gentilmente cedido os dados de dinâmica das árvores adultas, sem os quais esse trabalho não seria possível.

À Adriana Martini, Eduardo Venticinque, Fernando Martins, Edson Vidal e Gislene Ganade pelas importantes contribuições.

À Noemi Leão e aos funcionários do Laboratório de Sementes Florestais da Embrapa Amazônia Oriental, pela indispensável ajuda no experimento de germinação de sementes e crescimento de mudas de Timborana.

Aos proprietários da Fazenda Agrosete, Pérsio e Tales Lima, pela permissão para a coleta de dados na área.

Ao Instituto do Homem e Meio Ambiente da Amazônia (IMAZON) pelo apoio logístico na área de estudo.

Ao Edson Vidal, Mark Shulze e Samuel Almeida pela ajuda na fase de escolha das espécies a serem estudadas.

Ao Jimmy Grogan, pelas valiosas sugestões ao capítulo de frutificação do Abiu.

Ao Emílio, Aurélio e Levi, que em diferentes fases do trabalho de campo, entre muitos cipós, tucandeiras, cabas, carapanãs e catuquiras, me ajudaram a procurar e medir as plantas.

Ao Albino, que tantas vezes colocou seu táxi em estradas enlameadas (ou empoeiradas, dependendo da estação) para me levar e buscar na Agrosete, pela enorme ajuda e por me dar a confortante certeza de que poderia sempre contar com ele.

Ao Miguel, Valdemir, Manoel, Marcelo, Lucia, Zé, Maria e Gilberto, pela companhia e amizade em diferentes períodos na Fazenda Agrosete, sem as quais eu provavelmente não teria conseguido terminar a coleta de dados.

À Carol e ao Renato Armelin, pelas esclarecedoras conversas sobre modelos matriciais e pela constante disposição em ajudar.

Ao Jamer e à Jú Silva, pelas dicas na confecção da carta imagem da área de estudo e pelo companheirismo nos últimos meses de redação da tese.

Aos colegas do Laboratório de Ecologia, Carol, Gui, Vanessa, Alê Caiafa, Rafael, Mari, Cris, Roque, Júlia e Érico, pelas trocas de idéia e ótima companhia nos meus períodos de estada em Campinas.

Aos queridos amigos Flaviana, Ritinha, Jú Farinaci, Jordan, Flavia Fuchs, Cris Seixas, Dani Bertani, Sônia, Horácio, Marcelo, Natália, Adal e Sú, pelo carinho com que me receberam em suas casas nas minhas diversas passagens por Campinas e por me apoiarem de diferentes formas ao longo desse trabalho.

Aos meus pais, Mario Jorge e Rachel, à minha irmã, Liana, e à minha avó, Lea, pelo amor e apoio de sempre.

ÍNDICE

Resumo.....	1
Abstract.....	3
Introdução Geral.....	5
Referências Bibliográficas.....	17
Capítulo 1: Demografia de indivíduos jovens de três espécies madeireiras na Amazônia oriental: implicações para o manejo	21
Resumo.....	21
Abstract.....	22
Introdução.....	23
Métodos.....	27
Resultados.....	33
Discussão.....	39
Referências Bibliográficas.....	43
Capítulo 2: Germinação de sementes e crescimento inicial de plântulas de <i>Pseudopiptadenia psilostachya</i> (DC.) G.P.Lewis & M.P.Lima (Leguminosae) em diferentes ambientes de luz.....	47
Resumo.....	47
Abstract.....	48
Introdução.....	48
Métodos.....	51
Resultados e Discussão.....	53
Referências Bibliográficas.....	57
Capítulo 3: Frutificação de três espécies madeireiras na Amazônia oriental: uma avaliação preliminar do efeito das práticas de manejo.....	63
Referências Bibliográficas.....	70

Capítulo 4: Spatiotemporal variation in the fruiting of a timber tree: implications for management.....	73
Abstract.....	73
Resumo.....	74
Introduction.....	74
Study species.....	77
Study site.....	77
Methods.....	78
Results.....	80
Discussion.....	82
Literature cited.....	85
 Capítulo 5: Sustentabilidade da exploração madeireira de três espécies na Amazônia oriental.....	 99
Resumo.....	99
Abstract.....	100
Introdução.....	101
Métodos.....	105
Resultados	115
Discussão.....	126
Referências Bibliográficas.....	131
 Considerações finais.....	 139

RESUMO

Apesar da importância atual e crescente da atividade madeireira em florestas naturais na Amazônia, a ecologia populacional das espécies exploradas é praticamente desconhecida. O presente trabalho tem como objetivo geral contribuir para o entendimento da ecologia populacional e dos efeitos da exploração madeireira convencional (EC) e de impacto reduzido (EIR) sobre a demografia de três espécies arbóreas, *Lecythis lurida* (Lecythidaceae), *Pseudopiptadenia psilostachya* (Leguminosae) e *Chrysophyllum lucentifolium* subsp. *pachycarpum* (Sapotaceae), em Paragominas, na Amazônia oriental. As espécies foram estudadas em três áreas de 24,5 ha, sendo duas áreas submetidas à exploração madeireira em 1993 (uma EIR e outra EC) e uma área não explorada (NE). Os indivíduos com diâmetro à altura do peito (DAP) ≥ 10 cm foram acompanhados nas três áreas de 1993 a 2003 e os jovens (comprimento ≥ 30 cm e DAP < 10 cm) foram amostrados em 5,25 ha de 2003 a 2005. Em 2004 foram tiradas fotografias hemisféricas para avaliação da cobertura do dossel nas três áreas. A frutificação foi avaliada durante um período reprodutivo de *L. lurida* e *P. psilostachya* e durante três períodos reprodutivos no caso de *C. lucentifolium*. Foram realizados experimentos de germinação de sementes e crescimento inicial de plântulas de *P. psilostachya* em laboratório e em viveiro, de forma a subsidiar iniciativas de produção de mudas da mesma. Os resultados evidenciaram a ampla variação das características ecológicas das três espécies e de suas respostas à exploração madeireira. Estimou-se que, adotando-se um único diâmetro mínimo de corte (DAP ≥ 50 cm) e restando-se a mesma proporção de árvores sementeiras (10% daquelas com DAP ≥ 50 cm), o efeito em termos de porcentagem de indivíduos reprodutivos retirados da população pode variar entre espécies na ordem de aproximadamente cinco vezes. *P. psilostachya* apresentou características associadas com baixa tolerância à sombra e bom potencial para

manejo sob EIR em ciclos de corte de 30 anos. A facilidade de produção de mudas dessa espécie sugere que ela pode ser usada com sucesso no enriquecimento de capoeiras e na recomposição de áreas degradadas. *C. lucentifolium*, por outro lado, apresentou maior tolerância à sombra e menor potencial para manejo sustentável, necessitando de ciclos de corte aproximadamente três vezes mais longos. Apesar de jovens de *L. lurida* apresentarem sobrevivência e potencial de crescimento intermediários aos das outras espécies, a alta frequência de quebra dos mesmos contribui de forma significativa para o baixo potencial da espécie para o manejo. Tanto a análise do padrão de distribuição espacial da abertura do dossel quanto da dinâmica populacional das espécies indicam a importância da aplicação das técnicas de EIR para a manutenção da composição e estrutura florestal. No entanto, os resultados sugerem que baixas intensidades de exploração e longos ciclos de corte são necessários para compatibilizar a preservação e utilização da floresta.

ABSTRACT

Despite the current and increasing importance of logging in natural forests of the Brazilian Amazon, the population ecology of commercial species is largely unknown. The objective of this study was to contribute to the understanding of the population ecology and the effects of conventional (CL) and reduced impact logging (RIL) on the population dynamics of *Lecythis lurida* (Lecythidaceae), *Pseudopiptadenia psilostachya* (Leguminosae) and *Chrysophyllum lucentifolium* subsp. *pachycarpum* (Sapotaceae), three commercial tree species, in eastern Amazonia. These species were studied in three plots (24.5 ha each), two of them subjected to logging in 1993 (CL and RIL) and a control plot (CP). All trees ≥ 10 cm in diameter at breast height (dbh) were studied between 1993 and 2003, and juveniles (height ≥ 30 cm and dbh < 10 cm) were sampled in 5.25 ha between 2003 and 2005. Canopy openness was estimated in 2004 using hemispherical photographs. Fruiting was assessed over one reproductive season of *L. lurida* and *P. psilostachya*, and three reproductive seasons of *C. lucentifolium*. Seed germination and the initial growth of *P. psilostachya* seedlings were assessed in laboratory and shade-house experiments in order to provide information about seedling production. The results highlight the variation in the species ecology and their response to logging. The effects of adopting a single minimum cutting diameter (dbh ≥ 50 cm) and of setting aside the same proportion of seed trees (10% of the trees ≥ 50 cm dbh) on the proportion of remaining reproductive individuals after harvesting may vary by five-fold among species. *P. psilostachya* showed characteristics associated with low shade-tolerance and promising potential for management under RIL in 30-year cutting cycles. Given that it is relatively easy to produce seedlings of this species, these seedlings may probably be successfully used in secondary forest enrichment and in the recovery of degraded areas. *C. lucentifolium*, however, presented a higher shade-

tolerance and lower potential for management, requiring three-fold longer cutting cycles. Although *L. lurida* juveniles have an intermediate survival and potential growth rate when compared to the other species, the high frequency of damage to individuals significantly decreases its management potential. The spatial distribution of canopy openness and the population dynamics of the study species indicate the importance of RIL techniques to maintain forest composition and structure. However, results suggest that long cutting cycles and low harvest intensities are necessary in order to achieve both utilization and conservation of forests.

INTRODUÇÃO GERAL

A importância da floresta Amazônica para a conservação da biodiversidade, dos recursos hídricos e manutenção do clima no Brasil e no mundo tem sido amplamente reconhecida. Com 53% de toda a cobertura de floresta tropical do planeta, estima-se que a região abrigue mais de 40 mil espécies de plantas vasculares, sendo 30 mil endêmicas, e uma ainda desconhecida diversidade de espécies de vertebrados e invertebrados (Conservation International 2003). As condições climáticas e a cobertura vegetal da região coexistem em um equilíbrio dinâmico que pode ser alterado por perturbações em um dos dois componentes (Nobre *et al.* 1991) e a permanência de mais de 70% da cobertura vegetal da Amazônia parece ser necessária para a manutenção do regime de chuvas no local (Silva-Dias *et al.* 2002). A quantidade de carbono estocado na floresta amazônica equivale a 15 anos das emissões antropogênicas atuais no planeta (Soares-Filho *et al.* 2006) e a redução do desmatamento no Brasil poderia contribuir de forma significativa para a diminuição das emissões globais de gás carbônico (Santilli *et al.* 2005).

Atualmente, a substituição da floresta por pasto e plantações de soja é a principal ameaça para a continuidade dos serviços ambientais oferecidos pela Amazônia (Fearnside 2005, Morton *et al.* 2006). A situação é especialmente grave no nordeste paraense, onde se observa uma alta taxa de desmatamento e uma proporção relativamente baixa do território protegida por unidades de conservação e terras indígenas (Silva *et al.* 2005). Diante da pressão de atividades econômicas na Amazônia como um todo, o estabelecimento de áreas protegidas é uma estratégia importante (Nepstad *et al.* 2006), mas insuficiente para a manutenção do clima regional, recursos hídricos e conservação de espécies e ecossistemas (Putz *et al.* 2001, Soares-Filho *et al.* 2006)

A exploração madeireira pode ser vista como ameaça ou como oportunidade para a efetiva conservação da Amazônia. Na forma como é realizada atualmente na maioria das operações na região, sem qualquer planejamento prévio (usualmente referida como “exploração convencional”- EC), a exploração madeireira não só altera drasticamente a estrutura e a diversidade biológica como aumenta significativamente a probabilidade de ocorrência de incêndios devido à redução da cobertura do dossel e ao acúmulo de material vegetal seco no chão da floresta (Holdsworth & Uhl 1997, Bawa & Seidler 1998, Nepstad *et al.* 1999).

A exploração madeireira de impacto reduzido (EIR) tem sido vista como uma alternativa para reduzir esses efeitos. A aplicação desse conjunto de práticas de manejo tem como principais objetivos diminuir os distúrbios ao solo, os impactos sobre a biodiversidade e os danos às árvores remanescentes (Sist 2000). Para tanto, são adotadas técnicas como a realização prévia de um inventário florestal, o planejamento das estradas, trilhas de arraste e pátios de estoque de toras, a queda direcional das árvores (de forma a facilitar o arraste e proteger indivíduos a serem explorados na próxima colheita), a restrição do movimento de tratores (principalmente em locais com relevo acidentado e durante a estação chuvosa) e o controle de cipós antes e depois da exploração (Jonhs *et al.* 1996; Pinard & Putz 1996, Sist 2000).

Apesar da alteração inevitável da proporção e distribuição de tamanho das clareiras (Webb 1997), um corpo crescente de evidências indica que o impacto sobre a vegetação, fauna, solos e rios pode ser significativamente reduzido através da aplicação dessas técnicas (Pearce *et al.* 2003). Foi observado, por exemplo, que a adoção de tais práticas propicia a diminuição da área de solo afetada em 24,2%, a redução de 25,5% dos danos às árvores de espécies comerciais e a uma abertura do dossel 47,4% inferior do que aquela da exploração

não planejada, gerando um volume de madeira disponível para um segundo corte após 30 anos superior a duas vezes àquele sem manejo (Jonhs *et al.* 1996; Barreto *et al.* 1998b). Assim, a exploração de impacto reduzido diminui a mortalidade de árvores remanescentes, propicia a manutenção de um maior estoque de carbono (Pinard & Putz 1996), reduz a probabilidade de incêndios em florestas exploradas (devido ao menor número de grandes clareiras abertas; Holdsworth & Uhl 1997) e o desperdício de madeira (Barreto *et al.* 1998a,b). Além disso, a cobertura vegetal, a riqueza e a densidade de espécies lenhosas são maiores em trilhas de arraste de áreas com exploração planejada do que com exploração não planejada alguns anos após a atividade (Pinard *et al.* 2000). Em um estudo recente, Azevedo-Ramos *et al.* (2006) compararam a riqueza, abundância e composição de formigas, aracnídeos, aves e mamíferos em três áreas no Pará antes e seis meses depois da exploração de impacto reduzido e concluíram que esse tipo de manejo florestal tem pouco efeito sobre a fauna se realizado em baixa intensidade de extração e em áreas conectadas com outras florestas.

Putz *et al.* (2001) argumentaram que embora a exploração madeireira necessariamente afete diferentes componentes da biodiversidade, a atividade é capaz de manter um número maior de espécies do que qualquer outra alternativa econômica não-florestal. Apesar de não substituírem a função de áreas protegidas, florestas cuidadosamente exploradas podem compor uma estratégia de conservação que abranja uma área maior da paisagem do que aquela destinada para proteção estrita.

Independentemente de seu potencial para a manutenção de serviços ambientais, a continuidade da exploração madeireira em florestas nativas é uma realidade inevitável atualmente na Amazônia brasileira. Em 2004 o Brasil foi responsável por 79% da produção madeireira do Domínio Amazônico (considerando os nove países que o compõem),

extraindo só nesse ano 24,5 milhões de metros cúbicos de madeira em tora (Lentini *et al.* 2005). A recente aprovação da Lei de Gestão de Florestas Públicas (Lei 11.284, sancionada em 03 de março de 2006) estabelece a possibilidade de concessão de tais florestas para a exploração madeireira. Nos primeiros 10 anos, o governo brasileiro pretende disponibilizar para concessão 13 milhões de hectares de floresta, o que corresponde a 3 % da Amazônia (Azevedo & Tocantins 2006). Essa área, contudo, pode aumentar futuramente, já que aproximadamente 42% da região é composta de terras públicas não protegidas por unidades de conservação e terras indígenas (Azevedo & Tocantins 2006).

Os aspectos técnicos das práticas de exploração não são os únicos obstáculos à adoção de um manejo florestal sustentável e provavelmente são mais facilmente superáveis do que os obstáculos econômicos, fundiários, políticos e culturais (Putz *et al.* 2000; Pearce *et al.* 2003). Nem por isso, contudo, são menos importantes. Se as práticas silviculturais não forem compatíveis com a sustentabilidade ecológica do manejo (ou seja, com a manutenção da produção florestal ao longo do tempo), após poucos ciclos de corte restarão apenas florestas com baixo valor tanto para exploração econômica como para conservação, mesmo que todos os demais obstáculos mencionados acima tenham sido superados.

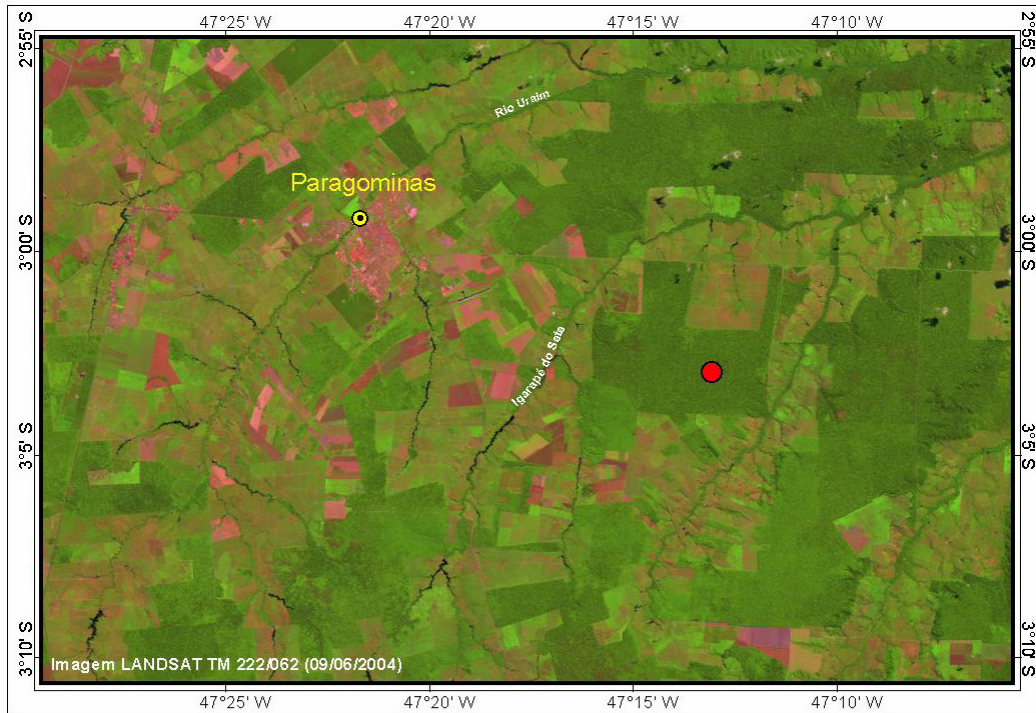
No entanto, apesar da importância atual e crescente da atividade madeireira na Amazônia, a ecologia populacional das espécies exploradas é praticamente desconhecida. Como os distúrbios causados por essa atividade diferem dos distúrbios naturais aos quais a floresta está sujeita (Dickinson *et al.* 2000), o entendimento do efeito da exploração madeireira sobre a regeneração e a estabilidade populacional de espécies arbóreas constitui um campo de pesquisa extremamente importante e largamente inexplorado (Guariguata & Pinard 1998). A compreensão de tais efeitos, assim como a obtenção de informações básicas sobre a ecologia das espécies arbóreas exploradas, é essencial para o

aperfeiçoamento das práticas de manejo e tem profundas conseqüências sobre a conservação e desenvolvimento da Amazônia.

O presente trabalho tem como objetivo geral contribuir para o entendimento da ecologia populacional e dos efeitos da exploração madeireira convencional e de impacto reduzido sobre a demografia de três espécies arbóreas comerciais, *Lecythis lurida* (Lecythidaceae), *Pseudopiptadenia psilostachya* (Leguminosae) e *Chrysophyllum lucentifolium* subsp. *pachycarpum* (Sapotaceae), em Paragominas, no nordeste do Pará (Figuras 1 e 2). Foram considerados como critérios de escolha das espécies estudadas principalmente a densidade na área de estudo, a facilidade de identificação de jovens (Figura 3) e adultos, informações sobre a ecologia reprodutiva (sendo excluídas espécies semélparas ou dióicas, que dificultariam o estudo da frutificação) e o valor econômico da madeira. As três espécies selecionadas apresentam indivíduos de grande porte (dossel superior ou emergentes) e suas madeiras podem ser utilizadas na construção civil externa e interna, entre outras aplicações (Sudam 1981, Teixeira *et al.* 1988, Loureiro *et al.* 2000).

No capítulo 1 foi estudada a demografia de jovens das três espécies, sendo investigada a relação entre taxas de crescimento, mortalidade, proporção de indivíduos nos ambientes de luz disponíveis na floresta, densidade da madeira de adultos e potencial da espécie para o manejo sustentável (evidenciado pelo capítulo 5). No capítulo 2 foi estudado o efeito de diferentes métodos de obtenção de sementes (no chão e na copa) de *P. psilostachya* e o efeito do grau de sombreamento no viveiro sobre a germinação de sementes e o desenvolvimento inicial de plântulas dessa espécie, de forma a subsidiar iniciativas de produção de mudas da mesma. No capítulo 3 foi estimada a proporção de indivíduos reprodutivos por classe de tamanho e o impacto da exploração de 90% das árvores com DAP \geq 50 cm de cada uma das espécies sobre o número de indivíduos

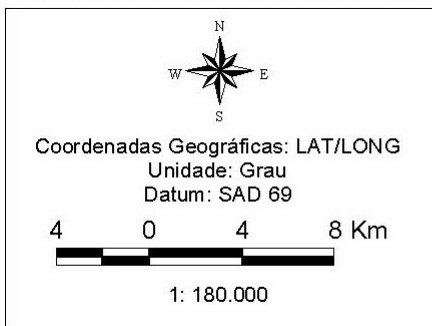
reprodutivos das mesmas no local, prática permitida atualmente pela legislação brasileira. Para *C. lucentifolium*, que apresentou frutificação anual durante o período de estudo, foi abordada no capítulo 4 a influência do diâmetro das árvores, grau de iluminação e infestação da copa por cipós sobre a probabilidade de frutificação dos indivíduos, sendo discutidas as implicações dos resultados para as práticas de manejo. No capítulo 5 foram avaliadas diferenças no ambiente de luz entre áreas submetidas à exploração madeireira convencional e de impacto reduzido 10 anos após as intervenções e em uma área controle e foram estudados os efeitos de tais formas de exploração sobre a regeneração das três espécies. Nessa análise, modelos matriciais e experimentos de resposta de tabela de vida foram utilizados para avaliar de que forma a EIR e EC influenciam os parâmetros demográficos e a estabilidade populacional das espécies, investigar quais parâmetros demográficos são mais importantes na determinação do potencial das mesmas para o manejo sustentável e testar a hipótese de que a aplicação das técnicas de EIR é compatível com a exploração sustentável das espécies em ciclos de corte de 30 anos. Nas considerações finais, são discutidas as implicações da variação dos diferentes aspectos estudados da ecologia das três espécies para o manejo florestal na Amazônia oriental.



LEGENDA



PARÂMETROS CARTOGRÁFICOS



MAPA DE LOCALIZAÇÃO

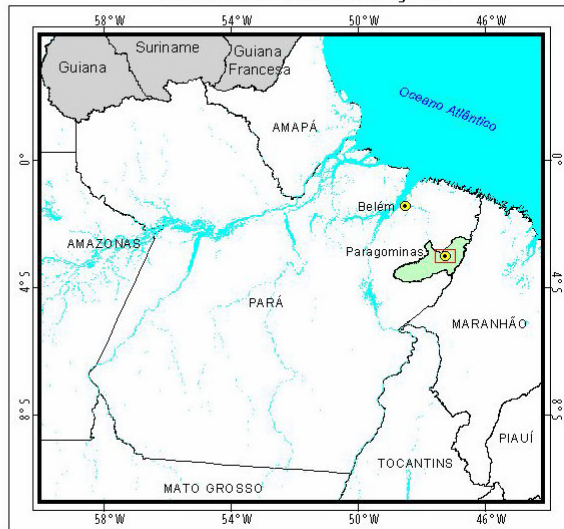


Figura 1: Carta imagem e mapa de localização da área de estudo

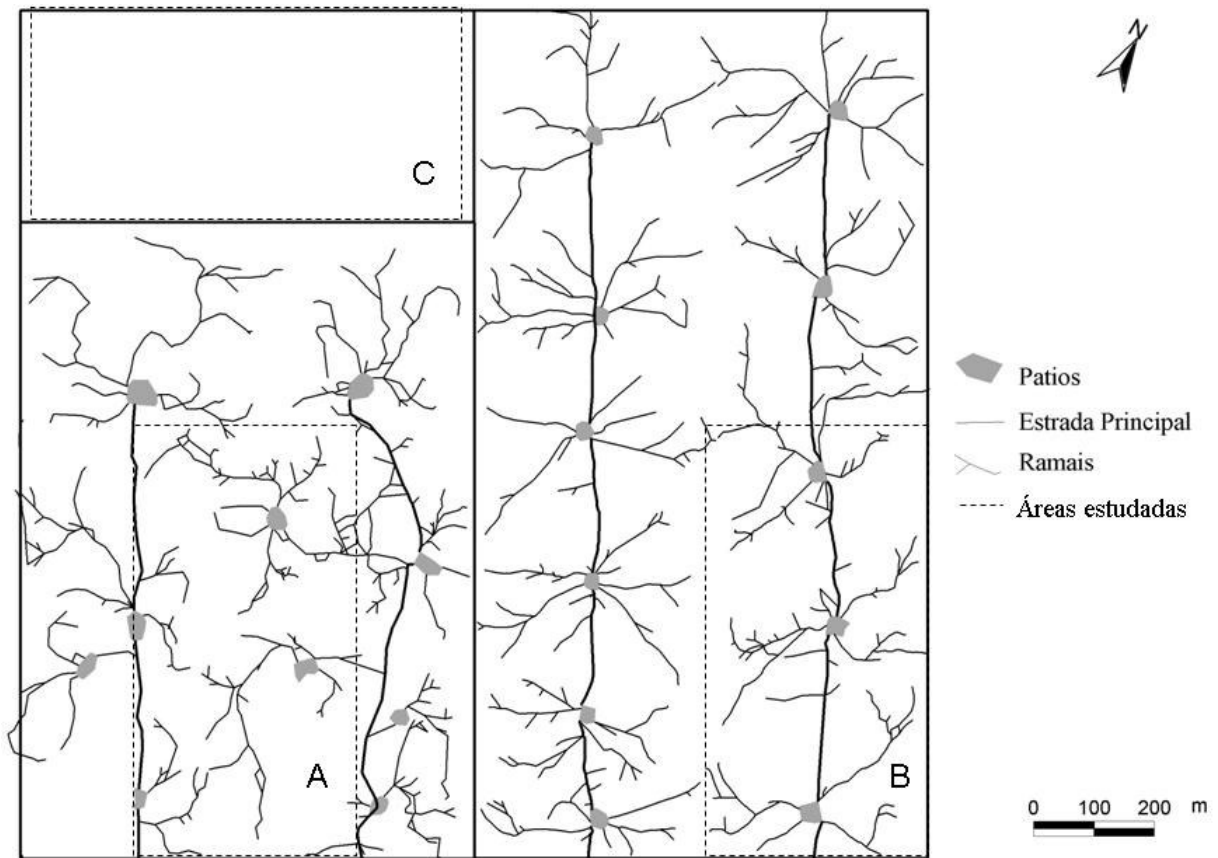


Figura 2: Disposição das áreas estudadas (24,5 ha cada) dentro da Fazenda Agrosete, Paragominas, PA. As áreas A e B foram submetidas em 1993 à exploração madeireira convencional e de impacto reduzido, respectivamente, e a área C não sofreu exploração. Figura adaptada de Vidal (2004).



Figura 3: Indivíduos jovens das três espécies estudadas: a) *Lecythis lurida* (Lecythidaceae); b) *Pseudopiptadenia psilostachya* (Leguminosae); c) *Chrysophyllum lucentifolium* subsp. *pachycarpum* (Sapotaceae).

Referências Bibliográficas

- Azevedo, T.R. & Tocantins, M.A.C. 2006. Instrumentos econômicos da nova proposta para a gestão de florestas públicas no Brasil. *Megadiversidade* 2: 13-17
- Azevedo-Ramos, C., Carvalho Jr, O. & Amaral, B.D. 2006. Short-term effects of reduced-impact logging on eastern Amazon fauna. *Forest Ecology and Management* 232-26-35.
- Barreto, P., Vidal, E., Amaral, P., Uhl, C., Jonhs, J. & Holdsworth, A. 1998a. Opção ecológica e lucrativa. *Ciência Hoje* 24: 52-55.
- Barreto, P., Amaral, P., Vidal, E. & Uhl, C. 1998b. Costs and benefits of forest management for timber production in eastern Amazonia. *Forest Ecology and Management* 108: 9-26.
- Bawa, K.S. & Seidler, R. 1998. Natural forest management and conservation of biodiversity in tropical forests. *Conservation Biology* 12: 46-55.
- Conservation International 2003. *Grandes regiões naturais: as últimas áreas silvestres da terra*. Conservation International, Belo Horizonte.
- Dickinson, M.B., Whigham, D.F. & Hermann, S.M. 2000. Tree regeneration in felling and natural tree fall disturbances in a semideciduous tropical forest in Mexico. *Forest Ecology and Management* 134:137-151.
- Fearnside, P. 2005. Desmatamento na Amazônia brasileira: história, índices e conseqüências. *Megadiversidade* 1: 113-123.
- Guariguata, M.R. & Pinard, M.A. 1998. Ecological knowledge of regeneration from seed in neotropical forest trees: implication for natural forest management. *Forest Ecology and Management* 112: 87-99.

- Holdsworth, A.R. & Uhl, C. 1997. Fire in Amazonian selectively logged rain forest and the potencial for fire reduction. *Ecological Applications* 7: 713-725.
- Jonhs, J., Barreto, P. & Uhl, C. 1996. Logging damage in planned and unplanned logging operations and its implications for sustainable timber production in eastern Amazon. *Forest Ecology and Management* 89: 59-77.
- Lentini, M., Pereira, D., Celentano, D. & Pereira, R. 2005. *Fatos florestais da Amazônia 2005*. Instituto do Homem e Meio Ambiente da Amazônia, Belém.
- Loureiro, A.A., Freitas, J.A., Ramos, K.B.L. & Freitas, C.A.A. 2000. *Essências madeireiras da Amazônia*. MCT/INPA, Manaus.
- Morton, D.C, DeFries, R. S., Shimabukuro, Y.E., Anderson, L.O., Arai, E., Espirito-Santo, F.B., Freitas, R. & Morisette, J. 2006. Cropland expansion changes deforestation dynamics in the southern Brazilian Amazon. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 103: 14637-14641.
- Nepstad, D.C., Veríssimo, A., Alencar, A., Nobre, C., Lima, E., Lefebvre, P., Schlesinger, P., Potter, C., Moutinho, P., Mendonza, E., Cochrane, M. & Brooks, V. 1999. Large-scale impoverishment of Amazonian forests by logging and fire. *Nature* 398: 505-508.
- Nepstad, D., Schwartzman, S., Bamberger, B., Santilli, M., Ray, D., Schlesinger, P., Lefebvres, P, Alencar, A., Prinz, E., Fiske, G. & Rolla, A. 2006. Inhibition of Amazon deforestation and fire by parks and indigenous Lands. *Conservation Biology* 20: 65-73.
- Nobre, C.A., Sellers, P.J. & Skula, J. 1991. Amazonian deforestation and regional climate change. *Journal of Climate* 4: 957-987.

- Pearce, D., Putz, F.E. & Vanclay, J.K. 2003. Sustainable forestry in the tropics: panacea or folly? *Forest Ecology and Management* 172: 229-247.
- Pinard, M.A. & Putz, F.E. 1996. Retaining biomass by reducing logging damage. *Biotropica* 28: 278-295.
- Pinard, M.A., Barker, M.G. & Tay, J. 2000. Soil disturbance and post-logging forest recovery on bulldozer paths in Sabah, Malaysia. *Forest Ecology and Management* 130: 213-225.
- Putz, F.E., Dykstra, D.P. & Heinrich, R. 2000. Why poor logging practices persist in the tropics? *Conservation Biology* 14: 951-956.
- Putz, F.E., Blate, G.M., Redford, K.H., Fimbel, R. & Robinson, J. 2001. Tropical forest management and conservation of biodiversity: an overview. *Conservation Biology* 15: 7-20.
- Santilli, M, Moutinho, P., Schwartzman, S., Nepstad, D., Curran, L. & Nobre, C. 2005. Tropical deforestation and the Kyoto Protocol. *Climatic Change* 71: 267-276.
- Silva, J.M., Rylands, A.B. & Fonseca, G.A.B. 2005. O destino das áreas de endemismo na Amazônia. *Megadiversidade* 1:124-131.
- Silva Dias, M. A. F., Rutledge, S., Kabat, P., Silva Dias, P. L., Nobre, C., Fisch, G., Dolman, A.J., Zipser, E., Garstang, M., Manzi, A.O., Fuentes, J. D., Rocha, H. R., Marengo, J., Plana-Fattori, A., Sá, L.D.A., Alvalá, R.C.S., Andreae, M.O., Artaxo, P., Gielow, R. & Gatti, L. 2002. Cloud and rain processes in a biosphere-atmosphere interaction context in the Amazon Region. *Journal of Geophysical Research* 107: 46.1-46.23
- Sist, P. 2000. Reduced-impact logging in the tropics: objectives, principles and impacts. *International Forestry Review* 2: 3-10.

- Soares-Filho, B.S., Nepstad, D.C., Curran, L.M., Cerqueira, G.C., Garcia, R.A., Azevedo-Ramos, C., Voll, E., McDonald, A., Lefebvre, P & Schlesinger, P. 2006. Modelling conservation in the Amazon Basin. *Nature* 440: 520-523.
- Sudam 1981. Grupamento de espécies tropicais da Amazônia por similaridade de características básicas e por utilização. Sudam, Belém.
- Teixeira, D.E., Santana, M.A.E. & Souza, M.R. 1988. Amazonian timbers for the international market. IBDF/ITTO, Brasília.
- Vidal, E.J. 2004. Dinâmica de florestas manejadas e sob exploração convencional na Amazônia oriental. Tese de Doutorado, Escola de Engenharia de São Carlos, Universidade de São Paulo, São Carlos.
- Webb, E. L. 1997. Canopy removal and residual stand damage during controlled selective logging in lowland swamp forest of northeast Costa Rica. *Forest Ecology and Management* 95: 117-129.

CAPÍTULO 1

Demografia de indivíduos jovens de três espécies madeireiras na Amazônia oriental: implicações para o manejo

Resumo

A escassez de dados na literatura sobre a demografia, especialmente de jovens, de espécies madeireiras tropicais dificulta o estabelecimento de padrões de resposta ao manejo florestal. Esse estudo analisa a demografia de jovens de *Lecythis lurida*, *Pseudopiptadenia psilostachya* e *Chrysophyllum lucentifolium* subsp. *pachycarpum*, três espécies arbóreas comerciais, em Paragominas, PA, procurando avaliar o grau de tolerância à sombra das mesmas e sua relação com a densidade da madeira de adultos e potencial para manejo sustentável. Os jovens (comprimento ≥ 30 cm e DAP < 10 cm) das três espécies foram amostrados em parcelas de 25 m² alinhadas ao longo de 20 transecções (totalizando 5,25 ha). Em 2003, 2004 e 2005 os indivíduos foram numerados, medidos (comprimento e DAP) e a cada um foi atribuído um índice de iluminação da copa. Não houve diferença significativa na distribuição de tamanho de *P. psilostachya* e *C. lucentifolium* ($\chi^2 = 1,033$; g.l. = 1; p = 0,309), mas sim entre essas e *L. lurida* ($\chi^2 = 15,182$; g.l. = 1; p $< 0,001$). *P. psilostachya* apresentou uma maior proporção de indivíduos com altos índices de iluminação em comparação com *C. lucentifolium* (Kolmogorov-Smirnov, p $< 0,050$), as maiores taxas de crescimento, os maiores índices de correlação entre crescimento e iluminação e as maiores taxas de mortalidade. Assim, *P. psilostachya* possui,

comparativamente, características associadas com baixa tolerância à sombra, enquanto *C. lucentifolium* apresentou as características opostas. Esse resultado está de acordo com o alto potencial para manejo sustentável de *P. psilostachya* e baixo de *C. lucentifolium* observados em outros estudos. Para *L. lurida*, no entanto, essa associação não é tão clara. A densidade da madeira de indivíduos adultos não parece ser um bom preditor da tolerância à sombra de jovens e nem do potencial relativo das espécies para o manejo. É necessário o estudo da demografia de um número maior de espécies comerciais de forma a se compreender melhor os padrões de respostas à exploração madeireira.

Abstract

The lack of data concerning the demography, particularly of juveniles, of tropical tree species hinders the understanding of the patterns of response to logging. This study examines the demography of the juveniles of *Lecythis lurida*, *Pseudopiptadenia psilostachya*, and *Chrysophyllum lucentifolium* subsp. *pachycarpum*, three commercial tree species, in eastern Amazonia, assessing the relationship among shade-tolerance, wood density and potential for sustainable management. Juveniles (height ≥ 30 cm and dbh < 10 cm) were sampled in 25 m² quadrants placed along 20 transects (a total of 5.25 ha). In 2003, 2004, and 2005 individuals were tagged, measured, and categorized using a crown illumination index. There were no significant differences in the size distribution of *P. psilostachya* and *C. lucentifolium* individuals ($\chi^2 = 1.033$; g.l. = 1; p = 0.309), but *L. lurida* showed a lower proportion of individuals < 50 cm height ($\chi^2 = 15.182$; g.l. = 1; p < 0.001). *P. psilostachya* showed a higher proportion of individuals in categories of high crown illumination than *C. lucentifolium* (Kolmogorov-Smirnov, p < 0.050), higher growth rates, correlation between growth and crown illumination, and mortality. Thus, *P. psilostachya*

showed, comparatively, characteristics associated with low shade-tolerance, while *C. lucentifolium* individuals presented the opposite performance. This result is in agreement with the high potential of *P. psilostachya* and low potential of *C. lucentifolium* for sustainable management found in other analyzes. For *L. lurida*, however, this association is not as straightforward. The adult's wood density was not related to shade-tolerance or to the potential for sustainable management, as expected. The study of a larger number of tropical tree species is necessary in order to better understand their response to forest management.

1. Introdução

As diferenças entre espécies vegetais quanto à tolerância à sombra foram documentadas na literatura pela primeira vez por Heyer na metade do século XIX, mas discussão sobre a importância das variações em características relacionadas à regeneração de plantas tropicais se intensificou apenas partir de 1950 (Grubb 1977). Desde então, inúmeros estudos têm proposto diferentes parâmetros, métodos e terminologias para a busca de padrões de história de vida dentro da grande diversidade de espécies arbóreas tropicais (revisões em Gitay *et al.* 1999; Köhler *et al.* 2000; Gourlet-Fleury *et al.* 2005).

Tentativas de classificação de espécies de árvores frequentemente se baseiam na idéia de que as taxas de crescimento e sobrevivência de indivíduos em diferentes condições ambientais dependem da alocação diferencial de recursos para o crescimento, manutenção, estocagem e defesa. Estudos têm demonstrado que, para conseguir sobreviver sob a baixa iluminação do sub-bosque, plântulas de espécies tolerantes à sombra tendem a alocar uma proporção relativamente maior de recursos para a defesa, seja química ou física, de forma a minimizar perdas de biomassa e mortalidade causada por ataque de herbívoros e patógenos

(Auguspurger & Kelly 1984; Turner 1994, Kitajima 1996, Kursar & Coley 2003). É possível ainda que espécies tolerantes à sombra aloquem mais recursos para estocagem de carboidratos, o que garantiria a capacidade de produzir novos tecidos após a ocorrência de danos ou de suportar períodos de balanço energético negativo decorrentes de condições especialmente desfavoráveis de iluminação, embora esse aspecto da alocação de recursos em plantas seja muito menos explorado na literatura (Kitajima 1996). O investimento energético na maximização da sobrevivência é feito em detrimento da alocação de recursos para o crescimento do indivíduo (Fine *et al.* 2004, Fine *et al.* 2006).

É aceito atualmente que, em decorrência desses mecanismos de compensação e da baixa disponibilidade de luz no sub-bosque da floresta, as espécies arbóreas tropicais se distribuem ao longo de um *continuum* de tolerância à sombra (Turner 2001). Assim, muitas espécies se encontram situadas na porção do eixo associada com alta proporção de jovens em ambientes pouco iluminados, baixa mortalidade, acúmulo de indivíduos nas menores classes de tamanho, baixa taxa de crescimento e plasticidade do crescimento em função do aumento da intensidade luminosa, enquanto um número relativamente menor de espécies se encontra mais próxima da extremidade das pioneiras, com características opostas (*e.g.* Condit *et al.* 1996; Poorter & Arets 2003, Gourlet-Fleury *et al.* 2005). A ocorrência de tais mecanismos de compensação não foi observada por Clark & Clark (1992), o que, segundo Turner (2001) pode ser decorrente do baixo número de indivíduos amostrados de algumas espécies, da baixa acurácia da medida de luz adotada ou da real inexistência do padrão entre as espécies estudadas.

Em geral, espera-se ainda que espécies com baixas taxas de crescimento e mortalidade apresentem alta densidade da madeira (Auguspurger & Kelly 1984; Swaine & Whitmore 1988; Wright *et al.* 2003; Gourlet-Fleury *et al.* 2005). Em alguns estudos, contudo, essa

relação não parece tão clara. Köhler *et al.* (2000) separaram espécies de uma floresta na Malásia em três estádios sucessionais: inicial, mediano (“*mid-sucessional*”) e tardio. As duas últimas categorias foram separadas exclusivamente com base na densidade da madeira, assumindo que essa característica seria negativamente correlacionada com as taxas de crescimento e de mortalidade. Embora tenha sido observada a tendência esperada nas taxas de crescimento em três das quatro áreas de estudo analisadas, em nenhuma delas foi observada diferença significativa desse parâmetro entre os grupos de espécies. Da mesma forma, as taxas de mortalidade seguiram o padrão esperado apenas em duas das áreas de estudo, enquanto nas demais áreas o grupo de espécies com densidade da madeira intermediária apresentou as menores taxas de mortalidade. Ferraz *et al.* (2004), ao classificarem 60 espécies madeireiras de terra firme na Amazônia Central em diferentes estádios sucessionais, concluíram que a densidade da madeira variou dentro dos grupos observados. Tais grupos, contudo, foram estabelecidos com base em características reprodutivas e os autores ressaltaram a necessidade de estudos sobre a demografia das espécies madeireiras amazônicas.

Tendo em vista a longevidade das espécies arbóreas e a dificuldade de se estimar o crescimento e, em especial, a mortalidade de indivíduos adultos, é extremamente importante buscar os melhores preditores da resposta das espécies à exploração madeireira. Seria possível prever o potencial relativo das espécies para manejo sustentável a partir das taxas vitais dos jovens? Se a posição relativa das espécies ao longo do gradiente de tolerância à sombra (ou simplesmente no ordenamento de taxas de crescimento, por exemplo) não muda ao longo do desenvolvimento dos indivíduos (Wright *et al.* 2003), então seria possível prever a resposta das espécies às perturbações com base no estudo das taxas vitais de jovens, as quais podem ser estimadas em intervalos de tempo mais curtos do

que dos adultos. Por outro lado, se o desempenho relativo dos indivíduos das espécies muda ao longo dos estádios de desenvolvimento (Clark & Clark 1992; Dalling *et al.* 2001), então não seria possível fazer inferências sobre os parâmetros demográficos da espécie com base no estudo dos indivíduos jovens e o estabelecimento de padrões de resposta a distúrbios fica mais complexo. No entanto, a escassez de dados sobre a demografia de espécies madeireiras tropicais dificulta sua classificação e o estabelecimento de padrões de resposta ao manejo florestal.

Chrysophyllum lucentifolium subsp. *pachycarpum*, *Lecythis lurida* e *Pseudopiptadenia psilostachya* são espécies arbóreas comerciais de grande porte (dossel superior ou emergentes) e alta densidade de indivíduos na floresta onde foi realizado o presente estudo. A grande abundância de indivíduos jovens (< 10 cm de DAP) no sub-bosque indica que as três espécies apresentam algum grau de tolerância à sombra. Através de modelagem matemática, observou-se que *P. psilostachya* tem um potencial promissor para exploração madeireira em ciclos de corte de 30 anos em Paragominas (PA), enquanto *C. lucentifolium* precisaria de ciclos de corte aproximadamente três vezes mais longos e *L. lurida* parece não poder ser manejada de forma sustentável, a menos que técnicas silviculturais como o plantio de mudas, por exemplo, sejam adotadas (Capítulo 5).

O presente estudo tem como objetivo verificar se indivíduos jovens das três espécies estudadas se distribuem de forma diferenciada entre os ambientes de luz na floresta e apresentam os mecanismos de compensação descritos na literatura. Espera-se que as espécies apresentem diferentes proporções de jovens nos ambientes de luz disponíveis na floresta, o que seria um indicativo de diferentes graus de tolerância à sombra (Poorter & Arets 2003). Espécies com maior proporção de indivíduos em ambientes pouco iluminados devem apresentar as menores taxas de crescimento e mortalidade, menor correlação entre

crescimento e grau de iluminação e acúmulo de indivíduos nas menores classes de tamanho. Além disso, pretende-se discutir: 1) Caso as espécies se situem em diferentes posições ao longo do *continuum* de tolerância à sombra, qual a relação entre a posição das mesmas e seu potencial para exploração madeireira? Espera-se que quanto mais próximas elas estiverem das características de espécies pioneiras, maior sua capacidade de se beneficiar dos distúrbios causados pela exploração madeireira e, portanto, maior seu potencial para manejo sustentável; 2) A densidade da madeira de indivíduos adultos das espécies apresentada na literatura está relacionada com a tolerância à sombra de jovens e com o potencial da espécie para manejo sustentável? Espera-se que, se as espécies se alocam ao longo de um gradiente de tolerância à sombra, aquelas com maior tolerância e, portanto, menor crescimento, sejam aquelas com maior densidade da madeira e menor potencial ecológico para a exploração madeireira sustentável.

2. Métodos

2.1 Área de estudo

Este estudo foi realizado na Fazenda Agrosete (3°00'–3°05'S; 47°10'–47°15'W), localizada a 18 km da sede do município de Paragominas, Pará, Brasil. Os solos da região são latossolos e a precipitação anual média é de 1750 mm, com uma estação seca bem definida (< 50 mm por mês) de julho a novembro (Holmes *et al.* 2002). O relevo é relativamente plano, com inclinação de no máximo 5° (Barreto *et al.* 1998). O dossel atinge de 25 a 40 m de altura e a densidade média de árvores com DAP ≥ 45 cm é de 17 indivíduos ha⁻¹, com 13 indivíduos ha⁻¹ pertencentes a espécies comerciais. A densidade de

indivíduos entre 15 e 45 cm de DAP é de 206 indivíduos ha⁻¹, com aproximadamente 80 indivíduos ha⁻¹ pertencentes a espécies comerciais (Barreto *et al.* 1998).

Dentro dessa fazenda, em 1993, uma área de 24,5 ha sofreu exploração madeireira de impacto reduzido (EIR). Em uma área de mesmo tamanho, foi realizada a exploração convencional (EC), como é convencionalmente realizada por madeireiras na Amazônia. Uma terceira área de 24,5 ha foi demarcada como controle (NE). Na EC, a queda e retirada das árvores (usualmente 3 a 8 indivíduos ha⁻¹ ≥ 45 cm de DAP) e a abertura de trilhas de arraste, estradas e pátios de estocagem de toras são realizadas sem qualquer planejamento. Na EIR, ao contrário, o corte foi precedido de um planejamento da melhor direção de queda das toras (de forma a facilitar o arraste e a minimizar os danos a árvores vizinhas), das trilhas de arraste, das estradas e dos pátios (veja Jonhs *et al.* 1996 e Vidal 2004 para uma descrição detalhada das práticas adotadas). Adicionalmente, um ano e meio antes da exploração, todos os cipós que poderiam interligar copas, agravando os danos da exploração, foram cortados.

2.2 Espécies estudadas

Foram considerados como critérios de escolha das espécies estudadas principalmente sua densidade na área de estudo, a facilidade de identificação de jovens e adultos, informações sobre a ecologia reprodutiva (sendo excluídas espécies semélparas ou dióicas, que dificultariam o estudo da frutificação – Capítulos 3 e 4) e o valor econômico da madeira.

Chrysophyllum lucentifolium subsp. *pachycarpum* Pires e T.D. Penn. (Sapotaceae) possui indivíduos de até 40 m de altura e 80 cm de DAP, com os maiores indivíduos

podendo apresentar pequenas sapopemas. As flores se colocam em fascículos axilares e os frutos são drupas ovóides, subglobosas ou obovóides, com látex branco (Pennington 1990). A frutificação é anual, mas variável entre anos e os frutos e sementes são importantes fontes de alimento para aves, macacos, pacas, cotias, porcos e veados (Feer & Forget 2002). Bugios (*Alouatta seniculus*) e antas (*Tapirus terrestris*) são considerados dispersores das sementes (Juliot 1997; Henry *et al.* 2000). Sua distribuição geográfica inclui o Panamá, Equador, Peru, Colômbia, Venezuela, Guiana Francesa e Amazônia brasileira. Normalmente ocorre em florestas úmidas abaixo de 500 m de altitude, mas é também encontrada em florestas montanas de até 1400 m de altitude na Venezuela e em regiões secas no Equador e no Peru (Pennington 1990).

A madeira é moderadamente pesada ($0,74 \text{ g/cm}^3$), tem cerne amarelo, é vendida no mercado nacional e internacional e pode ser usada na construção civil leve e pesada, móveis, decoração doméstica e utensílios em geral (Teixeira *et al.* 1988). É popularmente conhecida no Brasil como abiu-casca-grossa, abiu-branco, abiurana, abiurana-goiaba, cariúba, guajará ou goiabão. Essa espécie tem a terceira maior densidade de indivíduos acima de 10 cm de diâmetro do tronco à altura do peito entre as árvores consideradas comerciais na área de estudo (Edson Vidal, com. pess.).

Lecythis lurida (Miers) Mori (Lecythidaceae) é uma espécie decídua com indivíduos de até 35 m de altura e flores em inflorescência racemosa terminal. Os frutos são pixídios indeiscentes, com pericarpo coriáceo e apresentam de 1 a 7 sementes (Mori & Prance 1990; Parrota *et al.* 1995), as quais costumam ser predadas por roedores (Loureiro *et al.* 2000). Ocorre ao longo da costa brasileira do Rio de Janeiro a Pernambuco e na amazônia oriental, em florestas maduras não sujeitas a alagamento, florestas secundárias e

cerrados, apresentando menor estatura nesses dois últimos ambientes. Árvores de 3-4 m podem florescer em locais perturbados (Mori & Prance 1990).

A madeira é muito pesada (0,85 a 0,95 g/cm³), tem cerne castanho-amarelado a castanho-avermelhado, é fácil de trabalhar e muito durável (Loureiro *et al.* 2000). É empregada tradicionalmente no mercado nacional e com possibilidade de exportação, usada na construção civil pesada externa (pontes, postes, estruturas pesadas) e interna (carpintaria resistente em geral, treliças), assoalhos, móveis, veículos de transporte (vagões, carrocerias), embarcações, ferramentas, artigos de esporte e brinquedos (Sudam 1981). É conhecida popularmente como jarana, jarana-branca, jarana-buroja, inhaúba, inhaíba ou inhaíba-gigante.

Pseudopiptadenia psilostachya (DC.) G.P. Lewis & M.P. Lima (Leguminosae) é uma árvore de dossel superior ou emergente com grandes sapopemas, com casca dura, fina e com estrias verticais. As flores se colocam em espeques axilares e os frutos são longas vagens deiscentes com até 60 cm de comprimento contendo sementes aladas (Parrota *et al.* 1995). É típica da região amazônica, sendo encontrada no Brasil em florestas de terra firme do Pará, Amazonas, Amapá, Roraima e Rondônia. Ocorre também na Guiana Francesa, Suriname, Guiana, Venezuela e Colômbia (Lewis & Lima 1990).

A madeira é moderadamente pesada (0,76 g/cm³), com cerne marrom a marrom-avermelhado, considerada parecida com a de teca (*Tectona grandis*; Embrapa Amazônia Oriental 2004) e resistente a ataque por fungos e insetos. É vendida no mercado nacional e internacional e usada na construção civil interna e externa, construção naval, assoalhos, veículos de transporte (vagões, caminhões, etc), laminados decorativos, instrumentos musicais e movelaria (Sudam 1981; Teixeira *et al.* 1988; Loureiro *et al.* 2000). É chamada popularmente de timborana, caferana-açu ou faveira-folha-fina.

2.3 Coleta de dados

Foram estabelecidas 700 parcelas de 25 m² (5 m x 5 m) em cada uma das três áreas estudadas, totalizando 5,25 ha. Nas áreas com EIR e EC, as parcelas são alinhadas ao longo de 5 transecções de 700m, equidistantes entre si (~ 75m). A área NE tem o mesmo tamanho total (24,5 ha) e formato (350m x 700m) das demais, mas nesse local as trilhas utilizadas no inventário florestal (uma trilha a cada 25m) têm orientação diferente e se estendem ao longo da menor dimensão da área. Essas trilhas são constantemente utilizadas por pesquisadores e periodicamente reabertas. Portanto, para que as parcelas adotadas no presente estudo não cruzassem tais trilhas, foi necessário estabelecê-las ao longo de 10 transecções de 350m nesse local (também com 75 m de distância entre si).

Dentro das parcelas, entre agosto de 2003 e fevereiro de 2004 todos os jovens (comprimento igual ou maior que 30 cm e DAP < 10 cm) das três espécies foram numerados. Durante o inventário, foram medidos o DAP dos indivíduos com altura $\geq 1,5$ m e o comprimento (com o uso de fita métrica, seguindo toda a extensão do caule e galhos até a gema mais distante da base), de todos aqueles com DAP < 1 cm. Os pontos de medição de DAP e o local da base onde a fita métrica foi situada foram marcados com caneta permanente. Entre setembro de 2004 e janeiro de 2005 e, novamente, entre agosto de 2005 e janeiro de 2006, todos os indivíduos sobreviventes foram remedidos e aqueles que alcançaram 30 cm de comprimento no período foram numerados e medidos. Daqui em diante, o período compreendido entre a primeira e a segunda amostragem será referido como t_1 e aquele entre a segunda e terceira amostragens como t_2 . Nos três inventários, duas pessoas treinadas na identificação das espécies estudadas vistoriaram alternadamente toda a extensão de cada parcela. No segundo e terceiro inventários, após a vistoria inicial de cada parcela, os dados do ano anterior eram consultados para verificar se havia alguma planta

não encontrada. Caso houvesse, a parcela era cuidadosamente vistoriada mais uma vez, para se ter certeza de que a planta havia morrido. O grau de iluminação da copa de cada planta amostrada foi estimado através de um índice, que varia de um, para copas sem iluminação direta, até cinco, para copas com iluminação vertical e lateral direta (Clark & Clark 1992).

2.4 Análise dos dados

Os indivíduos das três espécies foram divididos nas seguintes classes de tamanho: jovem I ($30 \text{ cm} \leq \text{comprimento} < 50 \text{ cm}$), jovem II ($\text{comprimento} \geq 50 \text{ cm}$ e $\text{DAP} < 1 \text{ cm}$) e jovem III ($1 \text{ cm} \leq \text{DAP} < 10 \text{ cm}$). Para comparação da estrutura de tamanho das espécies na área NE e da proporção de indivíduos com quebras ou ausência de crescimento foi utilizado teste de χ^2 de partição (Ayres *et al.* 2003). Considerando que o foco das análises é a comparação entre as espécies estudadas e que a acurácia da estimativa dos parâmetros demográficos, especialmente a mortalidade, depende do número de indivíduos amostrados, foram utilizados os dados das três áreas de estudo nas análises de crescimento, mortalidade e distribuição de indivíduos em ambientes de luz. A distribuição do número indivíduos em categorias de iluminação da copa foi comparada entre espécies através do teste de Kolmogorov-Smirnov (Ayres *et al.* 2003) seguido de correção de Bonferroni seqüencial (Rice 1989). Em todas as análises de crescimento, a diferença entre a primeira e a segunda medida foi dividida pelo número de meses decorridos e multiplicada por 12 para o cálculo da taxa anual. O crescimento relativo em comprimento (taxa anual/tamanho inicial) foi comparado entre espécies através do teste de Kruskal-Wallis (Ayres *et al.* 2003). A relação entre o crescimento em comprimento e o índice de iluminação da copa foi testada através de índice de correlação de Spearman (Ayres *et al.* 2003).

A taxa anual de mortalidade (m_a ; Primack *et al.* 1985) de cada classe de tamanho foi calculada segundo o modelo exponencial:

$$m_a = 1 - (1 - M/N_t)^{1/\Delta t}$$

onde Δt é o tempo decorrido entre as duas amostras, M é o número de indivíduos mortos em Δt e N_t é o número de indivíduos vivos no início do período. Não foi possível realizar análises de crescimento, mortalidade e distribuição de indivíduos em ambientes de luz para a classe jovem III devido ao baixo número de plantas amostradas, especialmente de *L. lurida*.

3. Resultados

Não houve diferença significativa da proporção de jovens I, II e III entre *P. psilostachya* e *C. lucentifolium* na área NE (χ^2 ; $p > 0,274$ em todas as partições). *L. lurida*, contudo, apresentou menor proporção de jovens I e maior proporção de jovens II do que as outras duas espécies nesse local ($\chi^2 = 39,925$; g.l. = 1; $p < 0,001$; Figura 1). *P. psilostachya* apresentou uma maior proporção de indivíduos com índices mais altos de iluminação em comparação com *C. lucentifolium*, tanto considerando os jovens I como os jovens II (Figura 2; $D_{máx} = 0,170$; $p < 0,010$; $D_{máx} = 0,146$; $p < 0,010$, respectivamente). A distribuição de indivíduos jovens I e II em categorias de iluminação da copa não diferiu entre *L. lurida* e as outras duas espécies (Kolmogorov-Smirnov, $p > 0,050$).

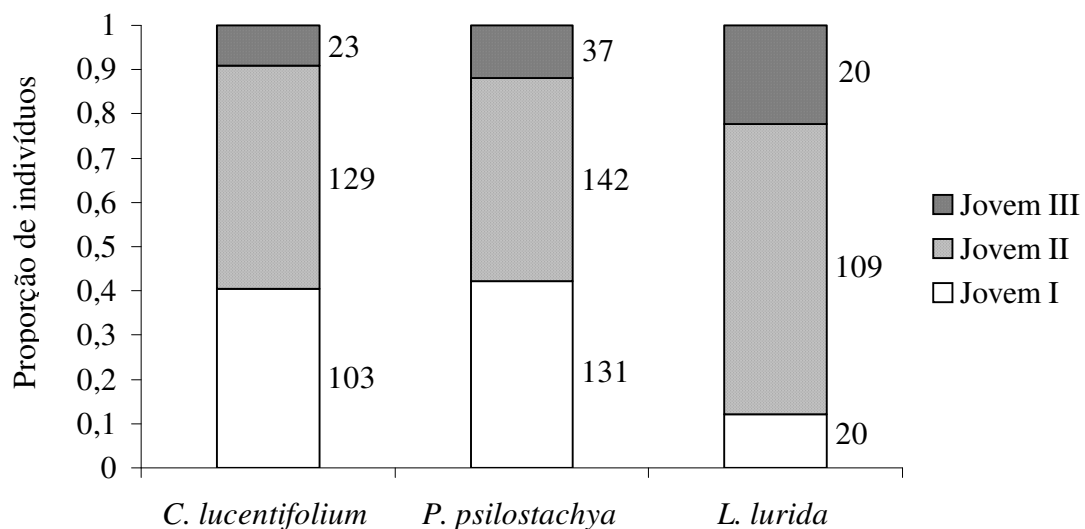


Figura 1: Proporção de indivíduos jovens das três espécies em classes de tamanho em 1,75 ha de floresta primária em Paragominas (PA). Jovem I = indivíduos com $30 \text{ cm} \leq \text{comprimento} < 50 \text{ cm}$; jovem II = comprimento ≥ 50 e $\text{dap} < 1 \text{ cm}$; jovem III = $1 \text{ cm} \leq \text{dap} < 10 \text{ cm}$. Valores ao lado das colunas indicam o número de indivíduos em cada classe de tamanho.

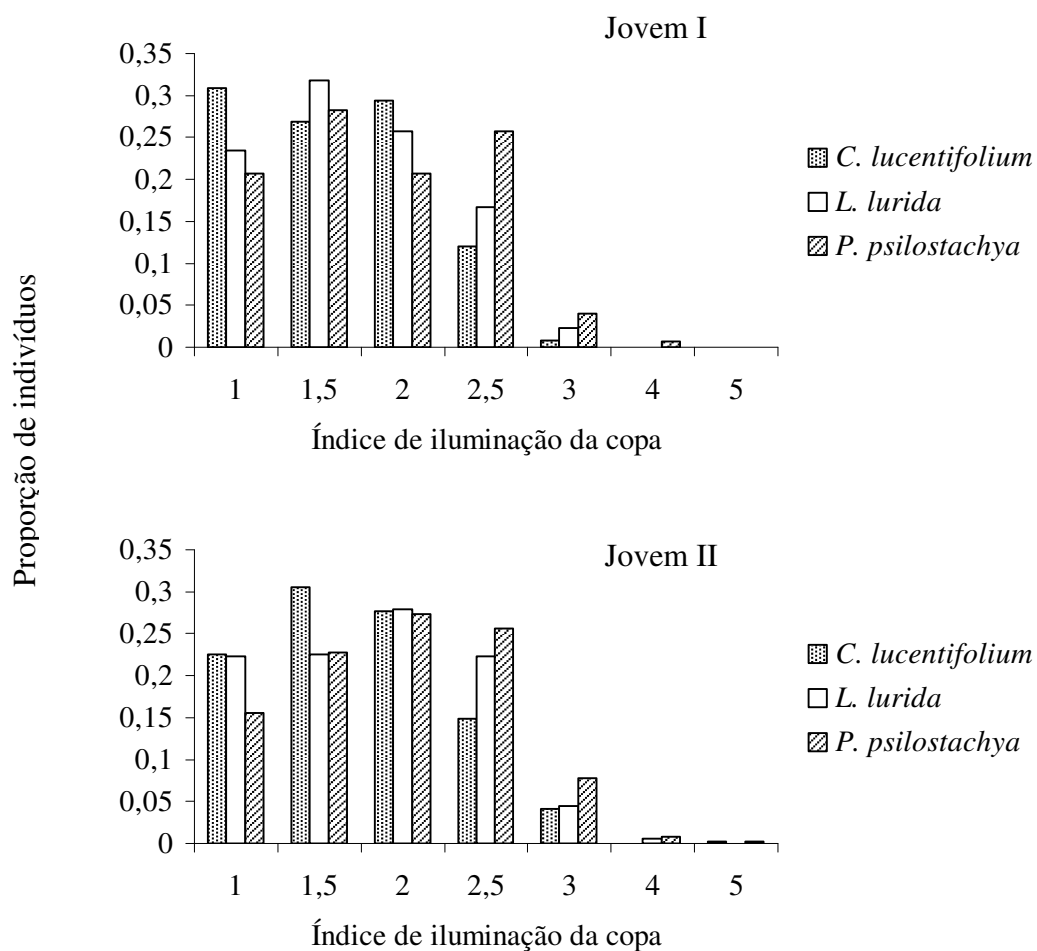


Figura 2: Proporção de indivíduos das três espécies estudadas em categorias de iluminação da copa (Jovem I = indivíduos com $30 \text{ cm} \leq \text{comprimento} < 50 \text{ cm}$; jovem II = comprimento ≥ 50 e dap $< 1 \text{ cm}$; Índice de iluminação da copa 1 = sem iluminação direta; 1,5 = baixa iluminação lateral (clareira lateral pequena); 2 = iluminação lateral intermediária (clareira lateral média); 2,5 = alta iluminação lateral (grande clareira lateral ou mais de uma clareira lateral média); 3 = 10 a 90% da copa com iluminação vertical; 4 = copa completamente iluminada verticalmente; 5 = copa completamente iluminada lateral e verticalmente).

Desconsiderando indivíduos que sofreram quebras, o crescimento relativo mediano em comprimento ($\text{cm cm}^{-1} \text{ ano}^{-1}$) de indivíduos com até 1 cm de DAP de *P. psilostachya* foi maior do que das outras duas espécies em t_1 ($H = 46,498$, g.l. = 2; $p < 0,001$, Método de Dunn com $\alpha = 0,050$) e significativamente maior que *C. lucentifolium* em t_2 ($H = 49,765$, g.l. = 2; $p < 0,001$, Figura 3). O crescimento absoluto máximo (cm ano^{-1}) observado por indivíduo jovem II de *P. psilostachya* em t_1 (101,6 cm) foi 2,1 vezes maior que de *C. lucentifolium* e *L. lurida* (ambos 48,0 cm). Em t_2 , o crescimento absoluto máximo nessa classe de tamanho em *P. psilostachya* (106,2 cm) foi 2,9 vezes maior do que em *C. lucentifolium* (36,5 cm) e 1,7 vezes maior que *L. lurida* (60,6 cm).

Em t_1 , a proporção de indivíduos com quebras não diferiu entre *C. lucentifolium* e *P. psilostachya* ($\chi^2 = 0,376$; g.l. = 1; $p = 0,539$), mas foi menor nessas do que em *L. lurida* ($\chi^2 = 4,000$; g.l. = 1; $p = 0,045$, Figura 4). Em t_2 , a proporção de indivíduos com quebras diferiu entre as três espécies (χ^2 ; $p < 0,001$ em todas as partições), sendo maior em *L. lurida*, seguida por *P. psilostachya* (Figura 4). *P. psilostachya* apresentou menor proporção de indivíduos com ausência de crescimento do que as outras duas espécies tanto em t_1 ($\chi^2 = 19,846$; g.l. = 1; $p < 0,001$) como em t_2 ($\chi^2 = 10,242$; g.l. = 1; $p = 0,001$; Figura 4). As três espécies apresentaram correlação entre crescimento em comprimento e índice de iluminação da copa, sendo os maiores índices de correlação observados em *P. psilostachya* e os menores em *C. lucentifolium* (Tabela 1). As taxas de mortalidade de jovens I e jovens II de *P. psilostachya* foram 2,6 e 2 vezes maiores que as de *C. lucentifolium*, respectivamente (Tabela 2). A mortalidade de *L. lurida* foi intermediária à das outras duas espécies.

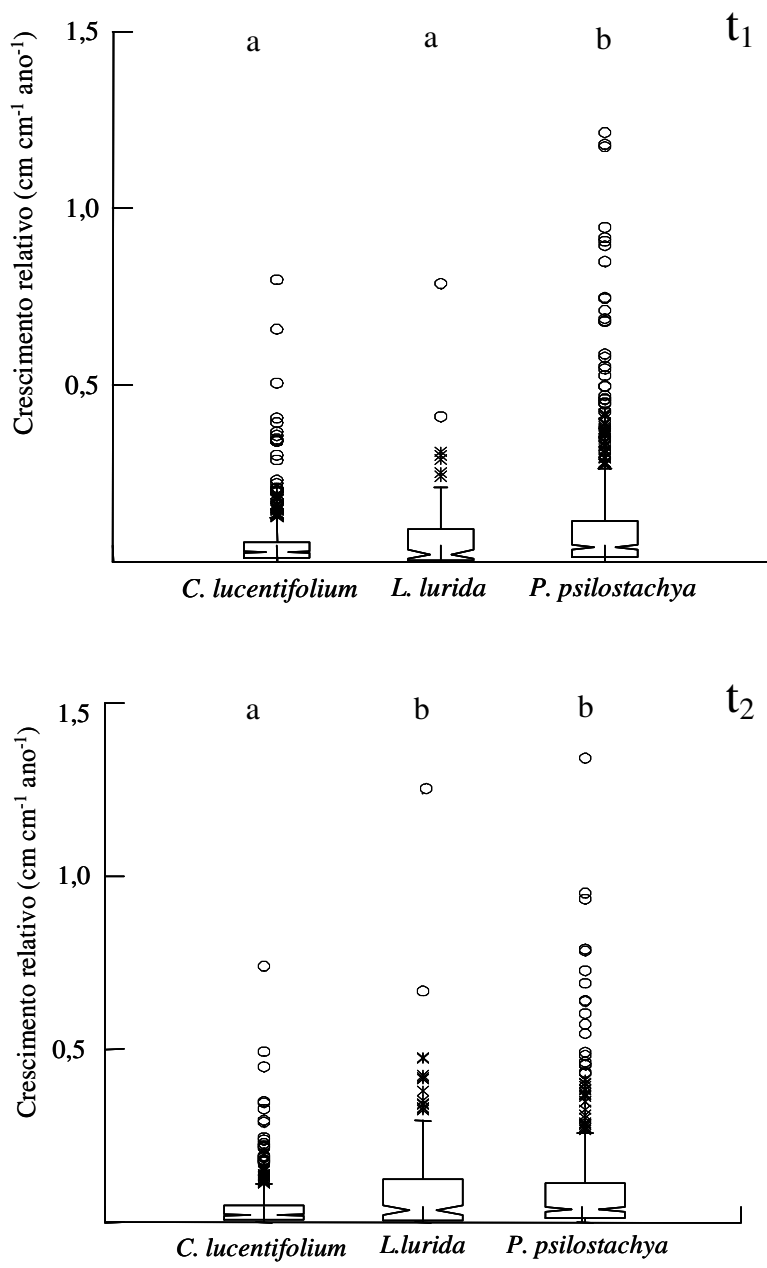


Figura 3: Distribuição do crescimento relativo em comprimento de indivíduos com comprimento ≥ 30 cm e DAP < 1 cm das três espécies estudadas em t_1 (2003 a 2004) e t_2 (2004 a 2005). Caixas delimitam o intervalo entre o primeiro e terceiro quartis, indentações nas caixas marcam a mediana e seu intervalo de confiança a 95%. Barras equivalem a 1,5 vezes a diferença absoluta entre os valores dos quartis, asteriscos indicam outliers e círculos indicam outliers extremos. Distribuições marcadas com letras iguais não diferem entre si a 5% de probabilidade pelo método de Dunn.

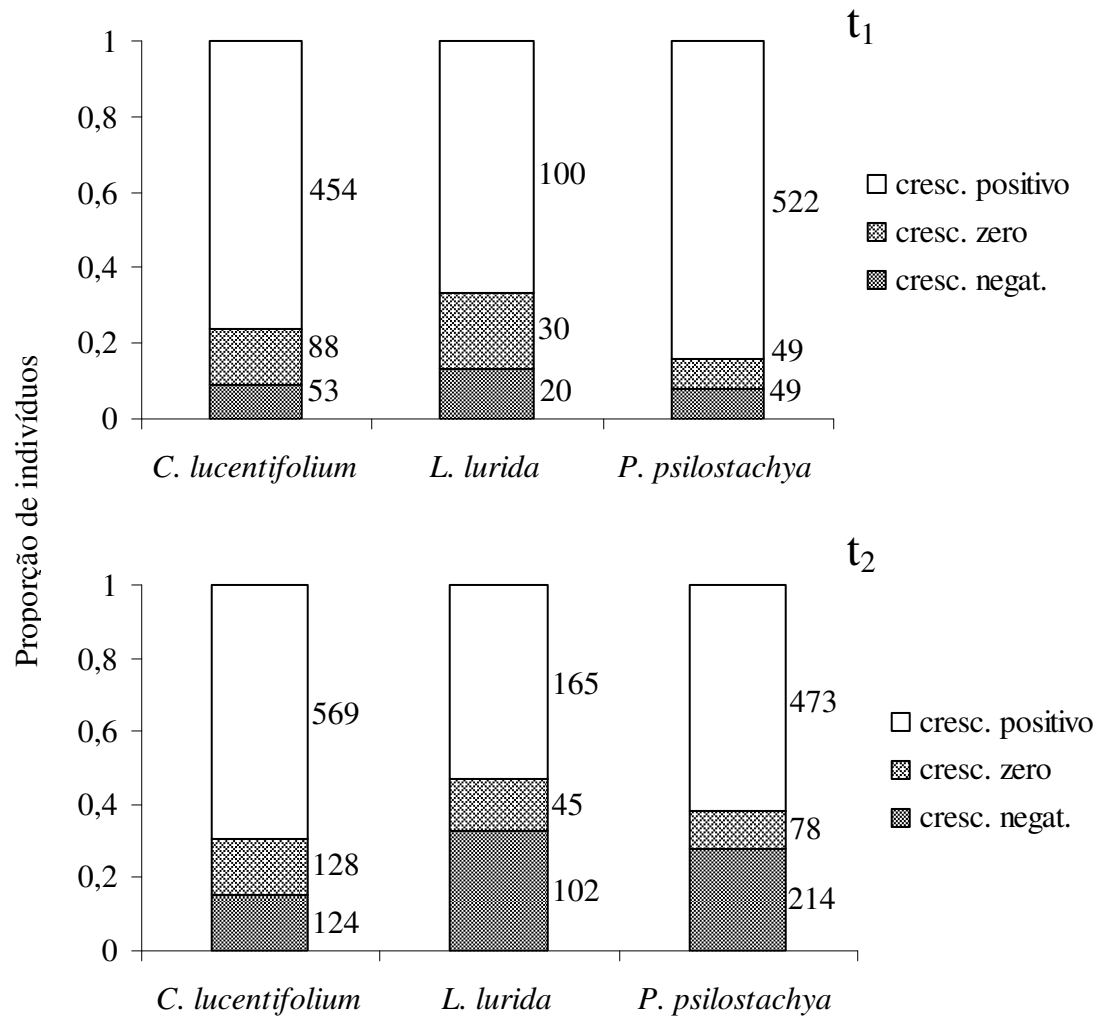


Figura 4: Proporção de indivíduos (comprimento ≥ 30 cm e DAP < 1 cm) com decréscimo (cresc. negat.) e ausência de crescimento (crescimento zero) em comprimento das três espécies estudadas durante dois períodos ($t_1= 2003$ a 2004 ; $t_2= 2004$ a 2005). Valores ao lado das colunas indicam o número de indivíduos.

Tabela 1: Correlação de Spearman (Rs) entre crescimento em comprimento (durante 2 anos consecutivos) de jovens das três espécies estudadas e índice de iluminação da copa (Jovem I = indivíduos com $30 \text{ cm} \leq \text{altura} < 50 \text{ cm}$; Jovem II = indivíduos com $\text{altura} \geq 50 \text{ cm}$ e $\text{DAP} < 1 \text{ cm}$).

Espécie/classe de tamanho	N	Rs	P
<i>C. lucentifolium</i>			
Jovem I	265	0,278	<0,001
Jovem II	267	0,326	<0,001
<i>L. lurida</i>			
Jovem I	23	0,431	0,039
Jovem II	91	0,455	<0,001
<i>P. psilostachya</i>			
Jovem I	157	0,629	<0,001
Jovem II	302	0,508	<0,001

Tabela 2: Mortalidade de indivíduos das espécies estudadas (Jovem I = indivíduos com $30 \text{ cm} \leq \text{altura} < 50 \text{ cm}$; Jovem II = indivíduos com $\text{altura} \geq 50 \text{ cm}$ e $\text{DAP} < 1 \text{ cm}$; N_0 = número de indivíduos em 2003; M = número de indivíduos mortos durante os dois anos de estudo; m_a = taxa anual de mortalidade).

Espécie/classe de tamanho	N_0	M	m_a
<i>C. lucentifolium</i>			
Jovem I	466	40	0,044
Jovem II	437	22	0,025
<i>L. lurida</i>			
Jovem I	161	24	0,077
Jovem II	347	22	0,032
<i>P. psilostachya</i>			
Jovem I	368	79	0,114
Jovem II	580	62	0,055

4. Discussão

A diferença de iluminação da copa entre indivíduos de *C. lucentifolium* e de *P. psilostachya* evidencia distribuição diferencial das duas espécies nos ambientes de luz disponíveis na floresta, sugerindo diferentes graus de tolerância à sombra. *P. psilostachya* apresentou, em comparação com as duas outras espécies estudadas, características associadas com baixa tolerância à sombra: alta mortalidade, alta taxa de crescimento e

intensa resposta do crescimento à luz (Poorter & Arets 2003). É marcante a pequena proporção de indivíduos com ausência de crescimento, o que evidencia a baixa capacidade dos indivíduos da espécie de permanecerem suprimidos no sub-bosque em comparação com *C. lucentifolium* e *L. lurida*.

C. lucentifolium, ao contrário, é a típica espécie tolerante à sombra, com baixas taxas de crescimento e mortalidade, fraca correlação entre crescimento e iluminação, e alta proporção de jovens em locais com baixa iluminação. A ocorrência de látex tanto no caule quanto nas folhas dessa espécie provavelmente confere proteção química contra herbívoros e está de acordo com o investimento, característico de espécies tolerantes à sombra, na maximização da sobrevivência em detrimento da taxa de crescimento.

A distribuição de jovens em classes de tamanho, contudo, não esteve de acordo com o padrão esperado, ou seja, maior acúmulo de indivíduos pequenos em espécies com maior tolerância à sombra. Wright *et al.* (2003) estudaram a demografia de 73 espécies (considerando indivíduos com $DAP \geq 1$ cm) em 50 ha de floresta no Panamá e observaram que distribuições de tamanho deslocadas para a direita (ou seja, com predominância de indivíduos grandes) estavam relacionadas com altas taxas de fecundidade, crescimento e mortalidade de sementes e jovens típicas de espécies “demandantes de luz”, enquanto espécies tidas como tolerantes à sombra apresentaram as características opostas. A discrepância dos resultados obtidos no presente estudo no que diz respeito à relação entre distribuição de tamanho e tolerância à sombra pode estar relacionada com a diferença de tamanho das plantas e de amplitude de variação de tolerância à sombra considerados nos dois estudos. Ainda assim, os resultados encontrados indicam que associações da estrutura de tamanho com a tolerância à sombra e, especialmente, com o potencial da espécie para manejo sustentado, devem ser vistas com cautela.

A posição de *C. lucentifolium* e de *P. psilostachya* no gradiente de tolerância à sombra está de acordo com as respostas observadas de suas respectivas populações à exploração madeireira (Capítulo 5). Para *L. lurida*, no entanto, essa associação não é tão clara. A distribuição de seus indivíduos ambientes de luz foi intermediária, não diferindo significativamente de *P. psilostachya* nem de *C. lucentifolium*. É possível que diferenças significativas entre *L. lurida* e as outras espécies fossem detectadas com medidas mais detalhadas de luz do que o índice de iluminação da copa. A taxa de mortalidade de *L. lurida* e sua plasticidade de crescimento em função da luz também são intermediárias entre as de *P. psilostachya* e de *C. lucentifolium*. No entanto, apesar de jovens de *L. lurida* apresentarem um potencial intermediário de crescimento, a ocorrência de quebras prejudica o desempenho dos indivíduos e parece contribuir de forma significativa para o baixo potencial da espécie para o manejo sustentável, evidenciado através de modelagem matemática de sua dinâmica populacional (Capítulo 5). Esses resultados sugerem que o grau de tolerância à sombra de jovens, aqui estimado pela proporção de indivíduos em ambientes sombreados, não necessariamente se traduz no potencial relativo das espécies para manejo sustentável e ressaltam ainda a importância de danos físicos para a dinâmica populacional (Clark & Clark 1991) e o manejo de espécies arbóreas. É necessário, contudo, o estudo de um número maior de espécies durante intervalos mais longos de tempo, o que possibilitará o estabelecimento de padrões mais claros na demografia de espécies arbóreas e suas conseqüências para a exploração madeireira.

A densidade da madeira não apresentou as correlações com outras características esperadas na literatura. *C. lucentifolium*, a espécie com maior tolerância de jovens à sombra, apresenta densidade da madeira de adultos similar à de *P. psilostachya*, que apresentou os parâmetros demográficos associados com tolerância relativamente baixa à

sombra em comparação com as outras espécies estudadas. Embora *L. lurida*, a espécie com maior densidade da madeira, tenha sido aquela com o pior desempenho para exploração madeireira, duas espécies com densidade da madeira similares apresentaram potenciais marcadamente distintos para o manejo sustentável. Esses resultados indicam que associações entre densidade da madeira e a resposta das espécies à atividade madeireira sem suporte em análises estatísticas (*e.g.* Phillips *et al.* 2004) devem ser evitadas.

Curiosamente, *L. lurida*, que apresenta a maior densidade da madeira, é também a espécie com mais altas taxas de danos em indivíduos jovens. É possível que a densidade da madeira de jovens das espécies estudadas não seja correlacionada com as respectivas densidades da madeira de adultos (Augsburger & Kelly 1984), o que explicaria esse resultado. Seria interessante ainda estudar as relações alométricas das três espécies em diferentes ambientes de luz para compreender melhor as respectivas estratégias de alocação de recursos ao longo do desenvolvimento e suas conseqüências para a estabilidade mecânica dos indivíduos.

Foram observados no presente estudo os mecanismos de compensação entre proporção de indivíduos jovens em ambientes pouco iluminados, taxa de mortalidade e plasticidade de crescimento esperados na literatura. Por outro lado, a densidade da madeira de indivíduos adultos não parece ser um bom preditor da tolerância à sombra de jovens e nem do potencial relativo das espécies para o manejo. É necessário e urgente o estudo da demografia de um número maior de espécies comerciais de forma a se compreender melhor os padrões de respostas à exploração madeireira.

5. Referências Bibliográficas

- Auguspurger, C.K & Kelly, C.K. 1984. Pathogen mortality of tropical trees: experimental studies of the effects of dispersal distance, seedling density, and light conditions. *Oecologia* 61: 211-217.
- Ayres, M.; Ayres Jr., M.; Ayres D.L.; Santos, A.S. 2003. *BioEstat 3.0: aplicações estatísticas na área das ciências biológicas e médicas*. Belém: Sociedade Civil Mamirauá.
- Barreto, P., Amaral, P., Vidal, E. & Uhl, C. 1998. Costs and benefits of forest management for timber production in eastern Amazonia. *Forest Ecology and Management* 108: 9-26.
- Clark, D.B. & Clark, D.A. 1991. The impact of physical damage on canopy tree regeneration in tropical rain forest. *Journal of Ecology* 79: 447-457.
- Clark, D.A. & Clark, D.B. 1992. Life history diversity of canopy and emergent trees in a neotropical rain forest. *Ecological Monographs* 62: 315-344.
- Condit, C., Hubbel, S.P. & Foster, R.B. 1996. Assessing the response of functional types to climatic change in tropical forests. *Journal of Vegetation Science* 7: 405-416.
- Dalling, J.W., Winter, K., Nason, J.D., Hubbel, S.P., Murawski, D.A. & Hamrick, J.L. 2001. The unusual life history of *Alseis blackiana*: a shade-persistent pioneer tree? *Ecology* 82:933-945.
- Embrapa Amazônia Oriental 2004. *Espécies arbóreas da Amazônia No 9: Timborana, Pseudopiptadenia psilostachya*. Embrapa, Belém.
- Feer, F. & Forget, P.M. 2002. Spatio-temporal variation in post-dispersal seed fate. *Biotropica* 34: 555-566.

- Ferraz, I.D.K., Leal-Filho, N., Imakawa, A.M., Varela, V.P. & Piña-Rodrigues, F.C.M. 2004. Características básicas para um agrupamento ecológico preliminar de espécies madeireiras da floresta de terra firme da Amazônia central. *Acta Amazônica* 34: 621-633.
- Fine, P.V.A., Mesones, I. & Coly, P.D. 2004. Herbivores promote habitat specialization by trees in Amazonian forests. *Science* 305: 663-665.
- Fine, P.V.A., Miller, Z.J., Mesones, I., Irazuzta, S., Appel, H.M., Henry, M., Stevens, H., Saaksjarvi, I., Schultz, J.C. & Coley, P.D. 2006. The growth-defense trade-off and habitat specialization by plants in Amazonian forests. *Ecology* 87: S150-S162.
- Gitay, H., Noble, I.R. & Connel, J.H. 1999. Deriving functional types for rain-forest trees. *Journal of Vegetation Science* 10: 603-730.
- Gourlet-Fleury, S., Blanc, L., Picard, N., Sist, P., Dick, J., Nasi, R., Swaine, M.D. & Forni, E. 2005. Grouping species for predicting mixed tropical forest dynamics: looking for a strategy. *Annals of Forest Science* 62: 785-796.
- Grubb, P.J. 1977. The maintenance of species-richness in plant communities: the importance of the regeneration niche. *Biological Review* 52: 107-145.
- Henry, O., Feer, F. & Sabatier, D. 2000. Diet of the lowland tapir (*Tapirus terrestris* L.) in French Guiana. *Biotropica* 32:364-368.
- Holmes, T.P., Blate, G.M., Zweede, J.C., Pereira Jr., R., Barreto, P., Boltz, F. & Bauch, R. 2002. Financial and ecological indicators of reduced impact logging performance in the eastern Amazon. *Forest Ecology and Management* 163: 93–110.
- Jonhs, J., Barreto, P. & Uhl, C. 1996. Logging damage in planned and unplanned logging operations and its implications for sustainable timber production in eastern Amazon. *Forest Ecology and Management* 89: 59-77.

- Juliot, C. 1997. Impact of seed dispersal by red howler monkeys *Alouatta seniculus* on the seedling population in the understory of tropical forests. *Journal of Ecology* 85: 431-440.
- Kitajima, K. 1996. Ecophysiology of tropical tree seedlings. *In*: Mulkey, S.S., Chazdon, R.L. & Smith, A.P. *Tropical forest plant ecophysiology*. Chapman & Hall, New York. pp 559-597.
- Köhler, P., Ditzer, T. & Huth, A. 2000. Concepts for the aggregation of tropical tree species into functional types and the application to Sabah's lowland rain forests. *Journal of Tropical Ecology* 16: 591-602.
- Kursar, T.A. & Coley, P.D. 2003. Convergence in defense syndromes of young leaves in tropical rainforests. *Biochemical Systematics and Ecology* 31: 929–949
- Lewis, G.P. & Lima, M.P.M. 1990 *Pseudopiptadenia* Rauschert no Brasil (Leguminosae, Mimosoideae). *Arquivos do Jardim Botânico do Rio de Janeiro* 30: 43-67.
- Loureiro, A.A., Freitas, J.A., Ramos, K.B.L. & Freitas, C.A.A. 2000. *Essências madeireiras da Amazônia*. MCT/INPA, Manaus.
- Mori, S.A. & Prance, G.T. 1990. *Flora Neotropica: Lecythidaceae Part II*. The New York Botanical Garden, New York.
- Parrota, J.A., Francis, J.K. & Almeida, R.R. 1995. *Trees of the Tapajós: a photographic field guide*. USDA Forest Service, Río Piedras.
- Pennington, T.D. 1990. *Flora Neotropica: Sapotaceae*. The New York Botanical Garden, New York.
- Phillips, P.D., Azevedo, C.P, Degen, B., Thompson, I.S., Silva, J.N.M. & van Gardingen, P.R. 2004. An individual-based spatially explicit simulation model for strategic

- forest management planning in the eastern Amazon. *Ecological Modeling* 173: 335-354.
- Poorter, L. & Arets, E.J.M.M. 2003. Light environment and tree strategies in a Bolivian tropical moist forest: an evaluation of the light partitioning hypothesis. *Plant Ecology* 166: 295-306.
- Primack, R.B., Ashton, P.S., Chai, P. & Lee, H.S. 1985. Growth rates and population structure of Moraceae trees in Sarawak, east Malasya. *Ecology* 66: 577-588.
- Rice, W.R. 1989. Analyzing tables of statistical tests. *Evolution* 43: 223-225.
- Sudam 1981. Grupamento de espécies tropicais da Amazônia por similaridade de características básicas e por utilização. Sudam, Belém.
- Swaine, M.D. & Whitmore, T.C. 1988. On the definition of ecological species groups in tropical rain forests. *Vegetatio* 75: 81-86.
- Teixeira, D.E., Santana, M.A.E. & Souza, M.R. 1988. Amazonian timbers for the international market. IBDF/ITTO, Brasília.
- Turner, I.M. 1994. Sclerophylly: primarily protective? *Functional Ecology* 8: 669-675.
- Turner, I.M. 2001. *The ecology of trees in the tropical rainforest*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Vidal, E.J. 2004. Dinâmica de florestas manejadas e sob exploração convencional na Amazônia oriental. Tese de Doutorado, Escola de Engenharia de São Carlos, Universidade de São Paulo, São Carlos.
- Wright, S.J., Muller-Landau, H.C., Condit, R. & Hubbel, S.P. 2003. Gap-dependent recruitment, realized vital rates, and size distribution of tropical trees. *Ecology* 84: 3174-3185.

CAPÍTULO 2

Germinação de sementes e crescimento inicial de plântulas de *Pseudopiptadenia psilostachya* (DC.) G.P.Lewis & M.P.Lima (Leguminosae) em diferentes ambientes de luz

Publicado na Revista *Árvore* (2006) 30: 885-891

RESUMO - A expansão da atividade madeireira e a elevada taxa de desmatamento na Amazônia intensificam a necessidade de estudos sobre as técnicas mais adequadas para a produção de mudas que possam ser usadas em atividades de reflorestamento e de plantio em florestas. Este estudo teve como objetivo avaliar: a) se a taxa de germinação de sementes de *Pseudopiptadenia psilostachya* difere entre sementes colhidas na copa e coletadas no chão da floresta e b) qual o efeito do grau de sombreamento no viveiro sobre a germinação de sementes e o desenvolvimento inicial de plântulas dessa espécie. Seis repetições de 10 sementes colhidas na copa e coletadas no chão foram colocadas em germinador. A taxa de germinação não diferiu entre os dois métodos de obtenção de sementes, sendo recomendada a coleta de frutos no chão. No viveiro, quatro repetições de 25 sementes foram colocadas para germinar a pleno sol e em 30%, 50% e 70% de sombra. Em cada tratamento de luz, 40 plântulas foram sorteadas e sua performance foi avaliada quatro meses após a semeadura. Tanto a germinação das sementes quanto o crescimento em diâmetro e acúmulo de biomassa das plântulas foram superiores em 30 e 50 % de sombreamento, em comparação com pleno sol. Os resultados indicam que o crescimento de plântulas de *P. psilostachya* é favorecido em condições relativamente altas de iluminação,

embora algum sombreamento seja necessário, e que a produção de mudas dessa espécie é de fácil execução, ao menos nos estádios iniciais de desenvolvimento das plântulas.

ABSTRACT – The expansion of logging and deforestation in the Amazon forest increases the need of studies about the techniques to raise seedlings that can be used in reforestation and enrichment planting programs. We addressed the following questions: a) does the seed germination of *Pseudopiptadenia psilostachya* differ between seeds collected directly on the crown and the ones collected on the forest floor? b) what is the effect of the shading level on the seed germination and the initial development of seedlings of this species? Six replicates of 10 seeds were germinated in a growth chamber. The germination rate did not differ between the seed collection methods and the collection of fruits in the forest floor is recommended. In the nursery, four replicates of 25 seeds were germinated under full sun and 30%, 50% and 70% shade. In each light treatment, the performance of 40 seedlings randomly selected was assessed four months after sowing. Seed germination, seedling growth and biomass accumulation were higher under 30% and 50% shade than under full sun. The results suggest that the growth of *P. psilostachya* seedlings is favored under high light levels, although some shade is required, and that it is relatively easy to produce seedlings of this species, at least on the initial developmental stage.

1. INTRODUÇÃO

Estima-se que de 10.000 a 15.000 km² da Amazônia brasileira sofrem extração de madeira anualmente (Nepstad *et al.*, 1999) e a região é responsável por 78 % de toda a madeira extraída de florestas nativas no Brasil (Lentini *et al.*, 2003). O setor madeireiro tem crescido rapidamente na Amazônia, principalmente devido à abundância e baixo custo da madeira nessa região, à abertura de estradas e ao esgotamento dos estoques de madeira dura

no sul do Brasil (Uhl *et al.*, 1998). Além disso, o desmatamento em terras destinadas a outras atividades econômicas, como agricultura e pecuária, tem aumentado nos últimos anos (Alencar *et al.*, 2004). Esses fatos indicam a crescente necessidade de produção de mudas de espécies arbóreas características da região, em especial daquelas utilizadas por indústrias madeireiras, tanto para a recomposição de áreas degradadas quanto para plantios em florestas exploradas. Existe, contudo, escassez de informações disponíveis sobre as técnicas mais adequadas para a produção de mudas de cada espécie, desde a coleta de sementes até a condição de luz mais favorável para a germinação e desenvolvimento das plântulas.

Quando a propagação é feita através de sementeira, em primeiro lugar é necessário escolher um método de obtenção das sementes que seja eficiente e forneça sementes de boa qualidade. Longman (2003) recomenda, preferencialmente, a colheita diretamente na copa e não a coleta com uso de panos estendidos no chão ou sobre o solo. Segundo o autor, o primeiro método reduz a taxa de predação e remoção dos frutos, evita que as sementes percam ou acumulem umidade e possibilita a identificação segura da árvore mãe. Além disso, em espécies com frutos deiscientes e sementes aladas, pode ser difícil obter um número satisfatório de sementes no chão e aquelas presentes em frutos que caíram antes de se abrir podem não apresentar embrião suficientemente desenvolvido. No caso de árvores de dossel ou emergentes, contudo, a colheita na copa envolve a escalada das matrizes e é freqüentemente de difícil execução. Nesses casos, uma comparação da taxa de germinação de sementes obtidas por diferentes métodos é essencial para a avaliação dos custos e benefícios de cada um.

Após a obtenção das sementes é necessário selecionar, entre outros fatores, o ambiente de luz no qual será realizada a germinação e as plântulas serão mantidas. O efeito

da intensidade luminosa sobre a germinação de sementes, o crescimento e a sobrevivência de plântulas varia entre espécies arbóreas tropicais. Em geral, na produção de mudas, as sementes são colocadas para germinar em condições de sombra e as plântulas são transferidas para condições de maior luminosidade (Claussen, 1996). A taxa de germinação, contudo, pode ser semelhante entre áreas sombreadas e em pleno sol (Ray e Brown, 1995), pode variar entre diferentes graus de sombreamento (*e.g.* Morris *et al.*, 2000), ou pode ser homoganeamente superior em diferentes condições de sombreamento quando comparada com a germinação em pleno sol (*e.g.* McLaren e McDonald, 2003).

Em uma revisão sobre respostas de espécies arbóreas tropicais a diferentes tratamentos de luz em viveiro, Turner (2001) observou que o padrão geral é o maior crescimento das plântulas com o aumento da iluminação, até a estabilização ou queda da performance a partir de uma determinada intensidade luminosa, variável entre espécies. A redução da taxa de crescimento é observada principalmente em estudos que incluem um tratamento de luz solar direta. Conhecer as condições de luminosidade que promovem a maior taxa de germinação das sementes e melhor desenvolvimento das plântulas de cada espécie é essencial para o sucesso de atividades de reflorestamento e de plantio em florestas naturais.

Pseudopiptadenia psilostachya (DC.) G.P.Lewis & M.P.Lima (Leguminosae) é uma espécie arbórea de dossel superior ou emergente típica da região amazônica. As flores se agrupam em espeques axilares e os frutos são longas vagens deiscentes, com até 60 cm de comprimento, contendo sementes aladas (Parrota *et al.*, 1995) e achatadas, com 0,6 a 1,9 cm de largura e 2,1 a 5,5 cm de comprimento. É encontrada no Brasil em florestas de terra firme do Pará, Amazonas, Amapá, Roraima e Rondônia. Ocorre também na Guiana Francesa, Suriname, Guiana, Venezuela e Colômbia (Lewis & Lima, 1990). A madeira é

moderadamente pesada ($0,71 \text{ g/cm}^3$), com cerne castanho-claro a castanho-avermelhado, e usada no mercado local para construção civil interna e externa, construção naval, assoalhos, veículos de transporte (vagões, caminhões, etc), laminados decorativos, instrumentos musicais e movelaria (Sudam, 1981, Teixeira *et al.*, 1988, Loureiro *et al.*, 2000). É chamada popularmente de timborana, caferana-açú ou faveira-folha-fina.

O presente estudo teve como objetivo responder às seguintes perguntas: 1) a taxa de germinação de sementes de *P. psilostachya* difere entre sementes colhidas na copa e coletadas no chão da floresta? 2) Qual o efeito do grau de sombreamento no viveiro sobre a germinação de sementes e o desenvolvimento inicial de plântulas dessa espécie?

2. MATERIAL E MÉTODOS

O estudo foi desenvolvido entre os meses de fevereiro e junho de 2004 no Laboratório de Sementes Florestais da Embrapa Amazônia Oriental ($01^\circ 28' \text{ S}$, $48^\circ 27' \text{ W}$), em Belém, PA. O clima na região é classificado como Af_i de Köppen, com temperatura média anual de $26,7^\circ \text{ C}$. A precipitação média durante o estudo foi de 370 mm por mês (informação cedida pelo Laboratório de Climatologia da Embrapa Amazônia Oriental).

Frutos de *P. psilostachya* foram colhidos nas copas e coletados no chão, no entorno de três árvores situadas a mais de 500 m uma da outra em fevereiro de 2004. Todos os experimentos de germinação foram instalados em menos de 7 dias após a coleta das sementes, que foram previamente lavadas com solução de hipoclorito de sódio a 30%. Duas amostras de 2,5 a 3,0 g de sementes proveniente de cada método de obtenção foram colocadas em estufa a 105° C por 24 h (Brasil, 1992) para avaliação do conteúdo de água, assim que chegaram ao laboratório. A germinação das sementes foi conduzida em germinador com temperatura de 25° C e 90% de umidade, utilizando vermiculita como

substrato. Foram utilizadas seis repetições de 10 sementes em cada categoria (copa e chão), as quais foram avaliadas diariamente, até que as sementes não germinadas apresentassem sinais de apodrecimento. Nesse experimento, a germinação foi definida como a protusão da radícula.

Adicionalmente, sementes colhidas nas copas foram colocadas para germinar em sacos plásticos de 20 x 15 cm (uma semente por saco) contendo uma mistura de três partes de terra preta, uma de esterco e duas de serragem, cobertas por uma fina camada de serragem. Os sacos foram colocados sob quatro ambientes de luz: pleno sol (0% de sombra), com 30%, 50% e 70% de sombreamento (obtido com a utilização de sombrite). O delineamento experimental foi completamente casualizado, com quatro repetições de 25 sementes por tratamento. Os quatro tratamentos receberam toda a chuva natural que cai diariamente nessa época do ano e foram irrigadas diariamente a partir de abril. A germinação, nesse experimento, foi definida como o surgimento do caulículo na superfície do substrato e foi avaliada em intervalos de dois a três dias. As plântulas resultantes foram mantidas nos tratamentos e o diâmetro do coleto das mesmas foi medido em março de 2004, um mês após a semeadura, com paquímetro digital. Três meses após a primeira medição, 40 plântulas de cada tratamento foram sorteadas ao acaso e o diâmetro das mesmas foi medido novamente. O crescimento relativo em diâmetro do coleto foi calculado pela diferença entre as duas medições dividida pelo diâmetro inicial. Em seguida, elas foram cuidadosamente destorroadas, lavadas e separadas em folhas, caule e raiz. O número de folhas completamente expandidas foi contado e o comprimento do caule e da raiz medido com régua milimetrada. Todo o material foi colocado em estufa a 80 °C por 48 h e posteriormente a raiz, caule e folhas foram pesadas com balança de precisão para avaliação da massa seca.

A homogeneidade das variâncias foi testada, em cada caso, com teste de Levene (Kuelh, 1994) e foram feitas transformações logarítmicas, em raiz quadrada ou recíproca dos dados, quando os mesmos não seguiam os pressupostos dos testes paramétricos. Apenas no caso da massa seca das folhas não foi possível obter a homogeneidade das variâncias dos tratamentos e, portanto, foi utilizado teste de Kruskal-Walis, sendo as medianas comparadas através de teste de Dunn (Ayres *et al.*, 2003). Nas demais comparações foram utilizados teste t e ANOVA, seguida, quando necessário, pelo teste de Tukey com nível de significância igual a 5%.

3. RESULTADOS E DISCUSSÃO

As amostras de sementes de *P. psilostachya* colhidas na copa apresentaram umidade média pouco superior à das sementes coletadas no chão (52,4% e 45,7%, respectivamente). Em laboratório, tanto as sementes colhidas na copa quanto as coletadas no chão apresentaram alta capacidade de germinação. Nos dois casos, a maioria das sementes (70 a 100% de cada repetição) germinaram até o terceiro dia após o início do experimento e a porcentagem final média de germinação de sementes colhidas na copa (93,33%; d.p. = 8,16%) não diferiu daquela de sementes coletadas no chão (98,33%; d.p. = 4,08%; $t = 1,298$; $p = 0,223$; g.l. = 10). Isso indica que a coleta de frutos que caíram no chão antes de se abrirem não compromete o sucesso da produção de mudas, sendo recomendada por ser de execução mais fácil do que escalar a matriz para obter frutos diretamente na copa.

A germinação no viveiro também ocorreu rapidamente em todos os ambientes de luz, com a maioria das sementes germinadas até o sétimo dia do experimento. A porcentagem final de sementes germinadas, contudo, diferiu entre os ambientes de luz ($F =$

8,015; $p = 0,003$; g.l.=3), sendo menor a pleno sol do que nos demais tratamentos (Figura 1).

Uma depressão da germinação em áreas completamente abertas também foi encontrada em 7 das 11 espécies arbóreas tropicais estudadas por Kyereh *et al.* (1999), em sementes de *Swietenia macrophylla* (Morris *et al.*, 2000) e em três das quatro espécies arbóreas tropicais estudadas por McLaren & McDonald (2003). A menor germinação de *P. psilostachya* a pleno sol pode ser devida à intensidade luminosa, à temperatura do ambiente e/ou ao conteúdo de água das sementes. O aumento da temperatura e a diminuição da capacidade de retenção de água do solo, em áreas completamente abertas, podem acelerar a deterioração das sementes (Morris *et al.*, 2000), reduzindo assim a taxa de germinação. É importante notar, contudo, que a germinação foi relativamente alta em todos os tratamentos. A abundância de plântulas no sub-bosque de florestas em Paragominas - PA (Marisa G. Fonseca, observação pessoal) sugere que essa espécie tem alta capacidade de germinação em ambientes com sombreamento superior aos considerados no presente estudo. Esses fatos indicam que *P. psilostachya* possui grande plasticidade no que diz respeito às condições de luz adequadas para a germinação.

Em geral, as plântulas se desenvolveram melhor quando submetidas a 30% e, especialmente, a 50% de sombra (Quadro 1). O crescimento relativo em diâmetro do coleto foi maior em 30% e 50% de sombreamento ($F = 20,767$; $p < 0,001$; g.l.= 3) e tanto o comprimento final do caule quanto a massa da raiz foram maiores em 50% de sombra do que nos demais tratamentos ($F = 4,409$; $p = 0,006$; g.l. = 3 e $F = 7,116$; $p < 0,001$; g.l. = 3, respectivamente). Plântulas com maior biomassa de raiz provavelmente têm maior chance de sobreviver ao estresse hídrico da estação de seca quando em ambiente natural (Kitajima, 1996) e essa característica, portanto, é extremamente importante para o sucesso de

atividades de plantio de mudas (Longman, 2003). A massa do caule e a massa de folhas também foram maiores em 50% de sombra do que em pleno sol ($F = 4,251$; $p = 0,007$; g.l. = 3 e $H = 14.9808$; $p = 0,002$; g.l. = 3, respectivamente). O comprimento da raiz, o número de folhas e a razão entre massa subterrânea e massa aérea das plântulas não apresentaram diferenças significativas entre os tratamentos ($F = 1,435$; $p = 0,233$; g.l. = 3, $F = 2,472$; $p = 0,063$; g.l. = 3 e $F = 0,243$; $p = 0,867$; g.l. = 3, respectivamente).

Os resultados sugerem que plântulas de *P. psilostachya* são favorecidas pelo aumento da intensidade luminosa, mas apresentam menor performance quando mantidas a pleno sol, provavelmente por sofrerem fotoinibição (Kitajima, 1996). Um maior crescimento em diâmetro e acúmulo de biomassa seca em 30% e 50% de sombreamento também foi observado para *Dinizia excelsa* (Varela & Santos, 1992), *Licaria canella* (Pinto *et al.*, 1993) e *Sclerolobium paniculatum* (Felfili *et al.*, 2003).

Não foi observado, contudo, um alongamento do caule e nem uma redução da razão massa de raiz/massa da parte aérea das plântulas submetidas a maiores graus de sombreamento, como nos trabalhos de Alvarenga *et al.* (2003), McLaren & McDonald (2003), Fonseca *et al.* (2002) e Felfili *et al.* (2003). Plântulas de espécies tolerantes à sombra, como é o caso de *P. psilostachya*, apresentam menor plasticidade morfológica na resposta ao sombreamento do que espécies pioneiras (Turner, 2001), o que pode explicar a discordância entre os resultados obtidos no presente estudo e naqueles anteriormente citados.

O teor de umidade relativamente alto e a rápida germinação de uma grande proporção das sementes de *P. psilostachya* sugerem que essas se enquadram na definição de sementes recalcitrantes, as quais são comuns entre espécies madeireiras tropicais (Kyereh *et al.*, 1999). Sementes recalcitrantes constituem um obstáculo para a produção de

mudas, tanto pela dificuldade de armazenamento das sementes quanto de controle de pestes e doenças (Evans & Turnbull, 2004). Experimentos adicionais são necessários para determinar as condições e o período de armazenamento propícios para a conservação do vigor das sementes de *P.psilostachya* após sua obtenção. Se semeadas em um curto intervalo de tempo após a colheita, contudo, sementes de *P. psilostachya* possuem grande capacidade de germinação em poucos dias. Os resultados obtidos nesse experimento indicam que o crescimento de plântulas de *P. psilostachya* é favorecido em condições relativamente altas de iluminação, embora algum sombreamento seja necessário, e que a produção de mudas dessa espécie é de fácil execução, ao menos nos estádios iniciais de desenvolvimento das plântulas.

4. AGRADECIMENTOS

Esse estudo foi financiado pela Fundação de Apoio à Pesquisa do Estado de São Paulo (Fapesp; processo 02/14073-5), pela WWF Brasil (processo CSR 304-2004) e pelo Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) através do Edital Universal (processo 472962/2003-5), da bolsa de doutorado cedida à primeira autora (processo 141465/2002-6) e da bolsa de produtividade em pesquisa cedida ao terceiro autor (processo 207132/2004-8). Os autores são gratos ainda ao Imazon (Instituto do Homem e Meio Ambiente da Amazônia) pelo apoio logístico no local de coleta das sementes e aos funcionários do Laboratório de Sementes Florestais da Embrapa Amazônia Oriental pelo auxílio nos experimentos realizados.

5. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ALENCAR, A.; NEPSTAD, D.; McGRATH, D.; MOUTINHO, P.; PACHECO, P.; DIAZ, M. Del C.; SOARES-FILHO, B. **Desmatamento na Amazônia: indo além da “emergência crônica”**. Belém: IPAM, 2004. 89 p.
- ALVARENGA, A. A.; CASTRO E.M.; JUNIOR, E.C.L.; MAGALHÃES, M.M. Efeito de diferentes níveis de radiação sobre o crescimento inicial e fotossíntese de plantas de *Croton urucurana* Baill. na região sudeste do Brasil. **Revista Árvore**, v. 27, p. 53-57, 2003.
- AYRES, M.; AYRES JR., M.; AYRES D.L.; SANTOS, A.S. **BioEstat 3.0: aplicações estatísticas na área das ciências biológicas e médicas**. Belém: Sociedade Civil Mamirauá, 2003. 291 p.
- BRASIL. 1992. Regras para análise de sementes. Ministério de Agricultura e Reforma Agrária, Brasília 365 p.
- CLAUSSEN, J.W. Acclimation abilities of three tropical rainforest to an increase in light intensity. **Forest Ecology and Management**, v. 80, p. 245-255, 1996.
- EVANS, J.; TURNBULL, J. **Plantation forestry in the tropics**. Oxford: Oxford University Press, 2004. 488 p .
- FELFILI, J. M.; HILGBERT, L.F.; FRANCO,A.C.; SOUSA-SILVA, J.C.; ALBA VALÉRIA RESENDE, A.V.; NOGUEIRA, M.V.P. Comportamento de plântulas de *Sclerolobium paniculatum* Vog. var. *rubiginosum* (Tul.) Benth. sob diferentes níveis de sombreamento, em viveiro. **Revista Brasileira de Botânica**, v. 22, p. 297-301, 2003.
- FONSECA, E.P.; VALERI, S.V.; MIGLIORANZA, E.; FONSECA, N.A.N; COUTO, L. Padrão de qualidade de mudas de *Trema micrantha* (L.) Blume produzidas sob diferentes períodos de sombreamento. **Revista Árvore**, v. 26, p. 515-523, 2002.
- KITAJIMA K. Ecophysiology of tropical tree seedlings. *In*: MULKEY S.S.; CHAZDON R.L.; SMITH A.P. (eds). **Tropical forest plant ecophysiology**. New York: Chapman & Hall, 1996. p. 559-597.
- KUEHL, R.O. **Statistical principals of research design and analysis**. Belmont: Duxbury Press, 1994. 686 p.

- KYEREH, D.; SWAINE, M.B.; THOMPSON, J. Effect of light on the germination of forest trees in Ghana. **Journal of Ecology**, v. 87, p. 772-783, 1999.
- LENTINI, M.; VERÍSSIMO, A.; SOBRAL, L. **Fatos florestais da Amazônia 2003**. Belém: Imazon, 2003. 110 p.
- LEWIS, G.P.; LIMA, M.P.M. *Pseudopiptadenia* Rauschert no Brasil (Leguminosae, Mimosoideae). **Arquivos do Jardim Botânico do Rio de Janeiro**, v. 30, p. 43-67, 1990.
- LONGMAN, K.A. **Raising seedlings of tropical trees**. Londres: Commonwealth Science Council, 2003. 156 p.
- LOUREIRO, A.A.; FREITAS, J.A.; RAMOS, K.B.L.; FREITAS, C.A.A. **Essências madeiras da Amazônia**. Manaus: MCT/INPA, 2000. 191 p.
- MCLAREN, K.P.; MCDONALD, M.A. The effects of moisture and shade on seed germination and seedling survival in a tropical dry forest in Jamaica. **Forest Ecology and Management**, v. 183, p. 61-75, 2003.
- MORRIS, M.H.; PATRICIA NEGREROS-CASTILLO, P.; MIZE, C. Sowing date, shade, and irrigation affect big-leaf mahogany (*Swietenia macrophylla* King). **Forest Ecology and Management**, v. 132, p. 173-181, 2000.
- NEPSTAD, D.C.; VERÍSSIMO, A.; ALENCAR, A.; NOBRE, C.; LIMA, E.; LEFEBVRE, P.; SCHLESINGER, P.; POTTER, C.; MOUTINHO, P.; MENDONZA, E.; COCHRANE, M.; BROOKS, V. Large-scale impoverishment of Amazonian forests by logging and fire. **Nature**, v. 398, p. 505-508, 1999.
- PARROTA, J.A.; FRANCIS, J.K.; ALMEIDA, R.R. **Trees of the Tapajós: a photographic field guide**. Río Piedras: USDA Forest Service, 1995. 370 p.
- PINTO, A.M.; VARELA, V. P.; BATALHA, L.F.P. Influência do sombreamento no desenvolvimento de mudas de louro pirarucu (*Licaria canella* (Meiss.) Kosterm.). **Acta Amazônica**, v. 23, p. 383-394, 1993.
- RAY, G.J.; BROWN, B.J. Restoring Caribbean dry forests: evaluation of tree propagation techniques. **Restoration Ecology**, v. 3, p. 86-94, 1995.
- SUDAM. **Grupamento de espécies tropicais da Amazônia por similaridade de características básicas e por utilização**. Belém: Sudam, 1981. 237 p.

- TEIXEIRA, D.E.; SANTANA, M.A.E.; SOUZA, M.R. **Amazonian timbers for the international market**. Brasília: IBDF/ITTO, 1988. 94 p.
- TURNER, I.M. **The ecology of trees in the tropical rainforest**. Cambridge: Cambridge University Press, 2001. 298 p.
- UHL, C.; BARRETO, P.; VERÍSSIMO, A.; BARROS, A.C.; VIDAL, E.; SOUZA JR., C. Uma abordagem integrada de pesquisa sobre manejo dos recursos florestais na Amazônia brasileira. *In*: GASCON, C.; MOUTINHO, P. (eds). **Floresta Amazônica: dinâmica, regeneração e manejo**. Manaus: INPA, 1998. p. 313 – 331.
- VARELA, V. P.; SANTOS, J. Influência do sombreamento na produção de mudas de angelim pedra (*Dinizia excelsa* Ducke). **Acta Amazônica**, v. 22, p. 407-411, 1992.

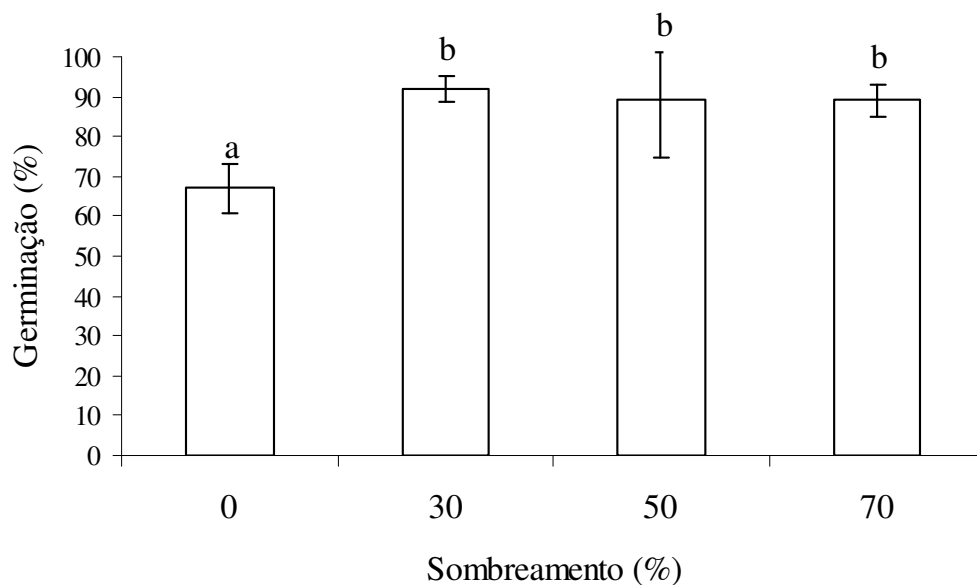


FIGURA 1: Taxa de germinação média de sementes de *Pseudopiptadenia psilostachya* submetidas a pleno sol (0%), 30%, 50% e 70% de sombra. Barras indicam o desvio padrão e colunas seguidas por letras iguais não diferem entre si a 5% de probabilidade pelo método de Tukey.

FIGURE 1: Mean percentage germination of *Pseudopiptadenia psilostachya* seeds under full sun (0%), 30%, 50%, and 70% shade. Vertical bars represent standard deviation and columns followed by the same letter do not differ by the Tukey test at 5%.

QUADRO 1: Características (média \pm desvio padrão) de plântulas de *Pseudopiptadenia psilostachya* submetidas a pleno sol (0%) e 30%, 50% e 70% de sombra durante três meses.

TABLE 1: Characteristics (mean \pm standard deviation) of *Pseudopiptadenia psilostachya* grown under full sun (0%), 30%, 50%, and 70% shade for three months.

Característica	Sombreamento (%)			
	0	30	50	70
Crescimento relativo em diâmetro	0,188 \pm 0,214 ^c	0,458 \pm 0,218 ^a	0,490 \pm 0,210 ^a	0,329 \pm 0,165 ^b
Comprimento raiz (cm)	9,6 \pm 4,7 ^a	8,8 \pm 4,5 ^a	10,6 \pm 4,0 ^a	8,6 \pm 2,4 ^a
Comprimento caule (cm)	5,2 \pm 1,3 ^{a,b}	4,9 \pm 1,0 ^b	5,8 \pm 1,3 ^a	5,1 \pm 0,8 ^b
Número de folhas	4,1 \pm 1,8 ^a	3,5 \pm 1,5 ^a	4,5 \pm 1,9 ^a	3,6 \pm 1,3 ^a
Massa da raiz (g)	0,030 \pm 0,021 ^b	0,034 \pm 0,015 ^b	0,040 \pm 0,017 ^a	0,029 \pm 0,010 ^b
Massa do caule (g)	0,028 \pm 0,013 ^b	0,034 \pm 0,015 ^{a,b}	0,039 \pm 0,014 ^a	0,031 \pm 0,010 ^{a,b}
Massa das folhas (g)	0,074 \pm 0,069 ^b	0,078 \pm 0,047 ^{a,b}	0,103 \pm 0,052 ^a	0,082 \pm 0,032 ^a
Massa subterrânea/ aérea	0,320 \pm 0,118 ^a	0,310 \pm 0,094 ^a	0,315 \pm 0,089 ^a	0,299 \pm 0,093 ^a

Valores seguidos por letras iguais não diferem entre si a 5% de probabilidade pelo teste de Tukey ou pelo método de Dunn (apenas para massa das folhas).

Values followed by the same letter do not differ by the Tukey test or by the Dunn test (for leaf mass only) at 5%.

CAPÍTULO 3

Frutificação de três espécies madeireiras na Amazônia oriental: uma avaliação preliminar do efeito das práticas de manejo

A exploração madeireira seletiva em florestas naturais implica na retirada de indivíduos reprodutivos das espécies arbóreas comerciais, podendo reduzir significativamente a produção total de frutos e sementes das populações exploradas (Gullison *et al.* 1996, Grogan & Galvão 2006). Tendo em vista que a regeneração de árvores tropicais é limitada pela disponibilidade de sementes (Svenning & Wright 2005), tal redução pode afetar a regeneração de espécies comerciais (Plumptre 1995), assim como a quantidade de recursos alimentares para a fauna (Jonhs 1988). Estudos da ecologia reprodutiva e regeneração de árvores são fundamentais tanto para compreender os possíveis impactos da exploração madeireira quanto para subsidiar o aperfeiçoamento das práticas de manejo (Guariguata & Pinard 1998, Sheil & Heist 2000).

Segundo a legislação brasileira que define as práticas de exploração madeireira em florestas naturais na Amazônia (Instrução Normativa nº 05 de 06 de dezembro de 2006), o diâmetro mínimo de corte (DMC) de cada espécie deve ser definido com base em estudos técnicos e, na ausência destes, poderão ser cortadas árvores com diâmetro à altura do peito (DAP) igual ou superior a 50 cm. Entre outras práticas, a Instrução Normativa determina ainda que pode ser explorado até 90% dos indivíduos acima do DMC de uma espécie na área destinada ao manejo em um dado ano, podendo essa porcentagem ser reduzida ou aumentada de acordo com a distribuição diamétrica e outras características ecológicas da

espécie em questão. Tais informações, contudo, não estão disponíveis para as espécies madeireiras da Amazônia brasileira, com raras exceções (Grogan & Galvão 2006, Lacerda 2007).

Chrysophyllum lucentifolium subsp. *pachycarpum* Pires e T.D. Penn. (Sapotaceae), *Lecythis lurida* (Miers) Mori (Lecythidaceae) e *Pseudopiptadenia psilostachya* (DC.) G.P. Lewis & M.P. Lima (Leguminosae) são espécies arbóreas comerciais de grande porte (dossel superior ou emergentes) e alta densidade de indivíduos na floresta onde foi realizado o presente estudo. Suas madeiras podem ser utilizadas na construção civil externa e interna, entre outras aplicações (Sudam 1981, Teixeira *et al.* 1988, Loureiro *et al.* 2000). Os objetivos desse trabalho foram: 1) estimar a proporção e o número de indivíduos reprodutivos por classe de tamanho dessas três espécies em uma floresta em Paragominas (PA) e; 2) estimar o impacto da exploração de 90% dos indivíduos com DAP \geq 50 cm sobre o número de indivíduos reprodutivos das mesmas espécies no local.

Esse estudo foi realizado em três áreas de 24,5 ha cada na Fazenda Agrosete, Paragominas, PA. Duas delas foram submetidas à exploração madeireira em 1993 (com e sem planejamento prévio, veja Johns *et al.* (1996) para uma descrição detalhada das práticas adotadas) e na terceira área não há registro de perturbação recente. Os solos da região são latossolos e a precipitação anual média é de 1750 mm, com uma estação seca bem definida (< 50 mm por mês) de julho a novembro (Holmes *et al.* 2002).

Para a estimativa da distribuição de tamanho dos indivíduos das populações estudadas, foram utilizados os dados do inventário de todas as árvores com DAP \geq 10 cm na área não explorada. Para a estimativa visual da frutificação, foram sorteados, em cada uma das três áreas, cinco indivíduos de cada espécie em cada uma das seis classes de DAP (10 a 20 cm, 20 a 30 cm, 30 a 40 cm, 40 a 50 cm, 50 a 60 cm, >60 cm). Os dados de

inventário utilizados para o sorteio de indivíduos foram coletados em 2000, mas foram considerados nas análises os valores de DAP em 2003. Três indivíduos de *C. lucentifolium* mudaram de classe de tamanho entre 2000 e 2003, o que explica a amostragem de 18 árvores dessa espécie com $40 \text{ cm} \leq \text{DAP} < 50 \text{ cm}$. Em algumas classes de tamanho de algumas espécies existiam menos de cinco indivíduos disponíveis por tratamento e nesses casos todos os indivíduos disponíveis na classe foram amostrados. Durante a estação reprodutiva de cada espécie, a intensidade de frutificação de indivíduos foi avaliada visualmente com o uso de binóculos em intervalos de aproximadamente 15 dias até que os últimos frutos fossem observados nas copas, sendo classificada como alta (copa completa ou abundantemente coberta de frutos), baixa (poucos frutos em um ou poucos galhos) ou média (intermediária entre baixo e alto; Chapman & Chapman 1997, Lepsch-Cunha & Mori 1999). A ocorrência de frutos no solo abaixo da área da copa também foi observada. A intensidade de frutificação foi avaliada em 80 árvores de *L. lurida*, 76 árvores de *P. psilostachya* e 76 de *C. lucentifolium*.

Os primeiros frutos de *C. lucentifolium* em estágio inicial de desenvolvimento foram observados na primeira quinzena de setembro de 2003. A estimativa visual da frutificação foi iniciada na segunda quinzena de outubro de 2003 e se estendeu até a segunda quinzena de fevereiro de 2004. Ao todo, ~47% dos indivíduos produziram frutos. A menor árvore que frutificou possuía 22,8 cm de DAP e entre as árvores acima desse diâmetro (N = 61), 41% não frutificaram. A proporção de árvores férteis dessa espécie foi aproximadamente 2 vezes maior a partir de 40 cm de DAP do que na classe de 30 cm a 40 cm de DAP (Figura 1).

Em novembro e início de dezembro de 2003 foram vistas árvores de *L. lurida* com flores e os primeiros frutos imaturos foram avistados na segunda quinzena de janeiro de

2004. Indivíduos dessa espécie começaram a ser vistoriados a partir do início da segunda quinzena de fevereiro e a estimativa visual se estendeu até a primeira quinzena de abril de 2004. A menor árvore que frutificou tinha 20,0 cm de DAP e entre as árvores acima desse tamanho (N = 65), 52,5% não frutificaram. A proporção total de árvores férteis entre aquelas amostradas foi de ~41% e a porcentagem de indivíduos reprodutivos por classe de tamanho aumentou a partir de 30 cm de DAP (Figura 1).

Indivíduos de *P. psilostachya* floresceram em setembro e outubro de 2003 e os primeiros frutos em estágio inicial de desenvolvimento foram vistos na segunda quinzena de novembro do mesmo ano. Árvores dessa espécie foram visitadas entre o início da segunda quinzena de dezembro de 2003 e da primeira quinzena de abril de 2004 e apenas 15 indivíduos (20% do total amostrado) produziram frutos. A menor árvore que frutificou possuía 29,0 cm de DAP. Entre as árvores acima desse diâmetro (N = 50), consideradas como capazes de produzir frutos se em condições adequadas, 70% não frutificaram. A proporção de árvores férteis foi acima de 2,5 vezes maior entre as árvores com DAP \geq 60 cm do que nas demais classes de tamanho (Figura 1).

Entre todos os indivíduos de *C. lucentifolium* com DAP \geq 20 cm na floresta primária estudada (N = 94), apenas ~9,6% tinham DAP \geq 50 cm. Essa proporção foi ~3,4 vezes maior em *L. lurida* (N = 31; 32,3% dos quais com DAP \geq 50 cm) e ~5,5 vezes maior em *P. psilostachya* (N= 59, 52,5% dos quais com DAP \geq 50 cm). Aplicando-se a proporção de indivíduos férteis ao número total de indivíduos em cada classe de tamanho na área amostrada, estima-se que 14,9% de todos os indivíduos férteis de *C. lucentifolium*, 35,9% de *L. lurida* e 72,4% de *P. psilostachya* tinham DAP \geq 50 cm no ano de amostragem (Figura 2). Dessa forma, o corte de 90% dessas árvores implicaria em uma redução de 13,4%, 32,6 % e 65,2 % do número de indivíduos férteis de *C. lucentifolium*, *L. lurida* e *P.*

psilostachya, respectivamente. Como a proporção de indivíduos classificados nas categorias de frutificação intermediária e alta é maior nas maiores classes de tamanho, estima-se de forma análoga que, respectivamente, 14,4 %, 48,0 % e 70,0 % dos indivíduos de *C. lucentifolium*, *L. lurida* e *P. psilostachya* nessas categorias de frutificação seriam cortados se fosse adotada a prática de manejo acima mencionada. Se as proporções de indivíduos férteis fossem constantes ao longo do tempo, para preservar metade dos indivíduos férteis de *P. psilostachya* seria necessário manter 30% e não 10% daqueles com $DAP \geq 50$ cm. De forma similar, Lacerda (2007) estimou que aproximadamente 65 % dos indivíduos reprodutivos de Jatobá (*Hymenaea courbaril*) seriam cortados em um plano de manejo executado na Floresta Nacional de Tapajós (PA) que previa a derrubada de todos os indivíduos da espécie com $DAP \geq 81$ cm (equivalente a 54% de todos com $DAP \geq 50$ cm).

Os resultados obtidos no presente estudo indicam que, adotando-se um único diâmetro mínimo de corte ($DAP \geq 50$ cm) e retendo-se a mesma proporção de árvores sementeiras (10% daquelas com $DAP \geq 50$ cm), o efeito em termos de porcentagem de indivíduos reprodutivos retirados da população pode variar entre espécies na ordem de aproximadamente cinco vezes. Essa variação interespecífica se deve às diferenças tanto na distribuição de indivíduos por classe de tamanho quanto na proporção de indivíduos férteis em cada classe.

Adicionalmente, observou-se que o tamanho mínimo em que as árvores começam a se reproduzir não é um bom indicativo do efeito das práticas de manejo. No caso de *P. psilostachya*, por exemplo, apesar de árvores com $DAP \geq 29$ cm serem capazes de produzir frutos, a proporção de indivíduos férteis só aumenta a partir de 60 cm de DAP .

A frutificação de espécies arbóreas é amplamente variável entre anos (*e.g.* De Steven & Wright 2002, Kelly & Sork 2002, Pedroni *et al.* 2002) e a continuidade do

acompanhamento das espécies estudadas é necessária para uma avaliação mais consistente dos efeitos da exploração madeireira sobre a produção de frutos de cada população. Além disso, o efeito da exploração deve ser maior se forem consideradas estimativas quantitativas da intensidade de frutificação, já que indivíduos maiores tendem a produzir uma maior quantidade de frutos (Chapman *et al.* 1992, Grogan & Galvão 2006). Estudos sobre o sistema reprodutivo e a polinização de tais espécies também são de fundamental importância para a avaliação do impacto da exploração, já que o aumento da distância entre indivíduos férteis pode afetar a atividade dos polinizadores e, conseqüentemente, a qualidade e quantidade de sementes produzidas pelos indivíduos remanescentes (Sheil & Heist 2000, Ghazoul & McLeish 2001).

Apesar de se referir apenas à proporção de indivíduos férteis em um único evento reprodutivo, o presente estudo sugere que a produção de frutos de algumas espécies madeireiras pode ser intensamente afetada pelas práticas de exploração atualmente permitidas pela legislação brasileira em florestas naturais da Amazônia, caso tais práticas não sejam adaptadas para as características reprodutivas de cada espécie. É urgente, dessa forma, a realização de estudos sobre a ecologia reprodutiva de árvores madeireiras, assim como do efeito da retirada dos maiores indivíduos sobre a dinâmica populacional das mesmas (Gourlet-Fleury *et al.* 2005, Lacerda 2007, Capítulo 5). Critérios para a escolha de espécies a serem estudadas podem incluir a intensidade de exploração à qual a espécie está sujeita, sua importância para a fauna e/ou para a estrutura florestal e a susceptibilidade potencial aos efeitos da exploração (avaliada através de critérios como distribuição geográfica, síndrome de dispersão das sementes, taxa de crescimento, entre outros; Martini *et al.* 1994). Tais estudos devem subsidiar o aperfeiçoamento das práticas de manejo e favorecer, portanto, a sustentabilidade do manejo florestal.

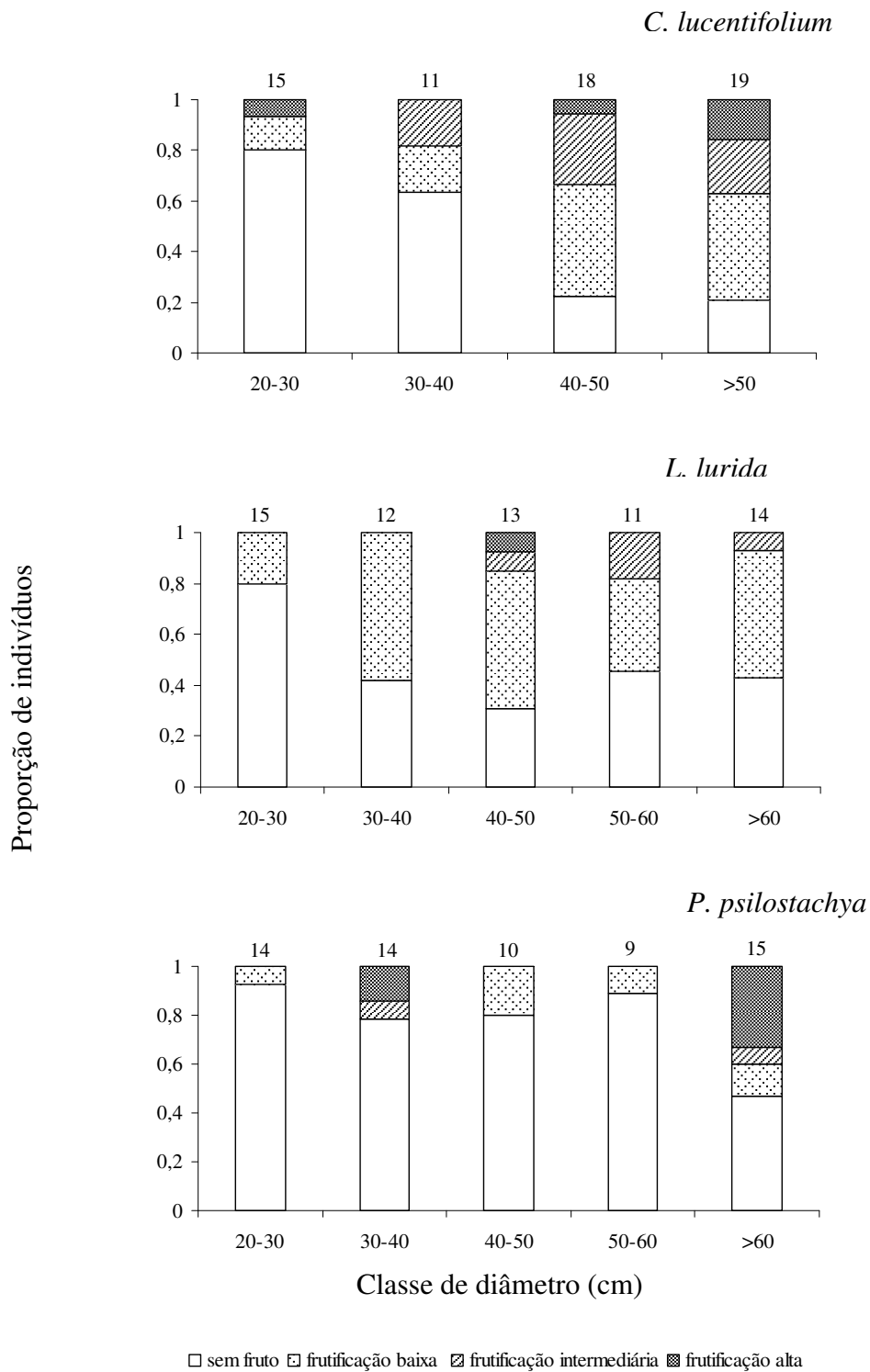


Figura 1: Proporção de árvores classificadas em diferentes categorias de frutificação em cada classe de diâmetro a altura do peito das três espécies estudadas. No caso de *C. lucentifolium* as duas últimas classes de tamanho foram agrupadas devido ao baixo número de indivíduos. Valores acima das barras se referem ao número total de indivíduos em cada classe de diâmetro. Nenhum indivíduo $10 \text{ cm} \leq \text{DAP} < 20 \text{ cm}$ produziu frutos.

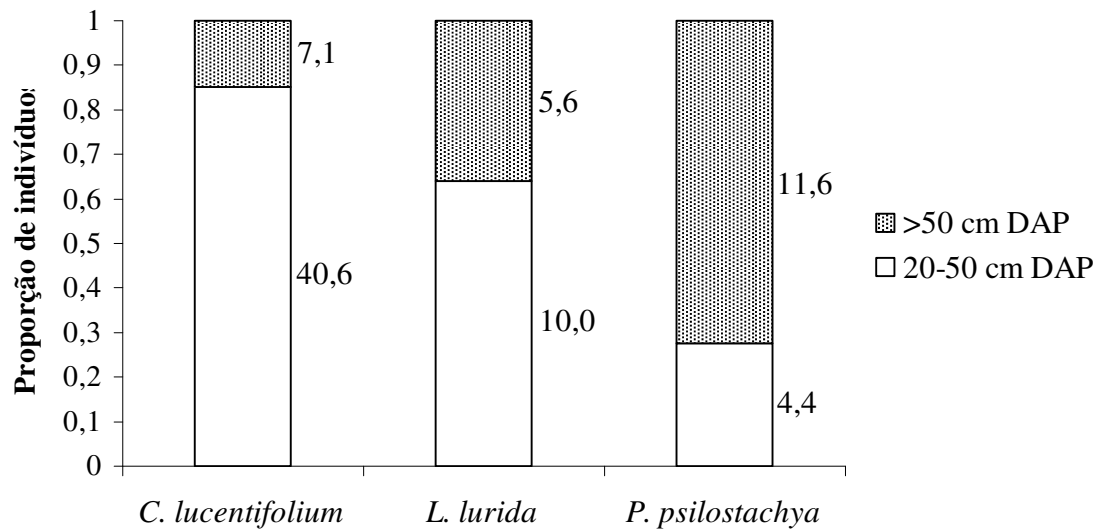


Figura 2: Estimativa da proporção dos indivíduos férteis das três espécies estudadas com diâmetro a altura do peito (DAP) menor e maior que 50 cm em 24,5 ha de floresta primária em Paragominas (PA). Valores ao lado das colunas correspondem ao número estimado de indivíduos em cada categoria de tamanho.

Referências Bibliográficas

- Chapman, C.A., Chapman, L.J., Wangan, R., Hunt, K., Gebo, D. & Gardner, L. 1992. Estimators of fruit abundance of tropical trees. *Biotropica* 24: 527-531.
- Chapman, C.A. & Chapman L.J. 1997. Forest regeneration in logged and unlogged forests of Kibale National Park, Uganda. *Biotropica* 29:396 – 412.
- De Steven, D. & Wright, S.J. 2002. Consequences of variable reproduction for seedling recruitment in three neotropical tree species. *Ecology* 83: 2315-2327.
- Ghazoul, J. & Mc Leish, M. 2001. Reproductive ecology of tropical forest trees in logged and fragmented habitats in Thailand and Costa Rica. *Plant Ecology* 153: 335-345.
- Gourlet-Fleury, S., Cornu, G., Jéssel, S., Dessard, H., Jourget, J., Blanc, L. & Picard, N. 2005. Using models to predict recovery and assess tree species vulnerability in

- logged tropical forests: A case study from French Guiana. *Forest Ecology and Management* 209: 69-85.
- Grogan, J.E. & Galvão, J. 2006. Factors limiting post-logging seedling regeneration by bigleaf mahogany (*Swietenia macrophylla*) in Southeastern Amazonia, Brazil, and implications for sustainable management. *Biotropica* 38:219-228.
- Guariguata, M.R. e Pinard, M.A. 1998. Ecological knowledge of regeneration from seed in neotropical forest trees: implication for natural forest management. *Forest Ecology and Management* 112: 87-99.
- Gullison, R.E, Panfil, S.N., Strouse, J.J. & Hubbell, S.P. 1996. Ecology and management of mahogany (*Swietenia macrophylla* King) in the Chimanes forest, Beni, Bolivia. *Botanical Journal of the Linnean Society* 122: 9-34.
- Holmes, T.P., Blate, G.M., Zweede, J.C., Pereira Jr., R., Barreto, P., Boltz, F. & Bauch, R. 2002. Financial and ecological indicators of reduced impact logging performance in the eastern Amazon. *Forest Ecology and Management* 163: 93–110.
- Johns, A.D. 1988. Effects of “selective” timber extraction on rain forest structure and composition and some consequences for frugivores and folivores. *Biotropica* 20: 31-37.
- Jonhs, J., Barreto, P. & Uhl, C. 1996. Logging damage in planned and unplanned logging operations and its implications for sustainable timber production in eastern Amazon. *Forest Ecology and Management* 89: 59-77.
- Kelly, D. & Sork, V.L. 2002. Mast seeding in perennial plants: Why? How? Where? *Annual Review of Ecology and Systematics* 33:427- 447.

- Lacerda, A.E.B. 2007. Ecological e genetic impacts of reduced-impact logging in the Brazilian Amazonian forest: the case of *Hymenaea courbaril* L. Tese de Doutorado. The University of Reading, Reading, UK. 310 pp.
- Lepsch-Cunha, N. & Mori, S.A. 1999. Reproductive phenology and mating potential in a low density tree population of *Couratari multiflora* (Lecythidaceae) in central Amazonia. *Journal of Tropical Ecology* 15: 97-121.
- Loureiro, A.A., Freitas, J.A., Ramos, K.B.L. & Freitas, C.A.A. 2000. Essências madeireiras da Amazônia. MCT/INPA, Manaus.
- Martini, A.M.Z., Rosa, N.A. & UHL, C. 1994. An attempt to predict which amazonian tree species may be threatened by logging activities. *Environmental Conservation* 21: 152-162.
- Pedroni, F., Sanchoez, M. e Santos, F.A.M. 2002. Fenologia da copaíba (*Copaifera langsdorffii* Desf. Leguminosae, Caesalpinioideae) em uma floresta semidecídua no sudeste do Brasil. *Revista Brasileira de Botânica* 25: 183-194.
- Plumptre, A.J. 1995 The importance of “seed trees” for the natural regeneration of selectively logged tropical forest. *Commonwealth Forestry Review* 74: 253-258.
- Sheil, D. & Heist, M.V. 2000. Ecology for tropical forest management. *International Forestry Review* 2: 261-270.
- Sudam 1981. Grupamento de espécies tropicais da Amazônia por similaridade de características básicas e por utilização. Sudam, Belém.
- Svenning, J.C. & Wright, S.J. 2005. Seed limitation in a Panamanian forest. *Journal of Ecology* 93: 853-862.
- Teixeira, D.E., Santana, M.A.E. & Souza, M.R. 1988. Amazonian timbers for the international market. IBDF/ITTO, Brasília.

CAPÍTULO 4

Spatiotemporal variation in the fruiting of a timber tree: implications for management

ABSTRACT

Information concerning the fruit production of timber species is important for the assessment of the effects of logging practices on population stability and on the fauna that feeds on them, as well for the definition of guidelines to reduce the impact of harvesting reproductive trees. Such information, however, is rarely available. The intraspecific variation in the fruiting of *Chrysophyllum lucentifolium* subsp. *pachycarpum*, a timber tree species, was examined in the eastern Amazonia, over three reproductive events, assessing the relationship between the probability of fruit production and tree diameter, crown illumination, and liana load (N = 63, 69, and 69 each year). The percentage of reproductive trees, the frequency and intensity of fruiting increased markedly after 40 cm dbh. Setting the minimum diameter cutting limit as 50 cm or larger increases the chance that the harvested individuals have already produced fruits for at least a few years, favoring the sustainable management of this species. Liana infestation in > 50% of the crown was associated with a decrease in the odds of fruiting. Results indicate that liana cutting may favor trees reproductive output, increasing the chances of long-term logging sustainability.

RESUMO

Informações sobre a frutificação de espécies madeireiras são importantes para a avaliação dos efeitos das práticas de manejo sobre a estabilidade populacional das espécies exploradas e sobre a fauna, assim como para a definição de técnicas que minimizem o impacto da derrubada de indivíduos reprodutivos. Tais informações, contudo, raramente estão disponíveis. Foi estudada a variação intraespecífica da produção de frutos de *Chrysophyllum lucentifolium* subsp. *pachycarpum*, uma árvore madeireira, na Amazônia oriental, durante três períodos reprodutivos, avaliando a influência do diâmetro da árvore (DAP), iluminação da copa e infestação por cipós sobre a probabilidade de frutificação (N = 63, 69 e 69 árvores em cada ano). A porcentagem de indivíduos reprodutivos, frequência e intensidade de frutificação foram maiores a partir de 40 cm de DAP. Manter o DAP mínimo de corte de 50 cm ou superior aumenta as chances de que os indivíduos cortados já tenham se reproduzido por ao menos alguns anos, favorecendo o manejo sustentável da espécie. A ocorrência de cipós em pelo menos 50 % das copas foi associada com uma redução da probabilidade de frutificação. Os resultados sugerem que o corte de cipós pode favorecer a produção de frutos, aumentando as chances de sustentabilidade do manejo florestal.

INTRODUCTION

Brazil is the second largest tropical wood producer in the world (Lentini *et al.* 2005a) and supplies 79% of the roundwood harvested in the Amazon forest (Lentini *et al.* 2005b). The vast majority of logging operations in the Brazilian Amazon is carried out with no previous planning, causing high levels of damage to the forest (Barreto *et al.* 2006, Johns *et al.* 1996) and increasing its susceptibility to fire (Holdsworth & Uhl 1997).

The impacts of logging at the commercial tree population level are still unknown. In Brazil, even when reduced impact logging techniques are adopted (such as pre-logging liana cutting, planning of the roads and skid trails location, directional felling, among others), enterprises are allowed to harvest 90% of the individuals ≥ 50 cm diameter at breast height (dbh). Therefore, the reduction of overall seed production in harvested populations may be severe (Grogan & Galvão 2006, Gullison *et al.* 1996, Plumptre 1995), although likely to vary with management practices and the species' ecology. The increased distance between reproductive trees and the impoverishment of pollinators and disperser communities may pose further threats for the regeneration of species that depends on plant-animal interactions (Ghazoul *et al.* 1998, Ghazoul & Mc Leish 2001). Besides the economic, political and land tenure related obstacles associated with the adoption of better management practices in the tropics (Pearce *et al.* 2003, Putz *et al.* 2000), there is still a remarkable lack of ecological knowledge about commercial tree species that can guide the improvement of harvesting techniques.

Information concerning the annual variability of fruit production and its relation with tree size, crown illumination, and liana load, for instance, are important for the assessment of the effects of logging practices on tree population stability and on the fauna that feeds on them, as well for the definition of guidelines to reduce the impact of harvesting reproductive trees. Such information, however, is rarely available even for economically important taxa (Grogan & Galvão 2006, Kainer *et al.* 2006, Plumptre 1995, Soehartono & Newton 2001).

Studies usually report considerable interannual variation in the seed production of tropical trees (Kelly & Sork 2002, Pedroni *et al.* 2002), although a few species may have a fairly constant reproductive output (De Steven & Wright 2002). Often, a high proportion of

the overall fruit production comes from a small subset of the reproductive individuals (Grogan & Galvão 2006, Mack 1997), and sustainable forest management plans would benefit from the protection of these highly productive seed trees (Mack 1997, Plumptre 1995). The identification of good predictors of fruiting output and their consistency over time is, thus, important to define the best criteria for selecting the trees that should be set aside in harvesting plans.

Fruit production usually increases with diameter at breast height (Chapman *et al.* 1992), but in some species fruit production peaks at intermediate size classes (Gullison *et al.* 1996, Kainer *et al.* 2006, Soehartono & Newton 2001). Crown exposure to light usually shows a positive association with fruiting output (Lepsch-Cunha & Mori 1999, Svenning 2002, Wright *et al.* 2005). Occasionally, however, highly fecund trees do not have distinct size and crown characteristics (Grogan 2001). A detrimental effect of liana coverage on the fruit production of tropical trees was reported for *Bursera simaruba* (Stevens 1987), for *Bertholletia excelsa* (Kainer *et al.* 2006), and for another five tree species (Wright *et al.* 2005) in tropical sites.

Chrysophyllum lucentifolium subsp. *pachycarpum* Pires and T.D. Penn. (Sapotaceae, hereafter *C. lucentifolium*) is an emergent tree reaching 40 m in height, and occurs in Panamá, Ecuador, Peru, Colombia, Venezuela, French Guiana and the Brazilian Amazon (Pennington 1990). Its wood can be used in heavy and light construction, furniture, utensils, and paneling (IBAMA 2006, REMADE 2006, Teixeira *et al.* 1988), and it has been sold both on the domestic and international market (usually mistakenly referred to by the synonyms *Pouteria pachyparpa* or *Planchonella pachycarpa*). The objective of this study was to assess the effects of stem diameter, crown illumination, and liana load on *C. lucentifolium* fruit production at the individual tree level, during 3 years, in areas

subjected to conventional (unplanned) and reduced impact logging and within a control area, in the eastern Brazilian Amazon. Given its large size, high individual density and its role as a food source for the fauna, *C. lucentifolium* is an important structural component of the forests in this region and probably of other forests in its broad geographical range as well. The implications of the intraspecific variation in the fruit production of this species for natural forest management are discussed.

STUDY SPECIES

C. lucentifolium individuals may reach 80 cm dbh, with larger trees having small buttresses. It usually occurs in rainforests below 500 m altitude, but it is also found in montane cloud forest up to 1400 m (in Venezuela) and in dry areas of Ecuador and Peru (Pennington 1990). It has the third highest density of trees (≥ 10 cm dbh) among the commercial species in the study area (~ 8 indiv.ha⁻¹; Edson Vidal, pers. comm.) and it has been reported to be abundant in other localities (Feer & Forget 2002). Seedlings are shade-tolerant, based on its high abundance in the forest understory (unpubl. data), which may explain the high adult density in undisturbed forests. Flowering occurs from May to September in Brazil (Pennington 1990). Fruiting is annual and synchronous among individuals (Feer & Forget 2002). Flowers are bisexual, emerging on axillary fascicles, and fruits are large (3.5-5 cm diameter) yellow drupes, with white latex in the flash.

STUDY SITE

The study was carried out in a forest area (3°00'–3°05'S; 47°10'–47°15'W), 20 km east of the Paragominas Municipality of Para State, N Brazil. The forest is evergreen, with up to 40 m canopy height and mean total above-ground biomass of 314 t.ha⁻¹ (Gerwing &

Farias 2000, Gerwing 2001). Annual rainfall averages 1750 mm, with a pronounced dry season (< 50 mm/month) from June to November. The topography is uniformly flat and soils in the region are clay-rich oxisols and ultisols.

We sampled *C. lucentifolium* in three nearby forest areas (24.5 ha each): an unlogged control area, one subjected to conventional unplanned logging (CL), and one subjected to reduced impact logging (RIL). The CL was carried out in 1993 with no previous planning or liana cutting. In the RIL area, lianas were cut in 1991 and harvest was carried out in 1993 with previous planning of the location of roads, log landings and skid trails, selection of trees and their best felling direction. A detailed description of the study area and the management practices can be found in Gerwing & Vidal (2002) and Johns *et al.* (1996).

METHODS

Field measurements

Using data from previous inventories in each of three areas (Vidal 2004), *C. lucentifolium* trees were randomly selected to include a similar number of representatives (~ five) within five 10 cm dbh size classes (20-30 cm, 30-40 cm, 40-50 cm, 50-60 cm, >60 cm) in each area (unlogged, CL and RIL). In some size classes, there were less than five individuals per area and in this case all the available individuals were sampled. In size class comparisons, we combined the last two classes, due to the low number of individuals > 60 cm dbh.

We classified each individual into seven categories of crown illumination (from one, for trees with no direct light, to five, for crowns fully exposed to vertical and lateral light, with class 2 subdivided into high, low and intermediate lateral light depending on the gap

size; Clark & Clark 1992) and three categories of liana coverage (liana-free, < 50% of the crown covered, and > 50 % covered). To determine the crown illumination category of a tree, we did not take into account the liana coverage, but only its position in relation to neighboring trees. Between October 2003 and February 2004 (hereafter t_1), we observed 63 trees biweekly. Given the long time required for fruit maturation, we adopted a monthly interval between visits in the following two reproductive events, between September 2004 and March 2005 (hereafter t_2) and between September 2005 and January 2006 (hereafter t_3). Some trees died or lost parts of their crowns after t_1 and others were included in the sample, resulting in 69 trees observed in t_2 and t_3 and 60 individuals followed through the 3-yr study period. Over the three reproductive seasons we assessed fruit production based on observations of the crown, on the floor below the crown projection, and, in t_2 and t_3 , additionally on 1 m² seed traps. Fruit output was classified as high (many branches abundantly covered with fruits), low (few fruits found in one to few branches) or medium (intermediate relation between high and low; Lepsch-Cunha & Mori 1999).

Data analyses

The visual estimation of fruiting intensity in crowns heavily covered with lianas is difficult compared to liana-free crowns. We, thus, considered fruiting as a binary response variable and we analyzed the effects of the predictor variables using logistic regression (Neter *et al.* 1996). The full model was:

$$\ln [\pi(x)/1- \pi(x)] = \beta_0+ \beta_1(\text{dbh})+ \beta_2(\text{liana coverage})+ \beta_3(\text{crown illumination})+ \beta_4(\text{area of occurrence})$$

where $\pi(x)$ is the probability of fruiting and $\pi(x)/1-\pi(x)$ is the odds of fruiting. The odds ratio of variable k is e^{β_k} , which is a measurement of how the odds of fruiting changes with a change in that predictor. For continuous variables, the odds ratio is the effect of a one-unit change in the predictor on the odds of fruiting. For categorical variables, it is the ratio between the odds of fruiting at one category level and the odds at a reference level. In this study, for instance, the categories “> 50 % of the crown covered with lianas” and “control plot” were used as reference levels for the variables liana coverage and area of occurrence.

The null hypothesis that $\beta_k = 0$, i.e. there is no relationship between the response and k predictor variable, was tested using the Wald statistic and comparing full models with reduced models (without each predictor variable) using G statistic (Quinn & Keough 2002). Goodness-of-fit of the model was assessed using the Hosmer-Lemeshow statistic. R^2_L is analogous to the R^2 in the linear regression and it was used as measure of the model explained variance. We tested for significance of interaction and non-linear terms (using the Box-Tidwell transformation) using the Wald statistic (Menard 2001).

RESULTS

The fruiting season (immature fruits) of *C. lucentifolium* started in September in all three reproductive events. Trees bearing fruits were still observed as late as February, March and January in t_1 , t_2 and t_3 , respectively. The proportion of fruit-bearing trees peaks in November and December (Figure 1).

Overall, approximately half of the sampled individuals produced fruits each year (56% in t_1 , 54% in t_2 and 51% in t_3). Most of the individual trees either produced fruits in

all three reproductive seasons or did not reproduce during the study period (Figure 2), and the proportion of trees reproducing every year increased with dbh class (Figure 3). Considering only individuals that reproduced at least once ($N = 40$), 60% of them produced fruits in all three reproductive events. However, no tree had a high fruiting intensity in two consecutive years. Indeed, only one tree showed high fruit production twice (in t_1 and t_3) during the 3-year study period. Of the 13 individuals classified in the intense fruiting category during the study, only one was < 40 cm dbh.

The percentage of reproductive trees within each size class was fairly constant among fruiting events, with an increase and stabilization in the frequency of fruit production after 40 cm dbh (Figure 4). Within size classes, the proportion of trees in each category of fruiting intensity, however, varied among years.

Crown illumination and the area of occurrence (RIL, CL or control) did not affect significantly the odds of fruiting in t_1 ($G^2 = 2.502$; d.f. = 5; $P > 0.100$), t_2 ($G^2 = 3.416$; d.f. = 5; $P > 0.100$) or t_3 ($G^2 = 2.050$; d.f. = 5; $P > 0.750$). The proportion of trees in liana coverage categories did not significantly differ among areas ($G = 6.576$; d.f. = 4; $P > 0.100$), although there was a tendency for a higher proportion of liana-free trees and a lower proportion of trees with over 50% of the crown covered in the RIL area (Figure 5).

In t_1 , dbh had a significant but non-linear effect on the odds of *C. lucentifolium* fruiting (Table 1). For a 1 cm increase in dbh, the odds of fruiting increased 12.5%, and 8.4% in t_2 and t_3 , respectively (Tables 2 and 3). The minimum size of reproductive trees varied among years (22.8 cm dbh in t_1 , 30.8 cm dbh in t_2 , and 21.6 cm dbh in t_3). The smaller fruiting trees in t_1 and t_2 had crowns completely exposed to light and free of lianas, but in t_3 it had only lateral light and up to half of the crown covered by lianas. In t_1 , 15

additional trees with dbh between 10 cm and 20 cm were visited and none of them produced fruits, but they were not sampled in the following two reproductive seasons.

The coverage of *C. lucentifolium* trees by lianas was associated with a decrease in the odds of fruiting in all three reproductive events, although the strength of the effect varied among years. In t_1 , the odds of fruiting of trees with crowns free of lianas and with up to 50% of the crown covered were 42.7 and 11.9 times higher, respectively, than trees with over 50% of the crown covered (Table 1). Liana-free trees had 5.2 and 25.5 times higher odds of fruiting than trees with over 50% of the crown covered in t_2 and t_3 , respectively (Tables 2 and 3).

DISCUSSION

C. lucentifolium trees bore fruits during 5 to 7 months each year over the 3-year study period. During the reproductive season, primates and birds were often seen feeding in *C. lucentifolium* crowns and most of the fruits on the forest floor showed signs of predation (M.G. Fonseca, pers. obs.). Howler and spider monkeys, parrots, spiny rats, agouti, acouchy, brocket deers, peccaries, and tapir were reported to feed on *C. lucentifolium* fruits in French Guiana (Feer & Forget 2002 and references therein, Juliot 1997). Given its high density, long lasting fruiting season, and consistently high proportion of fruiting trees each year, this species seems to be an important food source for the fauna in the study area, which should be considered in management plans.

As expected, dbh was a good predictor of the chance of fruiting of *C. lucentifolium* trees. However, the fruiting intensity varies among reproductive events, and the individual trees seem to “rest” after a year of high fruit output, having low fruit production for at least two years. Although *C. lucentifolium* trees as small as 21.8 cm dbh are able to produce

fruits, the frequency and intensity of fruit production increased markedly after 40 cm dbh. Hardly any individuals showed high fruiting intensity before 40 cm dbh and most individuals are likely to reproduce annually once they reach the 40-50 cm size class. Setting the minimum diameter cutting limit as 50 cm or larger would increase the chance that the harvested individuals have already produced fruits for at least a few years, favoring the sustainable management of this species. Individuals with $30 \text{ cm} \leq \text{dbh} \leq 50 \text{ cm}$ should be actively protected from damage during harvesting operations in order to maintain some fruit production in the first period after logging.

Although experimental liana removal is necessary to confirm the causal nature of the observed negative correlation between *C. lucentifolium* fruiting and liana coverage, there is no reasonable reason to believe that this is a spurious relationship. Most liana species have a better performance under high light levels (Laurance *et al.* 2001, Putz 1984), and fully illuminated crowns are usually associated with high fruiting outputs (Lepsch-Cunha & Mori 1999, Svenning 2002), which would imply a positive correlation if light was a determinant factor. Stevens (1987) hypothesized that “lianas may spread more rapidly through host trees that have low vigor or are competitively suppressed”, but we have not found support in the literature for this.

The observed fecundity reduction may be caused by aboveground effects, such as constriction of the vascular systems, breakage of branches and twigs or shading and/or by below-ground competition for water and nutrients (Dillenburgh *et al.* 1993, Pérez-Salicrup & Barker 2000, Stevens 1987). Unfortunately, we do not have data to evaluate the relative importance of these processes on the observed pattern. Further studies are necessary in order to clarify the mechanisms responsible for this effect and, thus, identify the most effective management practices to mitigate it when necessary.

We were not able to detect significant differences in liana infestation as well as in the odds of fruiting among RIL, CL and control areas 10-13 years after logging operations. However, Gerwing (2006) reported that in the same forest, 12 years following liana cutting, the density of liana climbing stems ≥ 2.5 cm diameter in the RIL area was about half the density in the control and CL plots, although this masks differences among liana species. These results agree with the observed tendency for a higher proportion of liana-free trees in the RIL area. It is possible that a larger sample size is necessary to detect long-term liana cutting effects on fruit production, but manipulative experiments are needed to test this hypothesis.

Lianas are a significant component of tropical forests diversity and biomass and their importance for the fauna has been stressed (Odegaard 2000, Putz 1984, Schinitzer & Bongers 2002). The impact of liana cutting on the fauna therefore seems to be intricate and is not fully understood yet. As pointed out by Gerwing (2001), however, the ecological costs of liana cutting should be weighted against the urgent need of sound management practices that can encourage the sustainable use of tropical forest, instead of its replacement by other economic activities.

The definition of specific protocols for management, such as which trees and which lianas to target, is important to reduce the economic and ecological costs of complete liana cutting (Gerwing & Vidal 2002). Our results indicate that, concerning the fruit production of *C. lucentifolium*, management strategies should target only trees with over 50% of the crown covered. The observed effect of liana coverage on less than 50% of the crown was less intense and only significant in one year. We found indirect evidence that, if this practice is effective in controlling liana abundance, it may favor the reproductive output of commercial trees, increasing the chances of long-term logging sustainability.

C. lucentifolium and other shade-tolerant species, together, represent an important structural component of the Amazonian forest (Ferraz *et al.* 2004). Additional studies on the fruit production of other commercial species are necessary in order to improve the management practices and ensure the maintenance of the ecological and economical services that these species provide.

ACKNOWLEDGMENTS

This research was supported by Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo (Fapesp, grant 02/14073-5), World Wildlife Fund (WWF-Brazil, grant CSR 304-2004), and Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq, grant 472962/2003-5 and fellowships 141465/2002-6 and 307132/2004-8 to the first and second author, respectively). We thank James Grogan for helpful comments on earlier versions of the manuscript, and the Instituto do Homem e Meio Ambiente da Amazônia (IMAZON) for logistic support at the study site. We are also grateful to Pérsio and Thales Lima for permission to monitor trees at Fazenda Agrosete.

LITERATURE CITED

- BARRETO, P., SOUZA JR., C., NOGUERÓN, R., ANDERSON, A. & SALOMÃO, R. 2006. *Human pressure on the Brazilian Amazon forests*. World Resources Institute, Belém. 84 pp.
- CHAPMAN, C.A., CHAPMAN, L.J., WANGHAN, R., HUNT, K., GEBBO, D. & GARDNER, L. 1992. Estimators of fruit abundance of tropical trees. *Biotropica* 24: 527-531.

- CLARK, D.A. & CLARK, D.B. 1992. Life history diversity of canopy and emergent trees in a neotropical rain forest. *Ecological Monographs* 62: 315-344.
- DE STEVEN, D. & WRIGHT, S.J. 2002. Consequences of variable reproduction for seedling recruitment in three neotropical tree species. *Ecology* 83: 2315-2327.
- DILLENBURGH, L.R., WHIGHAM, D.F., TERAMURA, A.H. & FORSETH, I. 1993. Effects of vine competition on availability of light, water, and nitrogen to tree host (*Liquidambar styraciflua*). *American Journal of Botany* 80: 244-252.
- FEER, F. & FORGET, P.M. 2002. Spatio-temporal variation in post-dispersal seed fate. *Biotropica* 34: 555-566.
- FERRAZ, I.D., LEAL FILHO, N., IMAKAWA, A.M., VARELA, V.P. & PIÑARODRIGUES, F.C.M. 2004. Características básicas para um agrupamento ecológico preliminar de espécies madeireiras da floresta de terra firme da Amazônia central. *Acta Amazônica* 34: 621-633.
- GERWING, J.J. 2001. Testing liana cutting and controlled burning as silvicultural treatments for a logged forest in the eastern Amazon. *Journal of Applied Ecology* 38: 1264-1278.
- GERWING, J.J. 2006. The influence of reproductive traits on liana abundance 10 years after conventional and reduced-impact logging in the eastern Brazilian Amazon. *Forest Ecology and Management* 221: 83-90.
- GERWING, J.J. & FARIAS, D.L. 2000. Integrating liana abundance and forest stature into an estimate of aboveground biomass for an eastern Amazonian forest. *Journal of Tropical Ecology* 16: 327-336.

- GERWING, J.J. & VIDAL, E. 2002. Changes in liana abundance and species diversity eight years after liana cutting and logging in an eastern Amazonian forest. *Conservation Biology* 16: 544-548.
- GHAZOUL, J., LISTON, K. A. & BOYLE, T.J.B. 1998. Disturbance-induced density-dependent seed set in *Shorea siamensis* (Dipterocarpaceae), a tropical forest tree. *Journal of Ecology* 86: 462-473.
- GHAZOUL, J. & MC LEISH, M. 2001. Reproductive ecology of tropical forest trees in logged and fragmented habitats in Thailand and Costa Rica. *Plant Ecology* 153: 335-345.
- GROGAN, J.E. 2001. *Bigleaf mahogany (Swietenia macrophylla King) in southeast Pará, Brazil: a life history study with management guidelines for sustained production from natural forests*. PhD. Thesis, Yale University, New Heaven, USA. 422 pp.
- GROGAN, J.E. & GALVÃO, J. 2006. Factors limiting post-logging seedling regeneration by bigleaf mahogany (*Swietenia macrophylla*) in Southeastern Amazonia, Brazil, and implications for sustainable management. *Biotropica* 38:219-228.
- GULLISON, R.E., PANFIL, S.N., STROUSE, J.J. & HUBBELL, S.P. 1996. Ecology and management of mahogany (*Swietenia macrophylla* King) in the Chimanes forest, Beni, Bolivia. *Botanical Journal of the Linnean Society* 122: 9-34.
- HOLDSWORTH, A.R. & UHL, C. 1997. Fire in Amazonian selectively logged rain forest and the potential for fire reduction. *Ecological Applications* 7: 713-725.
- IBAMA 2006. *Brazilian Woods Database*. <http://www.ibama.gov.br/lpf/madeira/>.
- JONHS, J., BARRETO, P. & UHL, C. 1996. Logging damage in planned and unplanned logging operations and its implications for sustainable timber production in eastern Amazon. *Forest Ecology and Management* 89: 59-77.

- JULIOT, C. 1997. Impact of seed dispersal by red howler monkeys *Alouatta seniculus* on the seedling population in the understory of tropical forests. *Journal of Ecology* 85: 431-440.
- KAINER, K.A., WADT, L.H.O., GOMES-SILVA, D.A.P. & CAPANU, M. 2006. Liana loads and their association with *Bertholletia excelsa* fruit and nut production, diameter growth and crown attributes. *Journal of Tropical Ecology* 22: 147-154.
- KELLY, D. & SORK, V.L. 2002. Mast seeding in perennial plants: Why? How? Where? *Annual Review of Ecology and Systematics* 33:427- 447.
- LAURANCE, W.F., PÉREZ-SALICRUP, D., DELAMÔNICA, P., FEARNSIDE, P.M., D'ANGELO, S., JEROZOLINSKY, A., POHL, L. & LOVEJOY, T.E. 2001. Rain forest fragmentation and the structure of Amazonian liana communities. *Ecology* 82:105-116.
- LENTINI, M., VERÍSSIMO, A. & PEREIRA, D. 2005a. *O Estado da Amazônia 2: A expansão madeireira na Amazônia*. Instituto do Homem e Meio Ambiente da Amazônia, Belém. 4 pp.
- LENTINI, M., PEREIRA, D., CELENTANO, D. & PEREIRA, R. 2005b. *Fatos florestais da Amazônia 2005*. Instituto do Homem e Meio Ambiente da Amazônia, Belém. 140 pp.
- LEPSCH-CUNHA, N. & MORI, S.A. 1999. Reproductive phenology and mating potential in a low density tree population of *Couratari multiflora* (Lecythidaceae) in central Amazonia. *Journal of Tropical Ecology* 15: 97-121.
- MACK, A.L. 1997. Spatial distribution, fruit production and seed removal of a rare, dioecious canopy tree species (*Aglaia* aff. *flavida* Merr. et Perr.) in Papua New Guinea. *Journal of Tropical Ecology* 13: 305-316.

- MENARD, S.W. 2001. *Applied logistic regression analysis*. Sage Publications, Thousand Oaks. 111 pp.
- NETER, J., KUTNER, M.H., NACHTSHEIM, C.J. & WASSERMAN, W. 1996. *Applied linear regression models*. Irwin, Chicago. 720 pp.
- ODEGAARD, F. 2000. The relative importance of trees versus lianas as hosts for phytophagous beetles (Coleoptera) in tropical forests. *Journal of Biogeography* 27: 283-296.
- PEARCE, D., PUTZ, F.E. & VANCLAY, J.K. 2003. Sustainable forestry in the tropics: panacea or folly? *Forest Ecology and Management* 172: 229-247.
- PEDRONI, F., SANCHEZ, M. & SANTOS, F.A.M. 2002. Fenologia da copaíba (*Copaifera langsdorffii* Desf. Leguminosae, Caesalpinioideae) em uma floresta semidecídua no sudeste do Brasil. *Revista Brasileira de Botânica* 25: 183-194.
- PENNINGTON, T.D. 1990. *Flora Neotropica: Sapotaceae*. The New York Botanical Garden, New York. 770 pp.
- PÉRIZ-SALICRUP, D.R. & BARKER, M.G. 2000. Effect of liana cutting on water potential and growth of adult *Senna multijuga* (Caesalpinioideae) trees in a Bolivian tropical forest. *Oecologia* 124: 469-475.
- PLUMPTRE, A.J. 1995 The importance of “seed trees” for the natural regeneration of selectively logged tropical forest. *Commonwealth Forestry Review* 74: 253-258.
- PUTZ, F.E. 1984. The natural history of lianas on Barro Colorado Island, Panama. *Ecology* 65: 1713-1724.
- PUTZ, F.E., DYKSTRA, D.P. & HEINRICH, R. 2000. Why poor logging practices persist in the tropics. *Conservation Biology* 14: 951-956.

- QUINN, G.P. & KEOUGH, M.J. 2002. *Experimental design and data analysis for biologists*. Cambridge University Press, Cambridge. 537 pp.
- REMADE 2006. *Madeiras*. <http://www.remade.com.br/madeiras> .
- SCHNITZER, S.A. & BONGERS, F. 2002. The ecology of lianas and their role in forests. *Trends in Ecology and Evolution* 17: 223-230.
- SOEHARTONO, T. & NEWTON, A.C. 2001. Reproductive ecology of *Aquilaria* spp. in Indonesia. *Forest Ecology and Management* 152: 59-71.
- STEVENS, G.C. 1987. Liana as structural parasites: the *Bursera simaruba* example. *Ecology* 68: 77-81.
- SVENNING, J.C. 2002. Crown illumination limits the population growth rate of a neotropical understorey palm (*Geonoma macrostachys*, Arecaceae). *Plant Ecology* 159: 185-199.
- TEIXEIRA, D.E., SANTANA, M.A.E. & SOUZA, M.R. 1988. *Amazonian timbers for the international market*. IBDF/ITTO, Brasília. 94 pp.
- VIDAL, E.J. 2004. Dinâmica de florestas manejadas e sob exploração convencional na Amazônia oriental. PhD. Thesis, Universidade de São Paulo, São Carlos, Brazil. 156 pp.
- WRIGHT, S.J., JARAMILLO, M.A., PAVON, J., CONDIT, R., HUBBELL, S. P. & FOSTER, R.B. 2005. Reproductive size thresholds in tropical trees: variation among individuals, species and forests. *Journal of Tropical Ecology* 21: 307 –315.

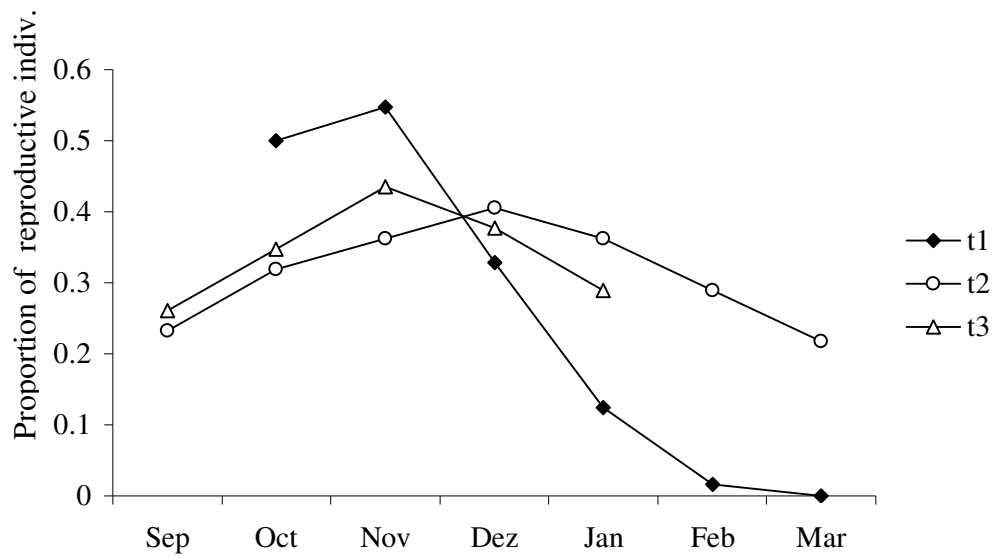


Figure 1: Proportion of *C. lucentifolium* individuals bearing fruits from October 2003 to March 2004 (t1; N = 63), from September 2004 to March 2005 (t2; N = 69), and from September 2005 to January 2006 (t3; N = 69).

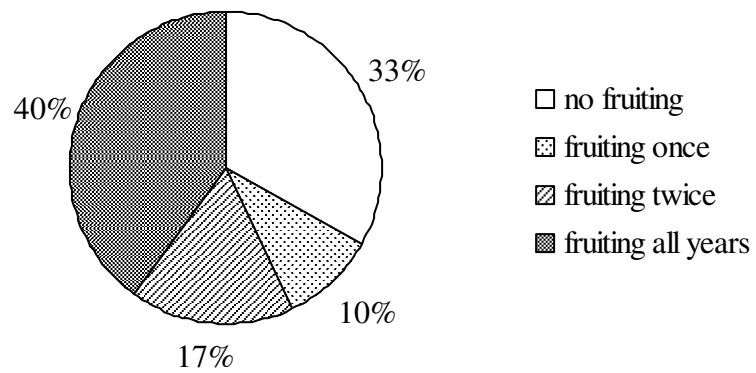


Figure 2: Percentage of *C. lucentifolium* individuals ($\text{dbh} \geq 20$ cm; $N=60$) producing fruits once, twice, all or in none of the reproductive seasons between 2003 and 2006.

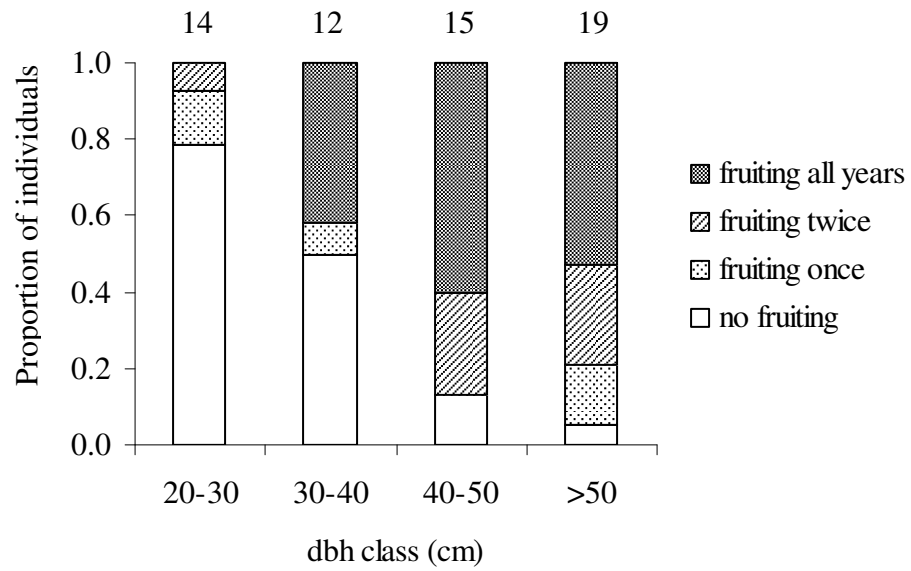


Figure 3: Proportion of *C. lucentifolium* individuals within 10 cm dbh classes producing fruits once, twice, all or in none of the reproductive seasons between 2003 and 2006 (number of sampled trees indicated above columns).

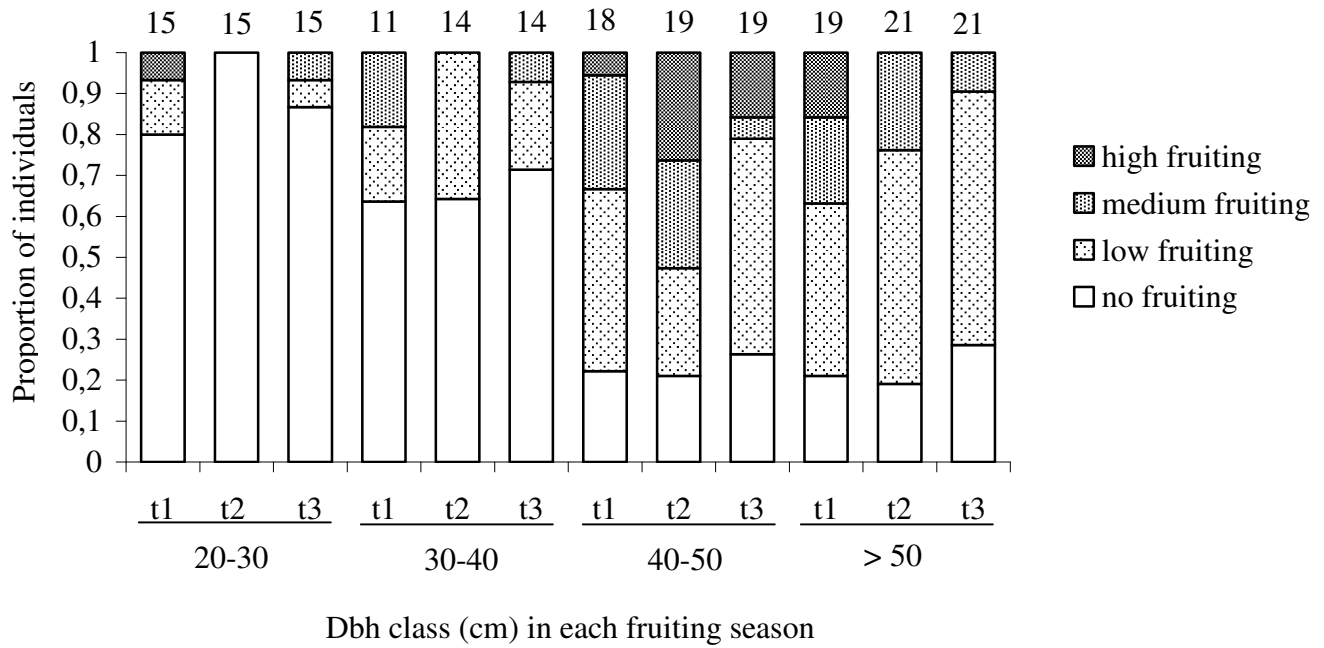


Figure 4: Proportion of *C. lucentifolium* trees within diameter at breast height (dbh) classes classified in each fruit output category (high = many branches abundantly covered with fruits; low = few fruits found in one to few branches; medium = intermediate relationship between high and low; t1 = from October 2003 to March 2004, t2 = from September 2004 to March 2005; t3 = September 2005 to January 2006; number of sampled trees indicated above columns).

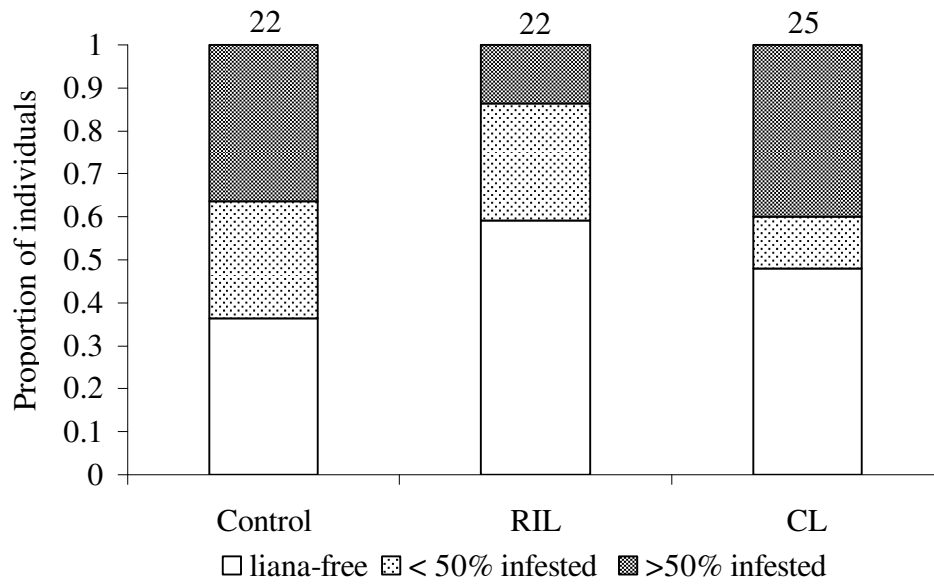


Figure 5: Proportion of *C. lucentifolium* trees (dbh \geq 20 cm) in each category of liana coverage on the crown in forests subjected to conventional (CL) and reduced impact (RIL) logging and in a control area (number of sampled trees indicated above columns).

Table 1: Estimates of the logistic model parameters for the odds of fruiting of *C. lucentifolium* trees between October 2003 and February 2004 (dbh = diameter at breast height; < 50% liana = the percentage of the crown covered; category “> 50 % liana” was the reference class). Hosmer-Lemeshow = 7.916, d.f. = 8, P = 0.442, $R^2_L = 0.421$, indicating a satisfactory fit of the model.

Parameter	Estimate	S.E.	Wald Statistic	P	Odds ratio	95% CI
Constant	-5.409	1.493	-3.622	< 0.001		
dbh*Ln (dbh)	0.022	0.007	3.277	0.001	1.022	1.009-1.035
Liana-free	3.756	1.024	3.669	< 0.001	42.768	5.752-317.98
< 50% liana	2.482	1.025	2.421	0.015	11.970	1.605-89.271

Table 2: Estimates of the logistic model parameters for the odds of fruiting of *C. lucentifolium* trees between September 2004 and March 2005 (abbreviations are as in Table 1). Hosmer-Lemeshow = 8.195, d.f. = 8, P = 0.415, $R^2_L = 0.357$, indicating a satisfactory fit of the model.

Parameter	Estimate	S.E.	Wald Statistic	P	Odds ratio	95% CI
Constant	-5.814	1.394	-4.172	< 0.001		
Dbh	0.118	0.029	4.070	< 0.001	1.125	1.063-1.191
Liana-free	1.658	0.763	2.174	0.030	5.248	1.177-23.391
< 50% liana	1.345	0.903	1.489	0.136	3.840	0.654-22.557

Table 3: Estimates of the logistic model parameters for the odds of fruiting of *C. lucentifolium* trees between September 2005 and January 2006 (abbreviations are as in Table 1). Hosmer-Lemeshow = 4.518, d.f. = 8, P= 0.808, R^2_L = 0.376, indicating a satisfactory fit of the model.

Parameter	Estimate	S.E.	Wald Statistic	P	Odds ratio	95% CI
Constant	-5.292	1.416	-3.737	< 0.001		
dbh	0.081	0.026	3.105	0.002	1.084	1.030-1.140
Liana-free	3.239	0.858	3.774	< 0.001	25.517	4.744-37.240
< 50% liana	1.543	0.923	1.672	0.094	4.679	0.767-28.543

CAPÍTULO 5

Sustentabilidade da exploração madeireira de três espécies na Amazônia oriental

Resumo

Apesar da importância atual e crescente da atividade madeireira na Amazônia brasileira, a ecologia populacional das espécies exploradas é praticamente desconhecida. Esse estudo analisa os efeitos da exploração madeireira de impacto reduzido (EIR) e convencional (EC) sobre a dinâmica populacional de *Lecythis lurida*, *Pseudopiptadenia psilostachya* e *Chrysophyllum lucentifolium* subsp. *pachycarpum*, três espécies arbóreas comerciais, em Paragominas, PA. As espécies foram estudadas em três áreas de 24,5 ha, sendo duas áreas submetidas à exploração madeireira em 1993 (uma EIR e outra EC) e uma área não explorada (NE). O diâmetro do tronco à altura do peito (DAP) de todos os indivíduos com $DAP \geq 10$ cm dessas espécies foi medido antes da exploração e posteriormente em diferentes intervalos até 2003. Os jovens (comprimento ≥ 30 cm e $DAP < 10$ cm) foram amostrados em parcelas de 25 m² alinhadas ao longo de transecções em cada área (totalizando 5,25 ha) e medidos (comprimento e DAP) em 2003, 2004 e 2005. Para a avaliação da cobertura do dossel nas três áreas, foram tiradas fotografias hemisféricas ao longo das transecções. Modelos matriciais e experimentos de resposta de tabela de vida foram utilizados na análise da dinâmica populacional das espécies. A abertura do dossel foi marginalmente inferior na EC ($F_{2,177} = 2,605$; $p = 0,076$) e a distribuição espacial dessa variável, analisada através de autocorrelogramas, foi semelhante

apenas entre as áreas EIR e NE. *P. psilostachya* e *C. lucentifolium* apresentaram taxas de crescimento populacional comparativamente maiores na EIR do que na EC considerando-se ciclos de corte de 30 anos, o que se deve principalmente à menor mortalidade de indivíduos entre 20 e 45 cm de DAP na primeira área. *L. lurida*, por outro lado, não foi beneficiada pela aplicação da EIR, mas isso se deveu principalmente à maior intensidade de exploração nesse local. Os resultados sugerem que *P. psilostachya* tem bom potencial para manejo sob EIR em ciclos de corte de 30 anos na área de estudo, mas *C. lucentifolium* precisaria de ciclos de corte aproximadamente três vezes mais longos e *L. lurida* parece não poder ser manejada de forma sustentável utilizando-se apenas tais práticas silviculturais. Na Amazônia oriental, é provável que ciclos de corte longos (acima de 40 anos), intensidade de exploração abaixo daquela adotada na área de estudo e estímulo à regeneração de algumas espécies tenham que ser combinados com incentivos econômicos e exploração de produtos não-madeireiros para compatibilizar a utilização e preservação da floresta.

Abstract

Despite the current and increasing importance of logging in the Brazilian Amazon, the population ecology of commercial species is largely unknown. This study examines the effects of conventional (CL) and reduced-impact (RIL) logging on the population dynamics of *Lecythis lurida*, *Pseudopiptadenia psilostachya*, and *Chrysophyllum lucentifolium* subsp. *pachycarpum*, three commercial tree species, in eastern Amazonia. These species were studied in three plots (24.5 ha each), two of them subjected to logging in 1993 (CL and RIL) and a control plot (CP). Diameter at breast height (dbh) of all individuals with dbh \geq 10 cm was measured before logging and, after that, in different periods until 2003. Juveniles (height \geq 30 cm and dbh $<$ 10 cm) were sampled in 25 m² quadrants placed along

20 transects (a total of 5.25 ha) and measured (height and dbh) in 2003, 2004, and 2005. Canopy openness was estimated using hemispherical photographs taken along transects. Matrix modeling and life table response experiments were used in the analyses of population dynamics. Canopy openness was marginally lower in CL ($F_{2,177} = 2.605$; $p = 0.076$) and the spatial distribution of this variable, analyzed using autocorrelograms, was similar between RIL and the CP. The population growth rates of *P. psilostachya* and *C. lucentifolium* were higher in the RIL than in the CL area under 30-year cutting cycles, which was due to the lower mortality of individuals ≥ 20 cm and < 45 cm dbh. The management of *L. lurida* was not favored by RIL techniques, but this was mainly explained by the higher logging intensity in this area, compared to the CL plot. Results indicate that *P. psilostachya* shows a good potential for management under RIL in 30-year cutting cycles, but *C. lucentifolium* would require a three-fold longer cycle and *L. lurida* shows low potential for management unless additional practices are adopted. In eastern Amazonia, it is likely that long cutting cycles (above 40 years), harvest intensities below the one adopted in the study area and practices that favor the regeneration of some species would have to be combined with economic incentives and the harvest of non-timber products in order to achieve both utilization and conservation of forests.

1. Introdução

Estima-se que de 12.075 a 19.830 Km² da Amazônia brasileira sofrem extração de madeira anualmente, considerando apenas os cinco estados com maior produção (PA, MT, RO, AC e RR; Asner *et al.* 2005). O setor madeireiro tem crescido rapidamente na Amazônia, principalmente devido à abundância e baixo custo da madeira nessa região, à abertura de estradas e ao esgotamento dos estoques de madeira dura no sul do Brasil (Uhl *et*

al. 1998). As exportações, ainda pequenas, aumentaram expressivamente nos últimos anos (Lentini *et al.* 2003) devido à exaustão progressiva dos estoques asiáticos, o que pode fazer da Amazônia o maior centro mundial de produção de madeiras tropicais em poucas décadas (Uhl *et al.* 1998).

A atividade madeireira, da forma como é convencionalmente realizada (EC), não só altera drasticamente a estrutura e a diversidade da floresta, como aumenta significativamente a probabilidade de ocorrência de incêndios devido à redução da cobertura do dossel e ao acúmulo de material vegetal seco no chão da floresta (Holdsworth & Uhl 1997). Os incêndios florestais, por sua vez, ameaçam o importante papel dessas formações vegetais no estoque de carbono e na regulação do ciclo hidrológico e do clima regional (*e.g.* Nobre *et al.* 1991, Houghton *et al.* 2000).

A exploração madeireira de impacto reduzido (EIR) constitui um conjunto de técnicas de manejo florestal que procura diminuir a degradação causada por essa atividade na forma como é convencionalmente realizada. Frequentemente elas incluem um inventário florestal prévio, o planejamento das estradas, trilhas de arraste e pátios de estoque de toras, a queda direcional das árvores (de forma a facilitar o arraste e proteger indivíduos a serem explorados na próxima colheita), a restrição do movimento de tratores (principalmente em locais com relevo acidentado e durante a estação chuvosa), o controle de cipós antes e depois da exploração, entre outras medidas (Jonhs *et al.* 1996, Pinard & Putz 1996).

A aplicação de tais técnicas, contudo, não garante *per se* a estabilidade populacional das espécies exploradas e, portanto, a sustentabilidade da exploração. Documentos publicados pelo governo brasileiro (Barreto & Veríssimo 2002) e manuais de manejo florestal (Amigos da Terra 2003) assumem que é possível realizar manejo florestal em escala industrial em ciclos de corte de 30 a 40 anos. Na Floresta Nacional de Tapajós (PA),

Silva *et al.* (1995) estimaram que um segundo corte de aproximadamente $75 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1}$ poderia ser realizado de 30 a 35 anos após o primeiro, se considerada uma ampliação da lista de espécies comerciais.

Alguns autores, contudo, consideram otimistas as estimativas de ciclo de corte disponíveis para a Amazônia brasileira (De Graaf *et al.* 2003). Em Paragominas (PA), Vidal (2004) sugeriu que seriam necessários 42 anos para a recuperação dos 37 m^3 de madeira retirados em uma operação de EIR e 226 anos em uma EC com intensidade de 30 m^3 . Na Floresta Nacional de Tapajós, no mesmo estado, Van Gardingen *et al.* (2006) simularam o efeito das práticas atuais de manejo sobre a dinâmica da comunidade arbórea e observaram que a exploração de 35 m^3 em ciclos de corte de 30 anos não é compatível com nenhum dos critérios de sustentabilidade adotados. Segundo os autores, as combinações de intensidades de 10 m^3 e ciclos de corte de 30 anos ou 20 m^3 a cada 60 anos seriam marginalmente satisfatórias. Trabalhos de modelagem matemática da dinâmica de comunidade de árvores na Venezuela e na Malásia têm sugerido que, embora a aplicação da EIR garanta um estoque de madeira maior em longo prazo, os ciclos de corte devem ser de 60 a 100 anos para que o volume de madeira retorne ao nível anterior à exploração (Huth & Ditzer 2001, Kammesheidt *et al.* 2001, Huth *et al.* 2004). Ainda assim, em alguns casos, a dominância de diferentes grupos funcionais (pioneiras, tolerantes a sombra, etc) seria alterada.

Tal alteração da composição florística da floresta seria reflexo das variações interespecíficas nas respostas aos distúrbios causados pela exploração madeireira convencional e de impacto reduzido (Schulze 2003). Essa variação é amplamente assumida na literatura, mas pouco estudada. Em algumas espécies pode ocorrer um aumento da taxa de crescimento e sobrevivência de indivíduos jovens em áreas exploradas, geralmente

atribuído ao aumento da abertura do dossel e ao distúrbio do solo, mas a intensidade desse efeito é variável entre espécies, classes de tamanho e diferentes intensidades de exploração (Primack & Lee 1991, Panfil & Gullison 1998, Fredericksen *et al.* 1999, Saenz & Guariguata 2001). Outras espécies, contudo, podem não apresentar tal resposta (Saenz & Guariguata 2001) ou pode ocorrer supressão por competição com pioneiras mais eficientes no aproveitamento do aumento de luz (Schulze 2003) e uma diminuição da sobrevivência de plântulas em solos compactados pela atividade das máquinas utilizadas na exploração (Whitman *et al.* 1997). É documentado ainda na literatura um aumento do crescimento de indivíduos adultos até três a cinco anos após a exploração (Silva *et al.* 1995, Vidal 2004). Esse período é aproximadamente equivalente à recuperação da maior parte da cobertura vegetal nas clareiras resultantes da exploração (Asner *et al.* 2004).

Embora a aplicação da EIR diminua os danos causados às árvores remanescentes (*e.g.* Johns *et al.* 1996, Bertault & Sist 1997), a taxa de mortalidade de indivíduos adultos ainda pode ser maior em áreas onde essa atividade foi realizada se comparada com florestas não exploradas, mesmo considerando árvores que não foram danificadas na exploração (Schulze 2003). A redução da produção de sementes em populações exploradas, portanto, pode ser severa (Gullison *et al.* 1996), mas a amplitude de tal redução deve variar entre espécies com diferentes características reprodutivas.

A interação dos efeitos da atividade madeireira em diferentes estádios do ciclo de vida das espécies exploradas determinará a estrutura de tamanho populacional nos cortes seguintes e, conseqüentemente, a sustentabilidade do plano de manejo de cada espécie. Estudos sobre a estabilidade populacional das espécies exploradas, contudo, são extremamente raros (Schulze 2003, Gourlet-Fleury *et al.* 2005, Schulze *et al.* 2005, Lacerda 2007).

O objetivo geral desse trabalho foi avaliar o efeito da EIR e da EC sobre a regeneração de *Lecythis lurida* (Lecythidaceae), *Pseudopiptadenia psilostachya* (Leguminosae) e *Chrysophyllum lucentifolium* subsp. *pachycarpum* (Sapotaceae), três espécies arbóreas comerciais, em Paragominas, PA. Para tanto, serão respondidas as seguintes perguntas específicas: 1) existem diferenças na abertura do dossel entre áreas submetidas à EC e EIR 10 anos após as intervenções e em uma área controle (NE)? 2) a EIR e a EC são compatíveis com a exploração sustentável dessas espécies em ciclos de corte de 30 anos? 3) se a EIR favorece a exploração sustentável das espécies, especificamente quais são os parâmetros demográficos (mortalidade, crescimento e fecundidade de cada classe de tamanho) mais importantes da determinação das diferenças da taxa de crescimento populacional de cada espécie entre áreas? 4) se as espécies diferem em suas respostas à EIR, quais são os parâmetros demográficos determinantes de tais diferenças?

2. Métodos

2.1 Área de estudo

Este estudo foi realizado na Fazenda Agrosete (3°00'–3°05'S; 47°10'–47°15'W), localizada a 18 km da sede do município de Paragominas, Pará, Brasil. Os solos da região são latossolos e a precipitação anual média é de 1750 mm, com uma estação seca bem definida (< 50 mm por mês) de julho a novembro (Holmes *et al.* 2002). O relevo é relativamente plano, com inclinação de no máximo 5° (Barreto *et al.* 1998). O dossel atinge de 25 a 40 m de altura e a densidade média de árvores com DAP (diâmetro a 1,3 m do solo) ≥ 45 cm é de 17 indivíduos ha⁻¹, com 13 indivíduos ha⁻¹ pertencentes a espécies comerciais.

A densidade de indivíduos entre 15 e 45 cm de DAP é de 206 indivíduos ha^{-1} , com aproximadamente 80 indivíduos ha^{-1} pertencentes a espécies comerciais (Barreto *et al.* 1998).

Dentro dessa fazenda, em 1993, uma área (24,5 ha) foi submetida à EIR, em uma outra de mesmo tamanho foi realizada EC (como é convencionalmente realizada por madeireiras na Amazônia) e uma terceira área foi demarcada como controle (NE). Na EC, a queda e retirada das árvores (usualmente 3 a 8 indivíduos $\text{ha}^{-1} \geq 45$ cm de DAP) e a abertura de trilhas de arraste, estradas e pátios de estocagem de toras foram realizados sem qualquer planejamento. Na EIR, ao contrário, o corte foi precedido de um planejamento da melhor direção de queda das toras (de forma a facilitar o arraste e a minimizar os danos a árvores vizinhas), das trilhas de arraste, das estradas e dos pátios (Jonhs *et al.* 1996). Adicionalmente, um ano e meio antes da exploração, todos os cipós que poderiam interligar copas, agravando os danos da exploração, foram cortados. Foram retirados, em média 37 $\text{m}^3 \text{ha}^{-1}$ de madeira na EIR e 30 $\text{m}^3 \text{ha}^{-1}$ na EC, intensidades de exploração típicas para a região (Van Gardingen *et al.* 2006).

2.2 Espécies estudadas

A atividade de escolha das três espécies a serem estudadas envolveu, além de viagem de campo, conversas com diversos pesquisadores e visitas ao herbário do Museu Paraense Emílio Goeldi. Foram considerados como critérios de escolha, principalmente a densidade das espécies na área de estudo, a facilidade de identificação de jovens e adultos, informações sobre a ecologia reprodutiva (sendo excluídas espécies semélparas ou dióicas devido à dificuldade de se estudar sua frutificação - Capítulo 3) e o valor econômico da madeira.

Chrysophyllum lucentifolium subsp. *pachycarpum* Pires e T.D. Penn. (Sapotaceae) possui indivíduos de até 40 m de altura e 80 cm de DAP, com os maiores indivíduos podendo apresentar pequenas sapopemas. As flores se colocam em fascículos axilares e os frutos são drupas ovóides, subglobosas ou obovóides, com látex branco (Pennington 1990). A frutificação é anual, mas variável entre anos e os frutos e sementes são importantes fontes de alimento para aves, macacos, pacas, cotias, porcos e veados (Feer & Forget 2002). Bugios (*Alouatta seniculus*) e antas (*Tapirus terrestris*) são considerados dispersores das sementes (Juliot 1997, Henry *et al.* 2000). Sua distribuição geográfica inclui o Panamá, Equador, Peru, Colômbia, Venezuela, Guiana Francesa e Amazônia brasileira. Normalmente ocorre em florestas úmidas abaixo de 500 m de altitude, mas é também encontrada em florestas montanas de até 1400 m de altitude na Venezuela e em regiões secas no Equador e no Peru (Pennington 1990).

A madeira é moderadamente pesada (0,74 g/cm³), tem cerne amarelo, é vendida no mercado nacional e internacional e pode ser usada na construção civil leve e pesada, móveis, decoração doméstica e utensílios em geral (Teixeira *et al.* 1988). É popularmente conhecida no Brasil como abiu-casca-grossa, abiu-branco, abiurana, abiurana-goiaba, cariúba, guajará ou goiabão. Essa espécie tem a terceira maior densidade de indivíduos acima de 10 cm de diâmetro à altura do peito entre as árvores consideradas comerciais na área de estudo (Edson Vidal, comunicação pessoal).

Lecythis lurida (Miers) Mori (Lecythidaceae) é uma espécie decídua com indivíduos de até 35 m de altura. Os frutos são pixídios indeiscentes, com pericarpo coriáceo e apresentam de 1 a 7 sementes (Mori & Prance 1990, Parrota *et al.* 1995), as quais costumam ser predadas por roedores (Loureiro *et al.* 2000). Ocorre ao longo da costa brasileira do Rio de Janeiro a Pernambuco e na Amazônia oriental, em florestas maduras

não sujeitas a alagamento, florestas secundárias e cerrados, apresentando menor estatura nesses dois últimos ambientes. Árvores de 3-4 m podem florescer se em locais perturbados (Mori & Prance 1990).

A madeira é muito pesada (0,85 a 0,95 g/cm³), tem cerne castanho-amarelado a castanho-avermelhado, é fácil de trabalhar e muito durável (Loureiro *et al.* 2000). É empregada no mercado nacional e internacional, usada na construção civil pesada externa (pontes, postes, estruturas pesadas) e interna (carpintaria resistente em geral, treliças), assoalhos, móveis, veículos de transporte (vagões, carrocerias), embarcações, ferramentas, artigos de esporte e brinquedos (Sudam 1981). É conhecida popularmente como jarana, jarana-branca, jarana-buroja, inhaúba, inhaíba ou inhaíba-gigante.

Pseudopiptadenia psilostachya (DC.) G.P. Lewis & M.P. Lima (Leguminosae) é uma árvore de dossel superior ou emergente com grandes sapopemas, com casca dura, fina e com estrias verticais. As flores se colocam em espeques axilares e os frutos são longas vagens deiscentes com até 60 cm de comprimento contendo sementes aladas (Parrota *et al.* 1995). É típica da região amazônica, sendo encontrada no Brasil em florestas de terra firme do Pará, Amazonas, Amapá, Roraima e Rondônia. Ocorre também na Guiana Francesa, Suriname, Guiana, Venezuela e Colômbia (Lewis & Lima 1990).

A madeira é moderadamente pesada (0,76 g/cm³), com cerne marrom a marrom-avermelhado, considerada parecida com a de teca (*Tectona grandis* - Verbenaceae; Embrapa Amazônia Oriental 2004) e resistente a ataque por fungos e insetos. É vendida no mercado nacional e internacional e pode ser usada na construção civil interna e externa, construção naval, assoalhos, veículos de transporte (vagões, caminhões, etc), laminados decorativos, instrumentos musicais e movelaria (Sudam 1981, Teixeira *et al.* 1988,

Loureiro *et al.* 2000). É chamada popularmente de timborana, caferana-açú ou faveira-folha-fina.

2.3 Coleta de dados

Foi medido o DAP de todos os indivíduos com $DAP \geq 10$ cm dessas espécies nos 73,5 ha que compreendem as três áreas de estudo em 1993 (antes da exploração), em 1994 e subsequentemente em diferentes intervalos até 2003 em inventários realizados pela equipe do Dr. Edson Vidal e esses dados foram utilizados na construção do modelo matricial.

Para amostragem de jovens ($DAP < 10$ cm), em 2003 foram estabelecidas 700 parcelas de 25 m^2 em cada um dos dois tratamentos e no controle, totalizando 5,25 ha. As parcelas são contíguas, alinhadas ao longo de cinco transecções de 700m, equidistantes entre si ($\sim 75\text{m}$) nas áreas com EIR e EC. A área NE tem o mesmo tamanho e formato (350m x 700m) das demais, mas nesse local as trilhas utilizadas no inventário florestal (uma trilha a cada 25m) têm orientação diferente e atravessam a menor dimensão da área. Essas trilhas são constantemente utilizadas por pesquisadores e periodicamente reabertas. Portanto, para que as parcelas adotadas no presente estudo não cruzassem tais trilhas, foi necessário estabelecê-las ao longo de 10 transecções de 350 m nesse local (também com 75 m de distância entre si).

Dentro das parcelas, entre agosto de 2003 e fevereiro de 2004, todos os jovens (comprimento ≥ 30 cm e $DAP < 10$ cm) das três espécies foram numerados. Foi medido o comprimento (com o uso de fita métrica, seguindo toda a extensão do caule e galhos até a gema mais distante da base) dos indivíduos com $DAP < 1$ cm e o DAP daqueles com altura $> 1,5$ m. Os pontos de medição de DAP e o local da base no qual a fita métrica foi situada foram marcados com caneta permanente. Entre setembro de 2004 e janeiro de 2005 e,

novamente, entre agosto de 2005 e janeiro de 2006, todos os indivíduos sobreviventes foram remedidos e aqueles que alcançaram 30 cm de comprimento no período foram numerados e medidos. Nos três inventários, duas pessoas treinadas na identificação das espécies estudadas vistoriaram alternadamente toda a extensão de cada parcela.

Para avaliação na cobertura do dossel nas três áreas de estudo, foram tiradas fotografias hemisféricas em intervalos regulares de 20 m ao longo das transecções, totalizando 180 fotos na área NE e 175 fotos em cada uma das áreas com EC e EIR. Foi utilizada uma câmera digital *Nikon Coolpix 950* com lente conversora FC-E8 autofocus *Nikon 8 mm* com ângulo de 180° (olho-de-peixe). A câmera foi fixada sobre um tripé a um metro do solo, alinhada por um nivelador e posicionada para o norte magnético. As fotos foram tiradas no período de 19 de agosto a 16 de setembro de 2004, alternando áreas entre dias (para evitar que variações temporais da cobertura vegetal influenciassem os resultados), entre 6:00h e 7:15h (excepcionalmente até as 7:40h, quando o céu estava muito nublado) e a partir de 17:20h até que ainda houvesse alguma luz (usualmente 18:10h).

2.4 Análise dos dados

Para estimar a abertura do dossel a partir das fotos hemisféricas foi utilizado o software “Gap Light Analyzer” (Frazer *et al.* 1999). O padrão espacial da abertura do dossel foi analisado através do cálculo do coeficiente de autocorrelação “*I*” de Moran (Moran 1950) para diferentes classes de distância. Existe autocorrelação, seja positiva ou negativa, quando é possível prever o valor que uma variável assume em um ponto a partir de valores que a mesma variável assume em outros pontos de amostragem com posição conhecida (Legendre e Fortin 1989). O autocorrelograma espacial consiste em um gráfico dos valores de *I* em função da classe de distância e só é considerado globalmente significativo se pelo menos um dos valores de *I* for significativo a $\alpha' = \alpha/n$, onde α é o nível de significância

global escolhido (0,05 nesse estudo) e n é o número de classes de distância (critério de Bonferroni; Oden 1984). Os autocorrelogramas foram gerados usando uma macro do Microsoft Excel desenvolvida por Doak *et al.* (2006). Como foi encontrada autocorrelação positiva da porcentagem de abertura do dossel até 40 m (veja em resultados), foram utilizadas apenas fotos com pelo menos 60 m de distância entre si para o teste de diferença nessa variável entre áreas ($N = 60$ fotos por área), realizado através de análise de variância após a transformação da variável para o arco seno de sua raiz quadrada.

Os indivíduos das três espécies foram divididos nas seguintes classes de tamanho: jovem I ($30 \text{ cm} \leq \text{comprimento} < 50 \text{ cm}$), jovem II ($\text{comprimento} \geq 50 \text{ cm}$ e $\text{DAP} < 1 \text{ cm}$), jovem III ($1 \text{ cm} \leq \text{DAP} < 10 \text{ cm}$), adultos I ($10 \text{ cm} \leq \text{DAP} < 20 \text{ cm}$), adultos II ($20 \text{ cm} \leq \text{DAP} < 45 \text{ cm}$) e adultos III ($\text{DAP} \geq 45 \text{ cm}$).

A demografia das espécies em cada uma das três áreas foi analisada através de modelos matriciais baseados em classes de tamanho (Caswell 2001). Dependendo de características da matriz, a população tende a atingir uma estrutura de tamanho estável (Caswell 2001). Quando alcança essa proporção estável de indivíduos nas classes de tamanho, a população assume uma taxa finita de crescimento exponencial (λ), a qual corresponde ao autovalor dominante da matriz. Valores de $\lambda < 1$ indicam declínio populacional, valores de $\lambda > 1$ indicam crescimento do número de indivíduos e $\lambda = 1$ indica estabilidade da população.

Para a construção das matrizes de transição, foram calculadas para cada classe as probabilidades de os indivíduos permanecerem na mesma, passarem para a seguinte ou retornarem para a categoria anterior. Quando não foi observada transição entre classes, as transições foram estimadas com base no tempo médio que os cinco maiores indivíduos da

classe demorariam para alcançar a classe seguinte considerando a taxa média de crescimento em DAP observada. Quando não houve mortalidade em alguma classe de tamanho nos intervalos analisados (2 anos para jovens e 5 anos para adultos, veja explicação abaixo), esse parâmetro foi estimado supondo que um indivíduo morreria no intervalo de tempo seguinte (ou seja, um indivíduo morto durante 4 anos para jovens e durante 10 para adultos). Nenhum indivíduo de *C. lucentifolium* foi explorado na área EC e, portanto, o corte de duas árvores com $DAP \geq 45$ (como ocorreu na EIR) foi simulado na estimativa da mortalidade dessa classe de tamanho no local.

Para o cálculo do número de indivíduos na primeira classe de tamanho gerados por adulto reprodutivo, o número de ingressantes de cada espécie observado nas parcelas de cada área foi extrapolado para os 24,5 ha e posteriormente dividido pelo número de árvores férteis na área (estimado através da proporção de árvores férteis entre aquelas amostradas no estudo da fenologia, Capítulos 3 e 4). O número de ingressantes por árvore fértil foi então multiplicado pelo número de árvores férteis em cada classe de tamanho e área e posteriormente dividido pelo número total de árvores (férteis ou não) da classe, para o cálculo da contribuição média dos indivíduos de cada classe.

Para os indivíduos adultos de cada espécie em cada área foram construídas duas matrizes: uma com os parâmetros demográficos entre 1993 e 1998 (cinco anos após a exploração, incluindo o corte, matriz A) e outra com os parâmetros entre 1998 e 2003 (a partir de cinco e até dez anos depois da exploração, matriz B). O intervalo de cinco anos adotado se justifica tanto pela natureza dos dados disponíveis quanto pelo maior crescimento de indivíduos até três a cinco anos após a exploração, documentado na literatura (Silva *et al.* 1995, Vidal 2004 e referências por ele citadas).

Os parâmetros dos indivíduos jovens foram calculados a partir dos dados observados nas parcelas entre 2003 e 2005 e elevados à potência de 2,5 para se obter transições em cinco anos. Esses valores foram combinados com a matriz B dos adultos para gerar a matriz equivalente à dinâmica a partir de cinco e até 10 anos após as operações madeireiras. Como não havia disponibilidade de dados sobre a dinâmica dos indivíduos jovens nos primeiros cinco anos após a exploração, aplicou-se sobre a matriz anual média observada nos dois anos de acompanhamento desses indivíduos 15,43 % e 22,76 % de mortalidade nas áreas EIR e EC, respectivamente, e um aumento de 50% da transição entre classes dos indivíduos nas duas áreas. A mortalidade adotada corresponde à proporção da área de solo perturbada na área de estudo (com abertura de estradas, pátios, trilhas de arraste e clareiras) em cada tipo de exploração documentada por Johns *et al.* (1996). O aumento de 50% da transição de indivíduos jovens entre classes de tamanho, que seria decorrente do aumento da taxa de crescimento devido à abertura do dossel, foi definido arbitrariamente, mas teve pouca influência sobre a taxa de crescimento populacional das três espécies, provocando um aumento de aproximadamente 0,03 sobre o λ sem esse efeito (ou seja, incluindo apenas a simulação da mortalidade, dados não apresentados). Essa matriz com os valores simulados, correspondente ao ano da exploração, foi multiplicada pela matriz bianual observada de jovens elevada a dois para gerar a matriz de cinco anos, que foi então combinada com a matriz A dos adultos.

Modelos matriciais periódicos foram construídos para avaliar o efeito da alternância cíclica dos parâmetros demográficos sob o efeito da exploração (matriz A) e a partir de cinco anos após o corte (matriz B). Nesse tipo de análise, o resultado da multiplicação de matrizes que representam diferentes fases de um ciclo corresponde aos parâmetros durante

todo o ciclo. Assim, para avaliar a taxa de crescimento populacional considerando um ciclo de 30 anos, a matriz B foi elevada à quinta potência (pressupondo que ela se repetiria durante cinco intervalos de tempo de cinco anos cada) e então multiplicada pela matriz A (ambas com dados de jovens e adultos). Ciclos mais longos foram simulados através do mesmo procedimento, mas elevando a matriz B a potências maiores, correspondentes à duração do ciclo menos 5 anos (representados pela matriz A). O programa Matlab 7.0.4 R14 (The Math Works Inc., Natick, EUA) foi utilizado nas análises com o modelo matricial.

Para avaliar os mecanismos demográficos responsáveis por diferenças na taxa de crescimento populacional de cada espécie entre áreas e entre espécies em uma mesma área, foram utilizados experimentos de resposta de tabela de vida (LTRE, “life table response experiments”; Caswell 1989). Nesse tipo de análise, a diferença entre dois valores de λ ($\Delta\lambda$) é dada por:

$$\Delta\lambda = \lambda^t - \lambda^c$$

$$\approx \sum_{ij} (a_{ij}^t - a_{ij}^c) \times \left(\frac{\partial \lambda}{\partial a_{ij}} \right) \Big|_{(A^t + A^c) / 2}$$

onde $(a_{ij}^t - a_{ij}^c)$ é a diferença entre as transições correspondentes na matriz “tratamento” e na matriz “controle” e $\partial\lambda/\partial a_{ij}$ é a sensibilidade de λ a alterações de a_{ij} avaliada na matriz média. No presente estudo, essa abordagem foi estendida para comparar não apenas os tratamentos (EIR e EC) com a área NE, mas também as áreas tratamento e os parâmetros demográficos de duas espécies em uma mesma área. De forma análoga, uma contribuição negativa de uma dada transição indica que o valor dessa variável na matriz em estudo é mais baixo do que na matriz adotada como referência.

3. Resultados

A abertura do dossel não diferiu entre as três áreas ($N = 60$ em cada área; $F_{2,177} = 2,605$; $p = 0,076$), embora tenha sido marginalmente inferior na área EC (Figura 1). Nas áreas NE e EIR foi observada autocorrelação positiva na abertura do dossel até 40 m e autocorrelação negativa em 100 m e 120 m, respectivamente (Figura 2). O autocorrelograma da abertura do dossel na área EC não foi considerado significativo segundo o critério de Bonferroni, indicando uma ausência de estruturação espacial dessa variável.

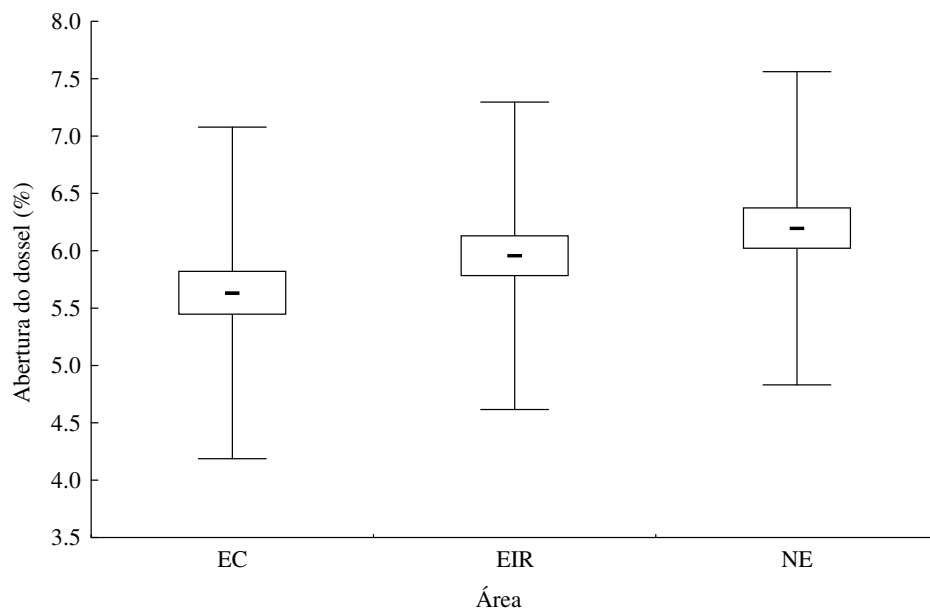


Figura 1: Porcentagem de abertura do dossel estimada através de fotografias hemisféricas em áreas submetidas à exploração madeireira convencional (EC) e de impacto reduzido (EIR) 10 anos antes da amostragem e em uma área controle. Traços centrais correspondem à média, caixas representam o erro padrão e as barras indicam o desvio padrão ($N = 60$ em cada área).

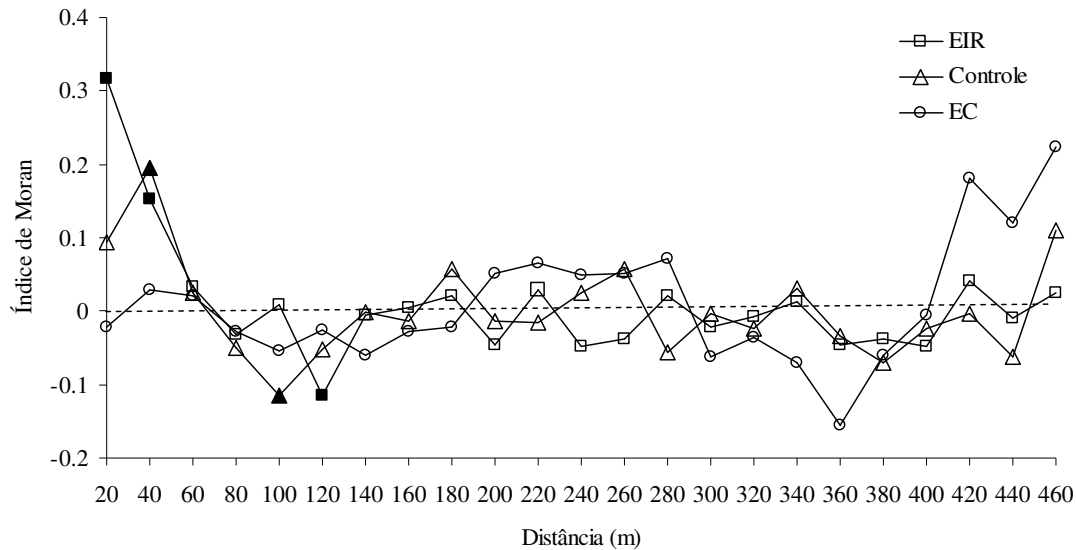


Figura 2: Autocorrelogramas espaciais da abertura do dossel estimada através de fotografias hemisféricas em áreas submetidas à exploração madeireira convencional (EC) e de impacto reduzido (EIR) 10 anos antes da amostragem e em uma área controle. A abscissa corresponde ao limite superior de cada classe de distância. Pontos preenchidos indicam índice de Moran significativo a $\alpha= 0,05$ (para autocorrelogramas globalmente significativos).

Em 1993, antes da exploração madeireira, a densidade de indivíduos com $DAP \geq 10$ cm de *C. lucentifolium* era de 2,7 a 4,1 vezes maior do que de *L. lurida* e *P. psilostachya*, mas não havia diferenças marcantes de densidade de cada uma das espécies entre as três áreas estudadas (Tabela 1). Em 2003, indivíduos com $DAP < 1$ cm das três espécies foram relativamente mais abundantes na área EC do que nas demais áreas de estudo (Figura 3).

Tabela 1: Densidade de indivíduos com $DAP \geq 10$ cm por ha das espécies estudadas em duas áreas antes da exploração convencional (EC) e de impacto reduzido (EIR) e em uma área controle (NE) em 1993.

	NE	EIR	EC
<i>C. lucentifolium</i>	10,04	8,90	11,47
<i>L. lurida</i>	2,45	2,90	3,06
<i>P. psilostachya</i>	3,63	2,49	3,02

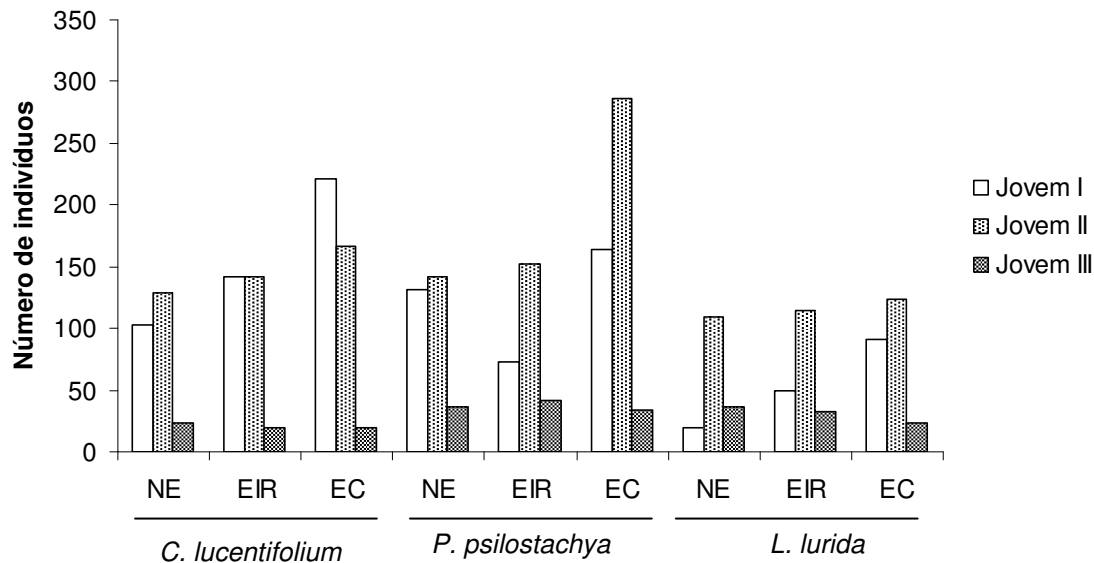


Figura 3: Número de indivíduos com DAP < 10 cm de *Chrysophyllum lucentifolium* subsp. *pachycarpum*, *Pseudopiptadenia psilostachya* e *Lecythis lurida* em 2003 em uma área controle (NE) e em áreas submetidas à exploração madeireira convencional (EC) e de impacto reduzido (EIR, 1,75 ha cada) em 1993 (Jovem I = 30 cm ≤ altura < 50 cm; Jovem II = 50 cm ≤ altura e DAP < 1 cm; Jovem III = 1 cm ≤ DAP < 10 cm).

Modelos periódicos e ciclos de corte

As simulações realizadas com modelos matriciais periódicos considerando ciclos de corte de 30 anos indicam que *C. lucentifolium* apresenta tendência à estabilidade populacional na área NE, mas tende ao declínio do número de indivíduos na área com EC e, menos aceleradamente, na área com EIR (Tabela 2). Nessa última, o ciclo de corte sustentável deve ser de aproximadamente 90 anos, mesmo simulando a redução de 50% na mortalidade das árvores com $20 \leq \text{DAP} < 45$ cm durante a exploração (Figura 4).

P. psilostachya, em ciclos de corte de 30 anos, apresentou crescimento populacional na área NE, tendência à estabilidade na área com EIR e declínio na área EC. *L. lurida*, por

outro lado, apresentou tendência à diminuição do número de indivíduos na NE, EIR e, menos acentuadamente, na EC.

Tabela 2: Taxa de crescimento populacional (λ) de cada espécie estudada em uma área controle (NE) e em áreas com exploração convencional (EC) e de impacto reduzido (EIR) considerando modelos matriciais periódicos de 30 anos.

	NE	EIR	EC
<i>C. lucentifolium</i>	1,0175	0,9313	0,8103
<i>L. lurida</i>	0,8026	0,7271	0,9597
<i>P. psilostachya</i>	1,1868	1,0731	0,6315

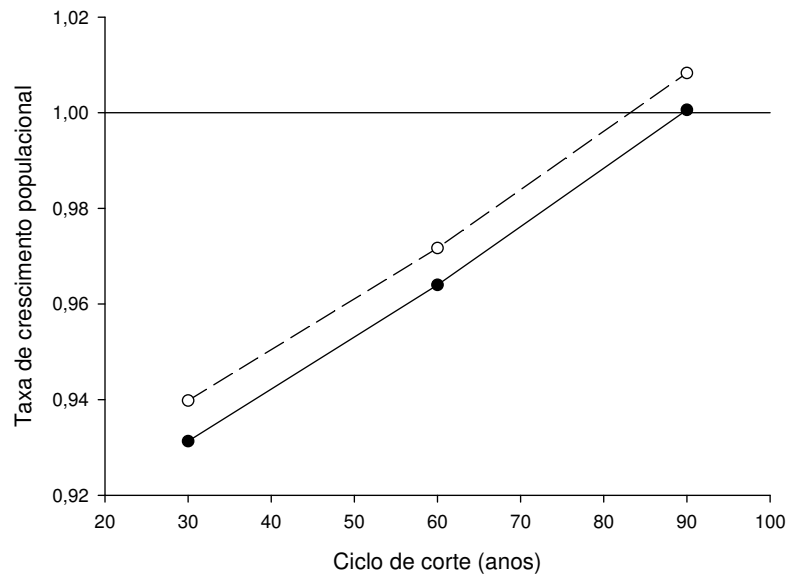


Figura 4: Projeção da taxa de crescimento populacional de *C. lucentifolium* considerando diferentes ciclos de corte com base nos parâmetros observados no período de estudo (linha contínua) e simulando uma redução de 50% na mortalidade das árvores com $20 \leq \text{DAP} < 45$ cm durante a exploração (linha tracejada).

Comparando os efeitos da EC e EIR

Considerando apenas as matrizes com parâmetros demográficos de até cinco anos após a exploração, observa-se, no caso de *C. lucentifolium*, uma maior mortalidade de indivíduos entre 20 e 45 cm de DAP na área com EC em comparação com a EIR (Figura 5), o que influenciou negativamente o valor de λ na primeira área (Tabela 3). No caso de *P. psilostachya*, a intensidade de exploração foi maior na área com EIR do que na EC (4 e 1 indivíduos cortados, respectivamente), o que causou um efeito positivo no λ da EC (Figura 6). Ainda assim, o λ na área com EIR foi levemente maior do que na EC devido a uma menor mortalidade de indivíduos entre 20 e 45 cm de DAP e ao maior crescimento de indivíduos com $DAP < 1$ cm e $10 \text{ cm} \leq DAP < 20$ cm. Para *L. lurida*, apesar da maior permanência de indivíduos entre 20 e 45 cm de DAP na EIR, a intensidade de exploração foi mais baixa na EC (1 indivíduo) do que na EIR (3 indivíduos), o que explica em grande parte o maior valor de λ na EC (Figura 7). A análise dos parâmetros demográficos obtidos a partir de cinco anos após as operações de exploração indica que nesse período as espécies apresentam populações comparativamente mais próximas ao equilíbrio do número de indivíduos nas três áreas de estudo (Tabela 4).

Tabela 3: Taxa de crescimento populacional (λ , em períodos de cinco anos) de cada espécie estudada em uma área controle (NE) e em áreas com exploração convencional (EC) e de impacto reduzido (EIR) até cinco anos após a operação (1993-1998).

	NE	EIR	EC
<i>C. lucentifolium</i>	0,9917	0,9384	0,8308
<i>L. lurida</i>	0,9668	0,8783	0,9490
<i>P. psilostachya</i>	1,0305	0,9591	0,9458

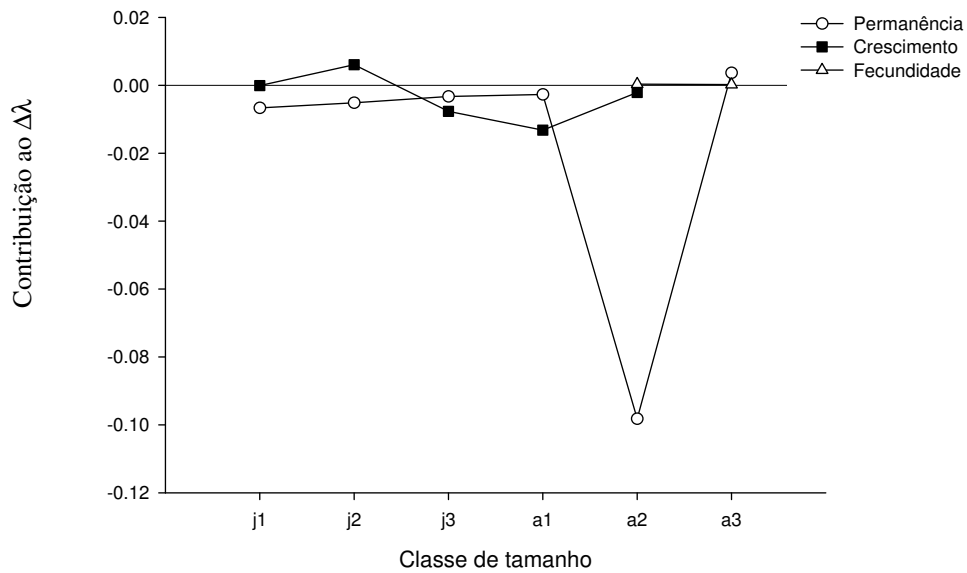


Figura 5: Contribuição de cada transição das matrizes de *C. lucentifolium* para a diferença nos valores de λ entre as áreas EIR (adotada como referência) e EC, considerando parâmetros demográficos até cinco anos após a exploração (1993 a 1998). Classes de tamanho j1 = indivíduos com $30 \text{ cm} \leq \text{comprimento} < 50 \text{ cm}$; j2 = comprimento $\geq 50 \text{ cm}$ e DAP $< 1 \text{ cm}$; j3 = $1 \text{ cm} \leq \text{DAP} < 10 \text{ cm}$; a1 = $10 \text{ cm} \leq \text{DAP} < 20 \text{ cm}$; a2 = $20 \text{ cm} \leq \text{DAP} < 45 \text{ cm}$; a3 = $\text{DAP} \geq 45 \text{ cm}$.

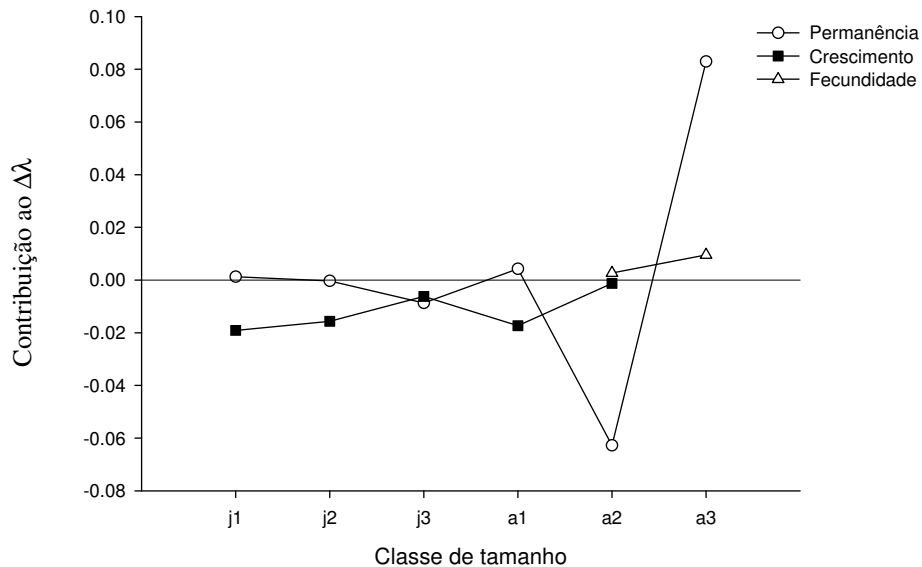


Figura 6: Contribuição de cada transição das matrizes de *P. psilostachya* para a diferença nos valores de λ entre as áreas EIR (adotada como referência) e EC, considerando parâmetros demográficos até cinco anos após a exploração (1993 a 1998). Classes de tamanho conforme legenda da Figura 5.

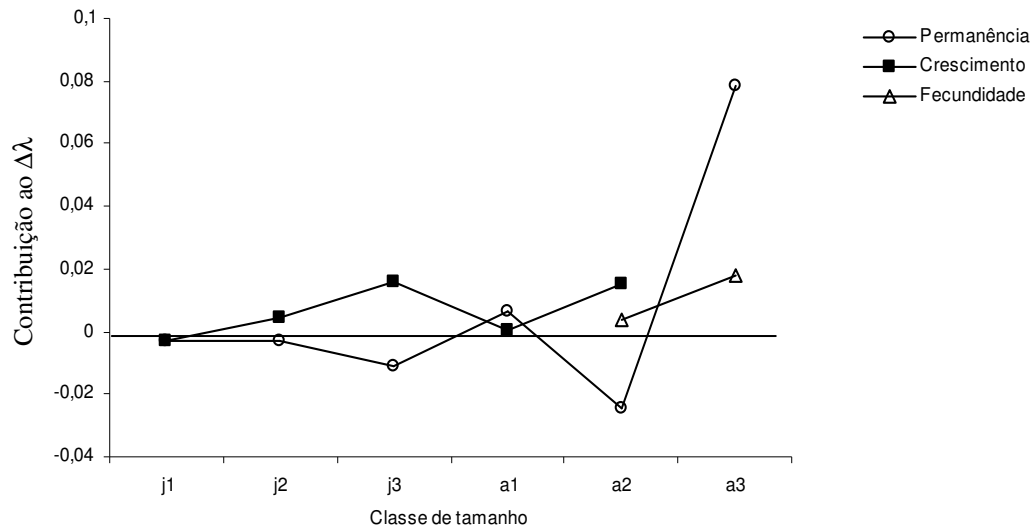


Figura 7: Contribuição de cada transição das matrizes de *L. lurida* para a diferença nos valores de λ entre as áreas EIR (adotada como referência) e EC, considerando parâmetros demográficos até cinco anos após a exploração (1993 a 1998). Classes de tamanho conforme legenda da Figura 5.

Tabela 4: Taxa de crescimento populacional (λ , em períodos de cinco anos) de cada espécie estudada em uma área controle (NE) e em áreas submetidas à exploração madeireira convencional (EC) e de impacto reduzido (EIR) considerando parâmetros demográficos obtidos a partir de cinco anos após a operação.

	NE	EIR	EC
<i>C. lucentifolium</i>	1,0053	1,0064	1,0043
<i>L. lurida</i>	0,9652	0,9694	1,0129
<i>P. psilostachya</i>	1,0277	1,0341	0,9863

Parâmetros determinantes do potencial de manejo sob EIR das espécies

Na área EIR, a diferença entre *C. lucentifolium* e *P. psilostachya* é decorrente do menor crescimento de indivíduos da primeira espécie (com exceção daqueles com $1 \text{ cm} \leq \text{DAP} < 10 \text{ cm}$) tanto considerando os parâmetros entre 1993 e 1998 quanto entre 1998 e 2005 (Figuras 8 e 9). Nos dois períodos, o maior potencial de *P. psilostachya* para manejo sustentado em comparação com *L. lurida* deve-se ao maior ingresso de indivíduos na primeira classe de tamanho e ao maior crescimento de indivíduos, especialmente daqueles com comprimento $\geq 50 \text{ cm}$ e $\text{DAP} < 1 \text{ cm}$ e daqueles com $10 \text{ cm} \leq \text{DAP} < 20 \text{ cm}$ (Figuras 10 e 11). A maior permanência de indivíduos de *P. psilostachya* com $20 \text{ cm} \leq \text{DAP} < 45 \text{ cm}$ entre 1993 e 1998 e daqueles $\text{DAP} \geq 45 \text{ cm}$ entre 1998 e 2005 também contribuíram positivamente com crescimento populacional dessa espécie em comparação com *L. lurida*. Na área NE, as diferenças observadas entre o crescimento populacional de *L. lurida* e das duas outras espécies devem-se principalmente ao menor crescimento de indivíduos de *L. lurida* com até 50 cm de altura (Figuras 12 e 13).

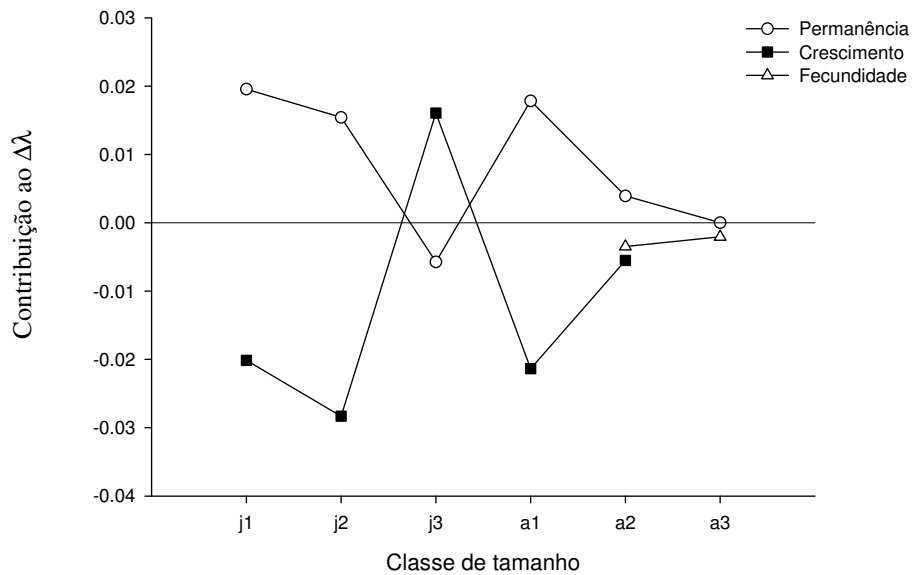


Figura 8: Contribuição de cada transição das matrizes da área EIR para a diferença nos valores de λ entre *P. psilostachya* (adotada como referência) e *C. lucentifolium*, considerando parâmetros demográficos até cinco anos após a exploração (1993 a 1998). Classes de tamanho conforme legenda da Figura 5.

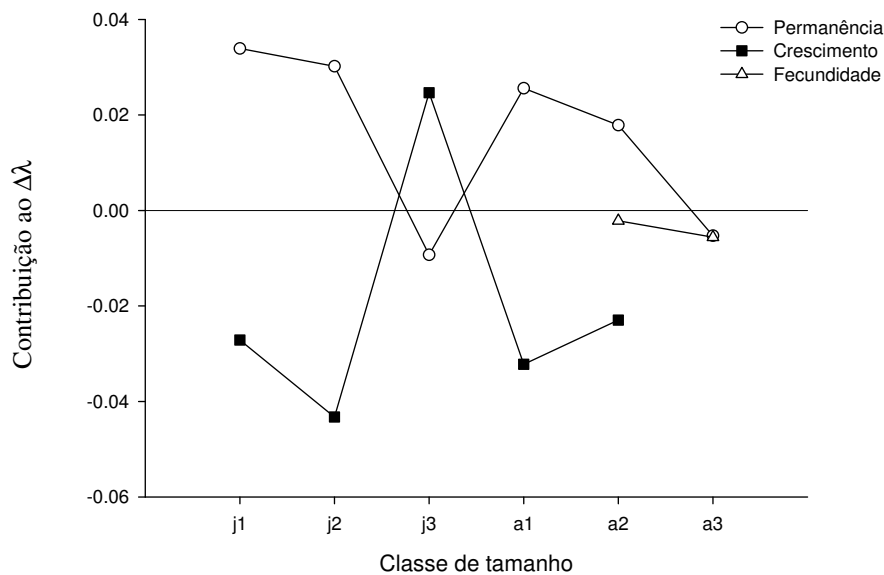


Figura 9: Contribuição de cada transição das matrizes da área EIR para a diferença nos valores de λ entre *P. psilostachya* (adotada como referência) e *C. lucentifolium*, considerando parâmetros demográficos a partir de cinco anos após a exploração (1998 a 2005). Classes de tamanho conforme legenda da Figura 5.

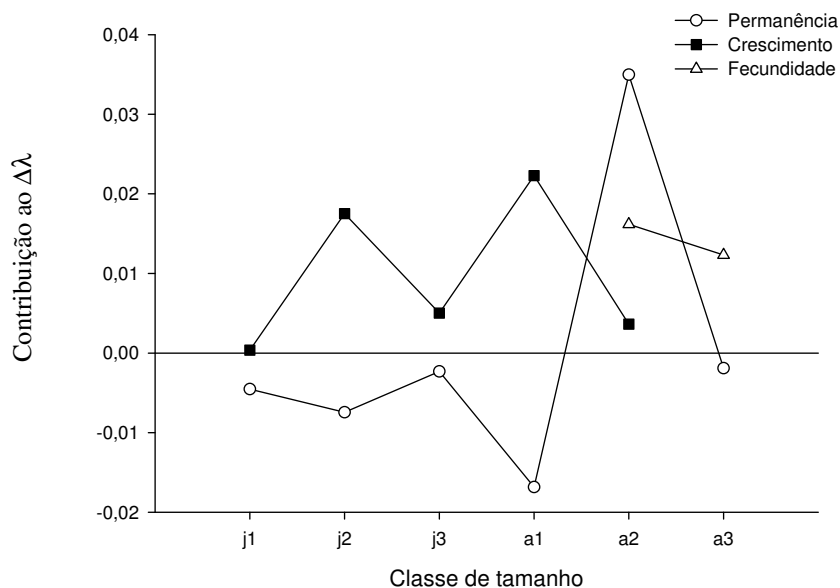


Figura 10: Contribuição de cada transição das matrizes da área EIR para a diferença nos valores de λ entre *L. lurida* (adotada como referência) e *P. psilostachya*, considerando parâmetros demográficos até cinco anos após a exploração (1993 a 1998). Classes de tamanho conforme legenda da Figura 5.

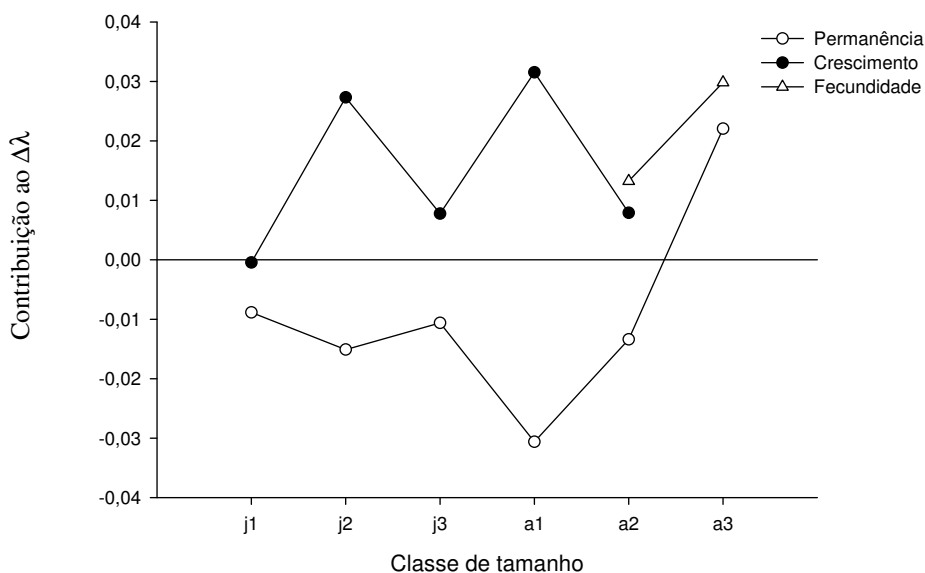


Figura 11: Contribuição de cada transição das matrizes da área EIR para a diferença nos valores de λ entre *L. lurida* (adotada como referência) e *P. psilostachya*, considerando parâmetros demográficos a partir de cinco anos após a exploração (1998 a 2005). Classes de tamanho conforme legenda da Figura 5.

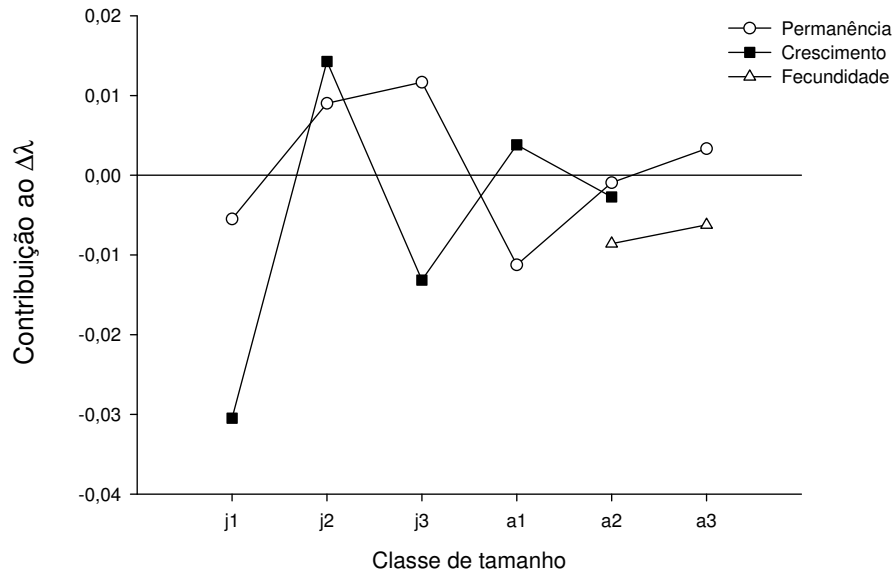


Figura 12: Contribuição de cada transição das matrizes da área NE para a diferença nos valores de λ entre *C. lucentifolium* (adotada como referência) e *L. lurida*, considerando parâmetros demográficos a partir de cinco anos após a exploração (1998 a 2005). Classes de tamanho conforme legenda da Figura 5.

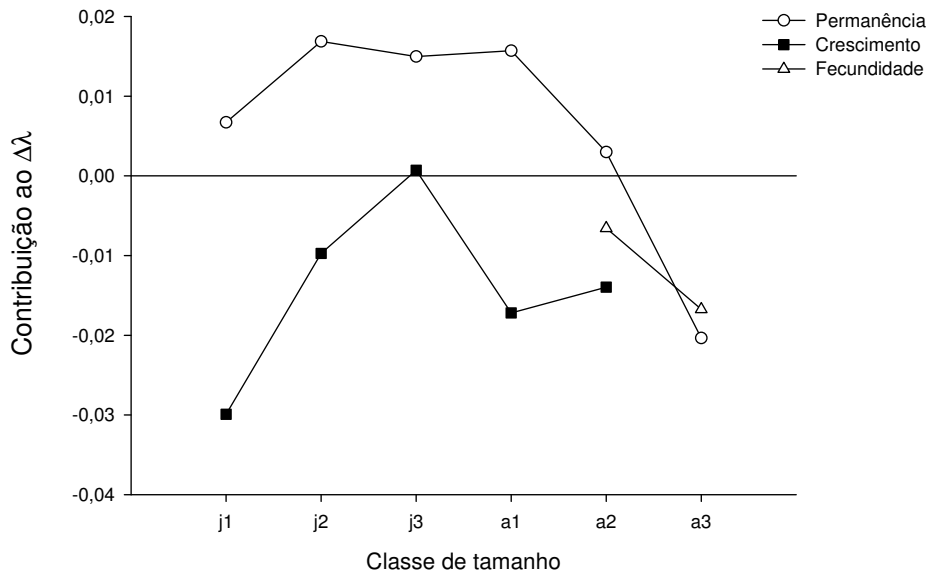


Figura 13: Contribuição de cada transição das matrizes da área NE para a diferença nos valores de λ entre *P. psilostachya* (adotada como referência) e *L. lurida*, considerando parâmetros demográficos a partir de cinco anos após a exploração (1998 a 2005). Classes de tamanho conforme legenda da Figura 5.

4. Discussão

Foi observada uma tendência a uma menor abertura do dossel na área EC em comparação às demais, ao contrário do que se esperava. Como as fotos hemisféricas foram tiradas a 1 m de altura, é possível que esse resultado seja decorrente do adensamento do sub-bosque e não de uma suposta continuidade da cobertura do dossel na área EC. A diferença absoluta entre as médias, contudo, foi relativamente pequena (equivalente a ~ 10 % das médias) e, portanto, mesmo que fosse estatisticamente significativa, não se poderia afirmar que seja biologicamente relevante. A distribuição espacial dessa variável, por outro lado, foi mais similar entre as áreas EIR e NE do que entre EC e as demais. Esse resultado é semelhante àquele encontrado por Nicotra *et al.* (1999) na Costa Rica, onde os autores observaram uma maior estruturação espacial da luz em florestas primárias em comparação com florestas exploradas. A diferença na distribuição espacial da abertura do dossel na EC evidencia o maior impacto dessa forma de exploração sobre a estrutura florestal, mesmo após a recuperação da cobertura média na área como um todo.

A estrutura de tamanho com acúmulo de indivíduos jovens tem sido interpretada na literatura como indicativo de que a população se encontra em equilíbrio ou em crescimento (Knight 1975, Oliveira *et al.* 1989, Poorter *et al.* 1996, Felfili 1997, Grau 2000) e alguns autores utilizam a abundância de jovens para fazer inferências sobre a sustentabilidade da exploração madeireira (Magnusson *et al.* 1999). Condit *et al.* (1998), no entanto, demonstraram que o acúmulo de jovens em uma população não está relacionado com o aumento ou diminuição do número total de indivíduos. No presente estudo, é interessante notar a abundância relativamente alta de jovens das três espécies na área EC. Adicionalmente, todas as espécies abordadas possuem densidade relativamente alta tanto de

jovens quanto de adultos comparadas com outras que ocorrem na mesma floresta (observação pessoal). No entanto, elas parecem não poder ser exploradas de forma sustentável através da EC e respondem de formas diferentes à EIR. Assim, a abundância de jovens na floresta explorada não significa que o manejo seja sustentável e dispense práticas silviculturais adicionais.

As projeções realizadas com modelos periódicos sugerem que *P. psilostachya* tem bom potencial para manejo sob EIR nos moldes adotados na área de estudo em ciclos de corte de 30 anos, mas *C. lucentifolium* precisaria de ciclos de corte aproximadamente três vezes mais longos e *L. lurida* parece não poder ser manejada de forma sustentável utilizando-se apenas as referidas práticas silviculturais.

Recentemente, uma instrução normativa (IN nº 05 de 06 de dezembro de 2006), estabeleceu que na ausência de estudos técnicos, só poderão ser cortadas árvores com DAP ≥ 50 cm, aumentando, portanto, o diâmetro mínimo de corte praticado até então e adotado na área de estudo (45 cm). Dado o baixo número de indivíduos cortados por espécie, é pouco provável que essa alteração mude de forma significativa os resultados obtidos, em especial com relação à magnitude da variação interespecífica da resposta à exploração.

Nos primeiros cinco anos após a exploração, os benefícios da aplicação das técnicas de EIR para o manejo de *P. psilostachya* e *C. lucentifolium* podem ser explicados principalmente pela menor mortalidade de indivíduos com $20 \leq \text{DAP} < 45$ cm na EIR em comparação com a EC. A importância da redução dos danos a indivíduos com DAP < 45 cm na EIR fica especialmente clara no caso de *P. psilostachya*, que teve valor de λ superior nesse local, apesar da maior intensidade de exploração. Na área de estudo, a adoção das técnicas de EIR propiciou a diminuição da área de solo afetada em 24,2%, a redução de

25,5% dos danos às árvores de espécies comerciais e uma abertura do dossel 47,4% inferior do que aquela da EC (Jonhs *et al.* 1996). *L. lurida*, por outro lado, não foi beneficiada pela aplicação da EIR, mas isso se deveu principalmente à maior intensidade de exploração nesse local.

Indivíduos de *P. psilostachya* apresentaram melhor crescimento na área EIR do que na EC e maior crescimento na EIR em comparação com as outras duas espécies, o que resulta no seu bom potencial para manejo sustentado. Tendo em vista que a produção de mudas de *P. psilostachya* é relativamente fácil (Capítulo 2), essa espécie provavelmente pode ser utilizada com sucesso em iniciativas de enriquecimento de capoeiras.

Segundo as análises de LTRE, o baixo λ de *L. lurida* na NE entre 1998 e 2005 se deve principalmente a um baixo crescimento de indivíduos com até 50 cm de altura nesse local comparado com as outras espécies. Apesar de jovens dessa espécie apresentarem um potencial intermediário de crescimento em comparação com as demais, a alta proporção de indivíduos com decréscimo ou ausência de crescimento parece prejudicar de forma significativa seu desempenho (Capítulo 1). Seria interessante estudar as relações alométricas das espécies em questão em diferentes ambientes de luz para compreender melhor as respectivas estratégias de alocação de recursos ao longo do desenvolvimento e suas conseqüências para a estabilidade mecânica dos indivíduos. É importante lembrar ainda que *L. lurida* é a única das três espécies que não é tipicamente amazônica, ocorrendo também ao longo da costa brasileira, e pode, portanto, ter tolerância diferenciada a fatores não abordados no presente estudo, como solo ou umidade. Os resultados obtidos sugerem que o manejo sustentável dessa espécie em um sistema cujos objetivos vão além da produção florestal (conservação da biodiversidade, do estoque de carbono e controle do

risco de incêndios, entre outros) dependerá de práticas silviculturais adicionais, como plantio de mudas em clareiras, estradas e pátios, por exemplo. Esse também é o caso do mogno (*Swietenia macrophylla*), e possivelmente de outras espécies madeireiras (Grogan & Galvão 2006).

É importante ressaltar, contudo, que simulações realizadas com os modelos matriciais geralmente se baseiam em projeções dos parâmetros demográficos observados em períodos limitados (no presente estudo, 10 anos para indivíduos com $DAP \geq 10$ cm e 2 anos para indivíduos com $DAP < 10$ cm) e são mais úteis em avaliações do estado atual da população e em análises comparativas entre populações submetidas a diferentes práticas de manejo do que em previsões precisas do número de indivíduos no futuro (Caswell 2001, Morris & Doak 2002).

É necessário ressaltar ainda que a intensidade de exploração das espécies nas áreas estudadas foi expressivamente mais baixa (de 14 a 23% dos indivíduos com tamanho comercial) do que a legislação permite (90% dos indivíduos). Schulze *et al.* (2005) estudaram três espécies arbóreas de alto valor comercial, maçaranduba (*Manilkara huberi*), jatobá (*Hymenaea courbaril*), e ipê-roxo (*Tabebuia impetiginosa*) e concluíram que em todas elas o número de árvores de tamanho comercial disponível no segundo corte seria drasticamente reduzido considerando uma intensidade de exploração de aproximadamente 80% das árvores, mesmo se as melhores práticas de exploração madeireira de impacto reduzido fossem adotadas.

Uma opção possível para aumentar a produtividade florestal seria adotar sistemas silviculturais intensivos, com práticas de refinamento e liberação, que implicam na redução da densidade total de árvores na floresta e no abate de árvores que estejam competindo com indivíduos focais de interesse comercial futuro (De Graaf *et al.* 1999, De Graaf *et al.* 2003).

A produtividade desses sistemas, os efeitos sobre a dinâmica florestal, ciclagem de nutrientes, risco de incêndios e demais custos ecológicos, contudo, ainda não estão demonstrados na Amazônia brasileira.

Os resultados obtidos no presente estudo demonstram que a adoção das melhores técnicas silviculturais praticadas atualmente no Brasil, se aplicadas igualmente para todas as espécies, provavelmente implica em uma alteração da composição da floresta e conseqüentemente do valor das madeiras exploradas em cortes futuros. Tendo em vista o intenso efeito da mortalidade de indivíduos abaixo do tamanho comercial ($20 < \text{DAP} \leq 45$ cm) sobre a dinâmica populacional das espécies, adotar diferentes ciclos de corte para cada espécie não seria uma estratégia viável, já que essa mortalidade está relacionada com os danos decorrentes da exploração e não com o número de indivíduos comerciais retirados de cada espécie.

Esses resultados estão de acordo com aqueles encontrados por Van Gardingen *et al.* (2006), que simularam o efeito das práticas atuais de manejo sobre a dinâmica da comunidade arbórea na Floresta Nacional de Tapajós (PA) e observaram que mesmo um único corte de 10 m^3 causaria uma alteração da representatividade de grupos funcionais de espécies arbóreas no local. Esses autores, no entanto, concluíram que ocorreria uma redução do volume de madeira de espécies “emergentes” em detrimento de espécies “pioneiras”. No presente trabalho, contudo, a espécie com melhor potencial para manejo é a de maior porte entre aquelas estudadas e uma das maiores árvores da área de estudo (observação pessoal). A discrepância desses resultados deixa clara a necessidade de um melhor entendimento da ecologia populacional de espécies arbóreas que subsidie o estabelecimento de grupos funcionais e a modelagem de suas respostas à exploração madeireira.

Embora a adoção da EIR seja uma condição necessária para o manejo sustentável de florestas tropicais, a conservação da integridade da floresta requer uma redução da produção madeireira através de ciclos mais longos e intensidades de exploração relativamente baixas (Huth *et al.* 2004). Apesar do fato de as três espécies abordadas no presente estudo terem densidade relativamente alta, apenas uma delas parece ter bom potencial para manejo em ciclos de 30 anos com a utilização das técnicas de EIR praticadas na área de estudo. Dessa forma, para a Amazônia oriental, é provável que ciclos de corte longos (acima de 40 anos), intensidade de exploração abaixo daquela adotada nas áreas onde esse estudo foi realizado e estímulo à regeneração de algumas espécies tenham que ser combinados com incentivos econômicos para compatibilizar a utilização e preservação da floresta.

5. Referências Bibliográficas

Amigos da Terra 2003. Plano de manejo florestal.

<http://www.manejoflorestal.org/guia.cfm?cap=1#talhoes>. Acessado em maio de 2006.

Asner, G.P. Keller, M. & Silva, J.N.M. 2004. Spatial and temporal dynamics of forest canopy gaps following selective logging in the eastern Amazon. *Global Change Biology* 10: 765-783.

Asner, G. P., Knapp, D.E., Broadbent, E.N., Oliveira, P.J.C, Keller, M. & Silva, J.N. 2005. Selective logging in the Brazilian Amazon. *Science* 310: 480-482.

- Barreto, P., Amaral, P., Vidal, E. & Uhl, C. 1998. Costs and benefits of forest management for timber production in eastern Amazonia. *Forest Ecology and Management* 108: 9-26.
- Barreto, P. & Veríssimo, A. 2002. Informações e sugestões para a criação e gestão de florestas públicas na Amazônia. Ministério do Meio Ambiente, Brasília.
- Bertault, J. & Sist, P. 1997. An experimental comparison of different harvesting intensities with reduced-impact and conventional logging in East Kalimantan, Indonesia. *Forest Ecology and Management* 94: 209-218.
- Caswell, H. 1989. Analysis of life table response experiments 1. Decomposition of effects on population growth rate. *Ecological Modelling* 46: 221–237.
- Caswell, H. 2001. Matrix population models. Sinauer Associates, Inc. Publishers. Sunderland, Massachusetts.
- Clark, D.A. & Clark, D.B. 1992. Life history diversity of canopy and emergent trees in a neotropical rain forest. *Ecological Monographs* 62: 315-344.
- Condit, R., Sukumar, R., Hubbell, S.P. & Foster, R.B. 1998. Predicting population trends from size distributions: a direct test in a tropical tree community. *The American Naturalist* 152: 495-509.
- De Graaf, N.R., Poels, R.L.H & Van Rompaey, R.S.A.R. 1999. Effect of silvicultural treatment on growth and mortality of rainforest in Surinam over long periods. *Forest Ecology and Management* 124: 123-135.
- De Graaf, N.R., Filus, A.M. & Huesca Santos, A.R. 2003. Financial analysis of sustained forest management for timber: Perspectives for application of the CELOS management system in Brazilian Amazonia. *Forest Ecology and Management* 177: 287–299.

- Doak, D., Pollock, J., Rose, A., Knowlton, J., Booth, M. & Parker, I. 2006. Statistical/modeling tools for design and analysis of conservation monitoring data. <http://bio.research.ucsc.edu/people/doaklab/natconserv/index.html>. Acessado em junho de 2006.
- Embrapa Amazônia Oriental 2004. Espécies arbóreas da Amazônia No 9: Timborana, *Pseudopiptadenia psilostachya*. Embrapa, Belém.
- Feer, F. & Forget, P.M. 2002. Spatio-temporal variation in post-dispersal seed fate. *Biotropica* 34: 555-566.
- Felfili, J.M. 1997. Diameter and height distributions in a gallery forest tree community and some of its main species in central Brazil over a six-year period (1985-1991). *Revista Brasileira de Botânica* 20: 155-162.
- Frazer, G.W., Canham, C.D. & Lertzman, K.P. 1999. Gap Light Analyzer (GLA): Imaging software to extract canopy structure and gap light transmission indices from true-colour fisheye photographs: users manual and program documentation. Simon Fraser University, Burnaby, British Columbia, and the Institute of Ecosystem Studies, New York.
- Fredericksen, T.S., Rumiz, D., Bravo, M.J.J. & Abacay, R.A. 1999. Harvesting free-standing fig trees for timber in Bolivia: potential implication for forest management. *Forest Ecology and Management* 116: 151-161.
- Gourlet-Fleury, S., Cornu, G., Jéssel, S., Dessard, H., Jourget, J., Blanc, L. & Picard, N. 2005. Using models to predict recovery and assess tree species vulnerability in logged tropical forests: A case study from French Guiana. *Forest Ecology and Management* 209: 69-85.

- Grau, H.R. 2000. Regeneration patterns of *Cedrella lilloi* (Meliaceae) in northwestern Argentina subtropical montane forests. *Journal of Tropical Ecology* 16: 227-242.
- Grogan, J.E. & Galvão, J. 2006. Factors limiting post-logging seedling regeneration by bigleaf mahogany (*Swietenia macrophylla*) in Southeastern Amazonia, Brazil, and implications for sustainable management. *Biotropica* 38: 219-228.
- Gullison, R.E, Panfil, S.N., Strouse, J.J. & Hubbell, S.P. 1996. Ecology and management of mahogany (*Swietenia macrophylla* King) in the Chimanes forest, Beni, Bolivia. *Botanical Journal of the Linnean Society* 122: 9-34.
- Henry, O., Feer, F. & Sabatier, D. 2000. Diet of the lowland tapir (*Tapirus terrestris* L.) in French Guiana. *Biotropica* 32: 364-368.
- Holdsworth, A.R. & Uhl, C. 1997. Fire in Amazonian selectively logged rain forest and the potencial for fire reduction. *Ecological Applications* 7: 713-725.
- Holmes, T.P., Blate, G.M., Zweede, J.C., Pereira Jr., R., Barreto, P., Boltz, F. & Bauch, R. 2002. Financial and ecological indicators of reduced impact logging performance in the eastern Amazon. *Forest Ecology and Management* 163: 93–110.
- Houghton, R.A., Skole, D.L., Nobre, C.A., Hackler, J.L., Lawrence, K.T. & Chomentowski, W.H. 2000. Annual fluxes of carbon from deforestation and regrowth in the Brazilian Amazon. *Nature* 403: 301-304.
- Huth, A. & Ditzer, T. 2001. Long-term impacts of logging in a tropical rain forest – a simulation study. *Forest Ecology and Management* 142: 33-51.
- Huth, A, Drechsler, M. & Köler, P. 2004. Multicriteria evaluation of simulated logging scenarios in a tropical rain forest. *Journal of Environmental Management* 71: 321–333.

- Jonhs, J., Barreto, P. & Uhl, C. 1996. Logging damage in planned and unplanned logging operations and its implications for sustainable timber production in eastern Amazon. *Forest Ecology and Management* 89: 59-77.
- Juliot, C. 1997. Impact of seed dispersal by red howler monkeys *Alouatta seniculus* on the seedling population in the understory of tropical forests. *Journal of Ecology* 85: 431-440.
- Kammesheidt, L., Köhler, P. & Huth, A. 2001. Sustainable timber harvest in Venezuela: a modelling approach. *Journal of Applied Ecology* 38: 756-770.
- Knight, D.H. 1975. A phytosociological analysis of species-rich tropical forest on Barro Colorado Island, Panama. *Ecological Monographs* 45: 259-284.
- Lacerda, A.E.B. 2007. Ecological e genetic impacts of reduced-impact logging in the Brazilian Amazonian forest: the case of *Hymenaea courbaril* L. Tese de Doutorado. The University of Reading, Reading, UK. 310 pp.
- Legendre, P. & Fortin, M.J. 1989. Spatial pattern and ecological analysis. *Vegetatio* 80: 107-138.
- Lentini, M., Veríssimo, A. & Sobral, L. 2003. Fatos florestais da Amazônia 2003. Imazon, Belém.
- Lewis, G.P. & Lima, M.P.M. 1990 *Pseudopiptadenia* Rauschert no Brasil (Leguminosae, Mimosoideae). *Arquivos do Jardim Botânico do Rio de Janeiro* 30: 43-67.
- Loureiro, A.A., Freitas, J.A., Ramos, K.B.L. & Freitas, C.A.A. 2000. Essências madeireiras da Amazônia. MCT/INPA, Manaus.
- Magnusson, W.E, Lima, O.P., Reis, F.Q., Higuchi, N. & Ramos, J.F. 1999. Logging activity and tree regeneration in an Amazonian forest. *Forest Ecology and Management* 113: 67-74.

- Moran, P.A.P. 1950. Notes on continuous stochastic phenomena. *Biometrika* 37: 17-23.
- Mori, S.A. & Prance, G.T. 1990. *Flora Neotropica: Lecythidaceae Part II*. The New York Botanical Garden, New York.
- Morris, W.F. & Doak, D.F. 2002. *Quantitative conservation biology: theory and practice of population viability analysis*. Sinauer Associates, Sunderland.
- Nicotra, A.B., Chazdon, R.L. & Iriarte, S.V.B. 1999. Spatial heterogeneity of light and woody seedling regeneration in tropical wet forests. *Ecology* 80: 1908-1926.
- Nobre, C.A., Sellers, P.J. & Skula, J. 1991. Amazonian deforestation and regional climate change. *Journal of Climate* 4: 957-987.
- Oden, N.L. 1984. Assessing the significance of a spatial correlogram. *Geographical Analysis* 16: 1-16.
- Oliveira, P.E.A.M., Ribeiro, J.F. & Gonzales, M.I. 1989. Estrutura e distribuição espacial de uma população de *Kielmeyera coriacea* Mart. de cerrados de Brasília. *Revista Brasileira de Botânica* 12: 39-47.
- Panfil, S.N. & Gullison, R.E. 1998. Short term impacts of experimental timber harvest intensity on forest structure and composition in the Chimanes forest, Bolivia. *Forest Ecology and Management* 102:235-243.
- Parrota, J.A., Francis, J.K. & Almeida, R.R. 1995. *Trees of the Tapajós: a photographic field guide*. USDA Forest Service, Río Piedras.
- Pennington, T.D. 1990. *Flora Neotropica: Sapotaceae*. The New York Botanical Garden, New York.
- Pinard, M.A. & Putz, F.E. 1996. Retaining biomass by reducing logging damage. *Biotropica* 28: 278-295.

- Poorter, L., Bongers, F., van Rompaey, R.S.A.R. & Klerk, M. 1996. Regeneration of canopy tree species at fice sites in West African moist forest. *Forest Ecology and Management* 84: 61-69.
- Primack, R.B. & Lee, H.S. 1991. Population dynamics of pioneer (*Macaranga*) trees and understorey (*Mallotus*) trees in primary and selectively logged Bornean rain forests. *Journal of Tropical Ecology* 7: 439-458.
- Saenz, G.P. & Guariguata, M. R. 2001. Demographic responses of tree juveniles to reduced-impact logging in a Costa Rican montane forest. *Forest Ecology and Management* 140: 75-84.
- Schulze, M. 2003. Ecology and behavior of nine timber tree species in Pará, Brazil: links between species life history and forest management and conservation. Tese de Doutorado. College of Science, The Pennsylvania State University, College Park.
- Schulze, M., Vidal, E., Grogan, J., Zweede, J. & Zarin, D. 2005. Práticas e leis atuais de manejo florestal não garantem exploração sustentável. *Ciência Hoje* 36: 66-69.
- Silva, J.N.M., De Carvalho, J.O.P., Lopes, J.C.A., Almeida, B.F., Costa, D.H.M., Oliveira, L.C., Vanclay, J.K. & Skovsgaard, J. P. 1995. Growth and yield of a tropical rain forest in the brazilian Amazon 13 years after logging. *Forest Ecology and management* 71: 267-274.
- Sudam 1981. Grupamento de espécies tropicais da Amazônia por similaridade de caracterísitcas básicas e por utilização. Sudam, Belém.
- Teixeira, D.E., Santana, M.A.E. & Souza, M.R. 1988. Amazonia timbers for the international market. IBDF/ITTO, Brasília.
- Uhl, C., Barreto, P., Veríssimo, A., Barros, A.C., Vidal, E. & Souza Jr., C. 1998. Uma abordagem integrada de pesquisa sobre manejo dos recursos florestais na Amazônia

- brasileira. In: Gascon, C. & Moutinho, P. (eds). Floresta Amazônica: dinâmica, regeneração e manejo. INPA, Manaus. pp 313-331.
- Van Gardingen, P.L., Valle, D. & Thopson, I. 2006. Evaluation of yield regulation options for primary forest in Tapajo's National Forest, Brazil. *Forest Ecology and Management* 231:184-195.
- Vidal, E.J. 2004. Dinâmica de florestas manejadas e sob exploração convencional na Amazônia oriental. Tese de Doutorado, Escola de Engenharia de São Carlos, Universidade de São Paulo, São Carlos.
- Whitman, A.A., Brokaw, N.V.L. & Hagan, J.M. 1997. Forest damage caused by selection logging of mahogany (*Swietenia macrophylla*) in northern Belize. *Forest Ecology and Management* 92: 87-96.

CONSIDERAÇÕES FINAIS

Nesse trabalho foram abordadas três espécies arbóreas com alta densidade de indivíduos na floresta estudada e ampla ocorrência de jovens no sub-bosque, o que indicaria algum grau de tolerância à sombra. Os resultados, no entanto, evidenciam a ampla variação de suas características ecológicas e de suas respostas à exploração madeireira. *C. lucentifolium* é uma espécie tipicamente tolerante à sombra, com baixo crescimento e mortalidade de jovens, fraca correlação entre crescimento e iluminação, e alta proporção de jovens em locais com baixa iluminação. Sua distribuição de jovens entre ambientes de luz diferiu significativamente de *P. psilostachya*, que apresentou características associadas com tolerância relativamente menor à sombra: baixa proporção de indivíduos nas menores categorias de iluminação da copa, alta mortalidade, alta taxa de crescimento, intensa resposta do crescimento à luz e proporção relativamente pequena de indivíduos com ausência de crescimento.

A posição de *C. lucentifolium* e de *P. psilostachya* no gradiente de tolerância à sombra está de acordo com as respostas observadas de suas respectivas populações à exploração madeireira através de modelos matriciais. Assim, a espécie com maior tolerância à sombra apresentou menor capacidade de se beneficiar dos distúrbios causados pela exploração madeireira e, portanto, menor potencial para manejo sustentável, necessitando de ciclos de corte aproximadamente três vezes mais longos. A análise através de experimentos de tabela de vida confirmou a importância da alta taxa de crescimento de indivíduos de *P. psilostachya* na determinação do bom potencial para manejo da espécie. A facilidade de produção de mudas dessa espécie e seu rápido crescimento sugerem que ela

provavelmente possa ser usada com sucesso no enriquecimento de capoeiras e na recomposição de áreas degradadas.

Para *L. lurida*, no entanto, a associação entre tolerância à sombra e potencial para manejo não é tão clara. Essa espécie apresentou proporção de seus indivíduos em ambientes bem iluminados, taxa de mortalidade, potencial de crescimento e resposta em função da luz intermediários aos de *P. psilostachya* e de *C. lucentifolium*. No entanto, a alta frequência de quebras prejudica o desempenho dos indivíduos jovens e contribui de forma significativa para o baixo potencial da espécie para o manejo sustentável, conforme demonstrado pelas análises com modelo matricial.

Os resultados sugerem ainda que a abundância de adultos, alta proporção relativa de jovens e densidade da madeira não são bons preditores do potencial das espécies para manejo sustentável. Embora *L. lurida*, a espécie com maior densidade da madeira, tenha sido aquela com o pior desempenho para exploração madeireira, *P. psilostachya* e *C. lucentifolium*, duas espécies com densidade da madeira similares apresentaram potenciais marcadamente distintos para o manejo sustentável.

O estudo da produção de frutos, embora preliminar, também evidenciou uma alta variação interespecífica no que diz respeito à proporção de indivíduos férteis que seriam explorados caso um mesmo diâmetro mínimo de corte fosse adotado para as três espécies. Os resultados demonstram ainda que o diâmetro em que uma espécie arbórea começa a se reproduzir não é um bom indicativo do efeito da exploração madeireira sobre o total de indivíduos férteis na população e que o acompanhamento da frutificação em diferentes classes de tamanho é necessário para definir o diâmetro mínimo e a intensidade máxima de corte adequados para cada espécie. No caso de *C. lucentifolium*, que apresentou frutificação anual durante o estudo, foi possível observar uma relativa constância temporal na

proporção de indivíduos férteis em cada classe de tamanho. Tendo em vista sua alta densidade, longa duração do período de frutificação e proporção consistentemente alta de indivíduos reprodutivos, essa espécie parece ser uma fonte importante de alimento para diversas espécies animais. Os resultados obtidos sugerem que o corte de cipós em árvores de *C. lucentifolium* com mais de 50% da copa infestada pode aumentar a chance de frutificação dos indivíduos e, portanto, favorecer o manejo sustentável da espécie.

Tanto a análise do padrão de distribuição espacial da abertura do dossel 10 anos após a exploração madeireira quanto da dinâmica populacional das espécies indicam a importância da aplicação das técnicas de exploração de impacto reduzido para a manutenção da composição e estrutura da floresta. No que diz respeito à dinâmica populacional das espécies comerciais nos primeiros anos após a exploração, foi documentado o efeito benéfico da redução dos danos em indivíduos pré-reprodutivos para a taxa de crescimento populacional das mesmas.

Ainda assim, dada a variação interespecífica mencionada acima, apenas uma das três espécies abordadas parece ter bom potencial para manejo no local e com as práticas adotadas na área de estudo. Os resultados sugerem, dessa forma, que a aplicação das técnicas de exploração de impacto reduzido é condição necessária, mas não suficiente, para que se possa explorar continuamente as mesmas espécies comerciais nos moldes determinados atualmente pela legislação brasileira. Mesmo considerando que a exploração de impacto reduzido seja capaz de manter um número maior de espécies do que qualquer outra alternativa econômica não-florestal, o futuro das florestas manejadas será incerto caso seu potencial produtivo não seja mantido ao longo do tempo. Incentivos econômicos que viabilizem baixas intensidades de exploração e longos ciclos de corte, combinados com o manejo de produtos florestais não-madeireiros parecem ser necessários para compatibilizar

a preservação e utilização da floresta. É urgente o estudo da ecologia de um número maior de espécies madeireiras para se que possa compreender melhor os efeitos da exploração e aperfeiçoar as práticas de manejo existentes.