



UNIVERSIDADE ESTADUAL DE CAMPINAS
INSTITUTO DE BIOLOGIA

Maria Rosa Darrigo

**ECOLOGIA POPULACIONAL DE SETE ESPÉCIES ARBÓREAS EM ÁREAS DE
EXPLORAÇÃO SELETIVA DE MADEIRA DE IMPACTO REDUZIDO NA AMAZÔNIA
CENTRAL**

Este exemplar corresponde à redação final
da tese defendida pelo(a) candidato (a)
MARIA ROSA DARRIGO
e aprovada pela Comissão Julgadora.

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

Orientador: Prof. Dr. Flavio Antonio Maës dos Santos
Co-orientador: Prof. Dr. Eduardo Martins Venticinque

Campinas - 2011

FICHA CATALOGRÁFICA ELABORADA POR
ROBERTA CRISTINA DAL' EVEDOVE TARTAROTTI – CRB8/7430
BIBLIOTECA DO INSTITUTO DE BIOLOGIA - UNICAMP

D253e	<p>Darrigo, Maria Rosa, 1978- Ecologia populacional de sete espécies arbóreas em áreas de exploração seletiva de madeira de impacto reduzido na Amazônia Central / Maria Rosa Darrigo. – Campinas, SP: [s.n.], 2011.</p> <p>Orientador: Flavio Antonio Maês dos Santos. Tese (doutorado) – Universidade Estadual de Campinas, Instituto de Biologia.</p> <p>1. Florestas - Reprodução. 2. Dinâmica de vegetação. 3. Madeira - Exploração. 4. Árvores - Crescimento. 5. Herbivoria. I. Santos, Flavio Antonio Maês dos, 1958-. II. Universidade Estadual de Campinas. Instituto de Biologia. III. Título.</p>
-------	--

Informações para Biblioteca Digital

Título em Inglês: Populational ecology of seven tree species in a selective logging area in Central Amazon

Palavras-chave em Inglês:

Forest regeneration

Dynamics of vegetation

Logging

Trees - Growth

Herbivory

Área de concentração: Ecologia

Titulação: Doutor em Ecologia

Banca examinadora:

Flavio Antonio Maês dos Santos [Orientador]

Gislene Maria da Silva Ganade

Simone Aparecida Vieira

John Du Vall Hay

Jochen Schöngart

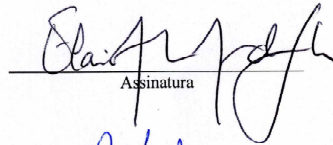
Data da defesa: 29-07-2011

Programa de Pós Graduação: Ecologia

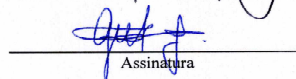
Campinas, 29 de Julho de 2011

BANCA EXAMINADORA

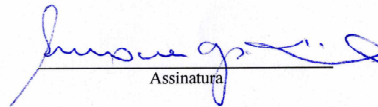
Prof. Dr. Flavio Antonio Maës dos Santos (Orientador)


Assinatura


Profa. Dra. Gislene Maria da Silva Ganade


Assinatura

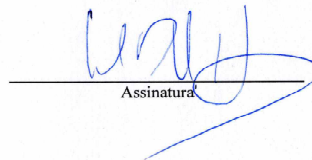
Profa. Dra. Simone Aparecida Vieira


Assinatura

Prof. Dr. Jochen Schöngart.


Assinatura

Prof. Dr. John Du Vall Hay


Assinatura

Profa. Dra. Karina Martins

Assinatura

Profa. Dra. Silvana Buzato

Assinatura

Prof. Dr. Fernando Roberto Martins

Assinatura

Dedico esse trabalho, em primeiro lugar, à Floresta. A todas as Florestas do mundo e a tudo que tem dentro delas... Às árvores, aos bichos, aos igarapés, sacis, curupiras e pessoas... Tudo o que faz da floresta, seja ela qual for, o lugar mais maravilhoso e que vai além da imaginação de qualquer pessoa. Um lugar com uma complexidade talvez impossível de se descrever e interpretar com números... Um dia ainda vou tentar com poesia.

Dedico também, e com muito carinho, aos meus pais, Dida e Francisco e meus irmãos, Marina, Lucas e Márcia, minha família querida, por todos os bons motivos que existem nessa vida,

Dedico ao Luciano, meu anjo querido, companheiro de todas as horas...

AGRADECIMENTOS

Ao Flavio Antonio Mães dos Santos agradeço pela orientação, confiança e enorme paciência. Agradeço muito pelos comentários e sugestões ao longo de todo esse processo, que sempre me fizeram pensar muito e melhoraram imensamente esse trabalho e a minha formação.

Ao Eduardo Venticinque, meu querido Dadão, agradeço por mil e um motivos. Em primeiro lugar, agradeço por ser meu amigo de fé e meu irmão camarada. Agradeço também pela infinita força que me deu ao longo de todo trabalho. Pelo carinho com que cuidou da minha formação, e pelo quanto me ensinou nesse convívio intenso que tivemos em Manaus. Agradeço pelo seu infinito amor pela floresta, e por fazer desse amor a força motriz do seu dia-a-dia e da sua relação com seus alunos. Eu tenho certeza que desse modo, com amor, a ciência faz muito mais sentido e se torna ainda mais fascinante. Agradeço, por fim, por ter me apresentado a Amazônia de uma maneira tão apaixonante, que trabalhar lá se tornou irresistível...

Ao Miguel Martínez-Ramos, agradeço pelo carinho com que me recebeu no México, e por compartilhar comigo seus pensamentos e idéias, não só sobre o meu trabalho, mas sobre o mundo, sobre o que queremos da ciência e sobre o mundo que queremos. Agradeço também por ter se dedicado tanto a aprimorar os modelos utilizados nesse trabalho.

Aos professores da pré-banca, Emilio Bruna, Luciano Lopes e Rafael Oliveira, e aos professores da banca, Gislene Ganade, John Du Vall Hay, Jochen Shongart e Simone Vieira, pelas sugestões ao trabalho.

À Maria Célia, secretária do PPG-Ecologia, pela super eficiência e extrema boa vontade com tudo,

Aos meus fiéis escudeiros no campo Edmilson, Marisângela, Paulinho (da Mil), Tony, Osmaildo, Paulo Boca, Everaldo, Leo, Edilson. Vocês foram espetaculares!!! Agradeço especialmente ao Edmilson, pela ajuda durante os três anos de campo, pela confiança e dedicação, e pelos "causos" da floresta. À Marisângela, também agradeço especialmente, pela companhia no campo e pela extrema dedicação com a coleta de dados. A Sâmia agradeço a ajuda com as fotos das folhas.

À Silvana Buzato, Sylene Emerique e Luciano Lopes, por termos sido um grupo tão bacana na época do mestrado, do qual sempre lembro com muito carinho,

Ao Emilio Bruna, agradeço por ter me "apresentado" à dinâmica de populações de maneira tão interessante, e por ter me aberto as portas para trabalhar na Amazônia.

À Tânia Pimentel, agradeço condução da análise de solos com extrema boa vontade e competência,

À Marisa Gesteira Fonseca, pelas nossas conversas e questões compartilhadas sobre a atividade madeireira,

À Marina Antongiovanni da Fonseca, pela revisão da Introdução Geral,

Ao Dr. Bill Laurence, Dr. Henrique Nascimento e Ana Andrade e pela disponibilização dos dados do Projeto Fitodemográfico - PDBFF,

À Gabriela Zuquim pelo empréstimo da máquina fotográfica e lente olho de peixe,

À Mil Madeireira Itacoatiara, pela permissão de trabalho em suas áreas, e pelo apoio com a logística,

Aos proprietários da Fazenda Aruanã, pela permissão de coleta de dados em suas áreas

À toda equipe do PDBFF, pelo apoio logístico nas coletas de dados das áreas da Fazenda Esteio,

Ao Instituto Piagaçu, em especial Cláudia de Deus e Eduardo Venticique,

À WCS e UFAM pelo apoio logístico em Manaus,

Ao Gustavo Kaneto, agradeço por ser um mago do Matlab e ter me ajudado com os *scripts*, e também por ser o melhor escritor em prosa internético contemporâneo que eu conheço,

A mis compas de México, Ale y Romeu, Laura, Negro, Victor, Lênin, Mano, Suzana, Juan Carlos, Pachi, Merel, Jonatan, Ximena, Paula, Bráulio e Eva, pelo carinho com que me receberam, e por deixarem o dia-a-dia no Ciego muito mais animado!!! Ah, e é claro, pelas festas regadas à salsa, que ninguém é de ferro!!! Agradeço a Cheli, Cassi, Nea e Juliana, companheiras de casa, pela alegria de todo dia,

Aos amigos de cá e de lá, que podem estar meio longe dos olhos mas estão sempre perto do coração: Dadao, Marinão, Angela Midori, Tati Vetillo, Ana Cristina, Tito Lívio, Luciene, Daniel Munari, Ricardo Arturo, Gustavo Kaneto, Fernanda Camargo, Renato Gaban, Machu, Mariana Mesquita, Marcelo Gordo, Melissa Kazantzis, Patricia Lotufo, Kika Braga, Simone Bazarian, Gabizão, Cristina Tófoli, Fabio Rohe, Sérgio Bogao, Manozão, Bia, Duka, Helô, Saci, Frances, Bruno Podão, Ju Stropp, Ju Schietti, Fabrício, Vilhena, Paulo Boca, Tony, Marisângela, Maira, Grace, Edson, Marisa Gesteira, Andréia, Pinguela, Zé Luiz, Rose Preta, Cris Jurinitz, Leonardo Meirelles, Chris Correa, Luciano Lopes, Sylene, Silvana...

À Marina, Dadão, Lene, Timba e Zig agradeço pelo carinho com que me acolheram em meu primeiro ano (do doutorado) em Manaus. Foi massa!!!

À toda minha família, pelos deliciosos momentos juntos, regados a muita comida, risadas e carinho. À Tia Helena, Ana Vita e ao Zé Magro pelo carinho ao longo de todos esses anos,

Ao Luciano Pohl, agradeço pela imensa ajuda com o campo e mais que tudo, pela linda companhia em nossas andanças por aí...

À FAPESP, CNPq, CAPES e Fundação O Boticário de Proteção à Natureza, pelo apoio financeiro.

Sumário

Resumo.....	08
Abstract.....	09
Introdução Geral.....	10
Capítulo I - Efeito das variáveis abióticas sobre a demografia de indivíduos jovens de sete espécies arbóreas na Amazônia central: implicações para a extração seletiva de madeira.	
Resumo.....	20
Introdução.....	21
Métodos.....	24
Resultados.....	28
Discussão.....	35
Referências Bibliográficas.....	40
Apêndice 1.....	47
Capítulo II - Impacto da extração madeireira em populações de algumas espécies arbóreas comerciais e não comerciais na Amazônia central	
Resumo	48
Introdução	49
Métodos	52
Resultados.....	58
Discussão	62
Referências Bibliográficas.....	66
Apêndice 1.....	85
Apêndice 2.....	92
Capítulo III - Respostas demográficas de plântulas de espécies arbóreas a variações de luz e herbivoria em uma área de manejo florestal na Amazônia Central.	
Resumo	94
Introdução	95
Métodos	97
Resultados	100
Discussão	103
Referências Bibliográficas.....	107
Considerações Finais	119
Anexo 1	125
Anexo 2	126

RESUMO - Exploração de madeira realizada sob manejo de impacto reduzido tem sido considerada uma forma de auxiliar a refrear o desmatamento na Amazônia. No entanto, poucos dados estão disponíveis para verificar o impacto dessa atividade sobre a floresta, e assim, avaliar o potencial das áreas sob manejo para conservação de habitats. Nessa tese investigamos o impacto da exploração seletiva de madeira na regeneração e dinâmica de cinco espécies comerciais (*Goupia glabra*, *Manilkara huberi*, *Manilkara bidentata*, *Minuartia guianensis* e *Zygia racemosa*) e duas não exploradas (*Pouteria anomala* e *Protium hebetatum*). Instalamos parcelas permanentes em áreas sem exploração e em talhões com diferentes idades de regeneração após a exploração (2, 5 e 12 anos). Verificamos ocorrência de efeitos da exploração de madeira sobre fatores abióticos, e a relação desses com a regeneração de indivíduos pequenos (10 a 100cm de altura, Capítulo I). Através de modelos e simulações, avaliamos a sustentabilidade dos parâmetros (como ciclo de corte e intensidade de extração) atualmente utilizados nos principais planos de manejo propostos para a Amazônia (Capítulo II). Por fim, avaliamos se variações nas condições luminosas, encontradas nas áreas exploradas, podem alterar a interação herbívoro-planta, resultando em efeitos sobre a mortalidade de jovens (Capítulo III). Nossos resultados apontam para maior luminosidade e fertilidade do solo nas áreas exploradas. Em função do aumento da luz, verificamos também aumento no crescimento, mas que deve persistir apenas até aproximadamente 5 anos após a exploração. Já o aumento da fertilidade do solo encontrado nas áreas exploradas não contribuiu para aumento do crescimento. As taxas de mortalidade foram maiores nas áreas exploradas, mesmo em locais com 12 anos de regeneração. Tais variações nas taxas vitais foram verificadas para espécies comerciais e não comerciais indicando que as alterações ambientais proporcionadas pela exploração afetam também a regeneração das espécies sem valor madeireiro. Encontramos maiores taxas de herbivoria e crescimento nas clareiras e nas áreas exploradas, em função da maior luminosidade. No entanto, enquanto nas áreas controle a herbivoria foi maior nas clareiras que no sub-bosque, respondendo, então, a um aumento de luminosidade, nas áreas exploradas não ocorreu diferença, indicando que as taxas de herbivoria são independentes da intensidade luminosa. A herbivoria foi um fator importante como condicionante da mortalidade dos jovens, mas aparentemente essa interação está influenciando a mortalidade de maneira análoga entre áreas exploradas e controle. Portanto, essa interação não deve ser responsável pela maior mortalidade de jovens encontrada nas áreas exploradas (Capítulo I). As taxas assintóticas de crescimento (λ_s) encontrados nas áreas controle indicam estabilidade ou crescimento populacional, dependendo da espécie. Já nas áreas exploradas encontramos λ_s que indicam declínio das populações, com exceção de *P. hebetatum*, espécie não explorada. Deste modo, concluímos que a exploração de madeira não é sustentável, mesmo considerando as melhores técnicas de extração praticadas no Brasil. Aparentemente, a mortalidade de jovens (verificada no Capítulo I) e a intensidade de corte são fatores determinantes das taxas de crescimento populacional encontradas nas áreas exploradas.

PALAVRAS-CHAVE: regeneração, dinâmica populacional, extração seletiva de madeira, taxa de crescimento, taxa de mortalidade, herbivoria.

ABSTRACT - Reduced-impact logging systems have been considered one way to diminish deforestation rate in Amazonia. However, we do not have enough knowledge about the effects of such systems, due to a lack of data about regeneration and dynamics of tree species. In this thesis we investigated the impact of selective logging on regeneration and dynamics of five commercial species (*Goupia glabra*, *Manilkara huberi*, *Manilkara bidentata*, *Minquartia guianensis* and *Zygia racemosa*) and two non-exploited species (*Pouteria anomala* and *Protium hebetatum*). We investigated effects of selective logging on the abiotic factors as well as in the regeneration of small individuals (10 to 100cm tall, Chapter I). Through models and simulations, we verified the sustainability of the parameters currently used in the major management plans, proposed for logging activities in Amazon (Chapter II). Finally, we assessed whether variations in light conditions found in the exploited areas could change herbivore-plant interactions, resulting in effects on the mortality of small individuals and their regeneration. Our results pointed to higher light and soil fertility in the exploited areas. We also found an increment in growth rate, due to canopy opening, which should last five years after exploitation. The higher soil fertility found in the exploited areas did not increase the growth rate. The mortality rate was higher in the exploited areas, even in those after 12 year regeneration period. The variation in the vital rates was verified in both exploited and non exploited species, which indicates that logging environmental alteration might also affect the regeneration of non-commercial species. We found higher herbivory and growth rates in gaps and in exploited areas, due to higher light intensity. However, in the control areas the herbivory was higher in the gaps than in the understory, thus responding to the increase in light conditions. In the exploited areas, the herbivore rate was the same in gaps and understory. Herbivory was an important factor conditioning the mortality of small individuals, but this interaction has equally influenced mortality in exploited and non-exploited areas. Therefore, this interaction should not be considered a cause of higher small individuals mortality rates found in the exploited areas. Population growth rates indicate stability or population growth of the tree species in the control areas, but in the exploited ones we found a shrinking population (exception to *P. hebetatum*, non-exploited species). We concluded that the reduced impact selective logging is not sufficient to warrant sustainability. Higher mortality of small individuals and logging intensity seems to be an important factor that contributes to the lower population growth rates verified in the exploited areas.

INTRODUÇÃO GERAL

A Amazônia possui a maior área de floresta tropical no mundo, com grande importância para a regulação do clima, conservação da biodiversidade, dentre outros serviços ambientais. No entanto, apesar dos esforços realizados para conter a redução em área desse bioma no Brasil, as taxas recentes de desmatamento ainda são bastante elevadas, de cerca de 12.000 km²/ano (dados do PRODES/INPE, referente ao período 2007/2008).

A indústria madeireira é uma das principais atividades econômicas da região (Nepstad *et al.* 1999) e considerada uma das promotoras do desmatamento (Asner *et al.* 2005). Convencionalmente, explora-se, de maneira indiscriminada, toda a madeira comercial existente em determinada área. Uma vez que a floresta perde seu “valor comercial” após a extração, outras formas de uso da terra, como pecuária e agricultura, se instalam no local (Asner *et al.* 2005), finalizando o processo de descaracterização da vegetação.

Um outro modo de exploração de madeira, atualmente bem menos utilizado, é via planos de manejo de baixo impacto, que possuem regras que visam à redução do impacto da extração sobre a estrutura da floresta. Dentre as regras sugeridas, pode-se destacar a adoção de um diâmetro mínimo para corte, prospecção de todos os indivíduos passíveis de serem explorados na área, estabelecimento de uma proporção máxima de adultos que podem ser retirados, e um planejamento prévio da atividade de retirada das toras da floresta, que direcionam trilhas de arraste e estradas de forma a minimizar o impacto na floresta. Ainda, em grande parte dos casos, existe um intervalo mínimo entre as atividades de exploração (ciclos de corte), normalmente entre 25 e 35 anos, período no qual a floresta pode se regenerar naturalmente. As áreas submetidas a este tipo de exploração são principalmente de domínio privado e normalmente atendem a normas de empresas de certificação florestal, como o FSC (Forest Stewardship Council).

Embora tenham finalidade econômica, muitos estudos sugerem que as florestas manejadas através de corte seletivo de baixo impacto - segundo planos de manejo - sejam uma alternativa à conservação de habitats, pois, em tese, preservam a estrutura e biodiversidade da floresta (Fruhstoff 1995, Veríssimo & Barreto 2005, Imai *et al.* 2009).

No Brasil, a contribuição dessas áreas para a conservação tornou-se potencialmente mais importante a partir de 2006, quando o governo brasileiro sancionou a Lei de Gestão de Florestas Públicas (Lei 11242/2006). Segundo a Lei, as terras públicas sem destinação e Florestas Nacionais (FLONAs) podem ser submetidas à exploração de impacto reduzido sob plano de manejo, com ciclos de corte de até 35 anos (Resolução Conama 406/2009). Uma vez que as terras públicas devolutas devem somar cerca de 40% da extensão da Amazônia brasileira, em teoria, toda essa área pode ser submetida a tal atividade (Azevedo & Tocantins 2006). O número de propriedades e hectares de floresta sujeitas à exploração madeireira de impacto reduzido aumentou cerca de sete vezes entre 2002 e 2005 (Zarin *et al.* 2007) e, com a aprovação da Lei de Gestão de Florestas Públicas, é esperado que aumente ainda mais, agora em terras públicas.

Normalmente, o termo manejo de impacto reduzido se confunde com manejo sustentável (Zarin *et al.* 2007) e no âmbito das políticas públicas no Brasil são tratadas como práticas similares (ver Lei 11242/2006, e resolução Conama 406/2009). No entanto, para considerar essa equivalência é necessário que sejam assumidas algumas premissas frágeis, que ainda carecem de validação criteriosa. Entre as mais importantes está a possibilidade de manter as taxas de crescimento das populações das espécies arbóreas exploradas e a redução significativa do impacto da extração de madeira na estrutura e função da floresta, mesmo em um regime de exploração do recurso por tempo indefinido (respeitando os intervalos propostos). Apenas após uma avaliação desses pressupostos será possível analisar, de fato, a sustentabilidade dos manejos florestais de impacto reduzido. Para que esse tipo de atividade madeireira seja considerada sustentável, seu impacto não deve ser intenso o bastante para comprometer a viabilidade das populações das espécies exploradas, nem tampouco suficiente para que as florestas deixem de fornecer outros serviços desejados pela sociedade, tais como a manutenção da biodiversidade e proteção de corpos de água (Boot & Gullison 1995).

Apesar de reduzir o dano à floresta comparado a outras formas de uso (Putz *et al.* 2001), o manejo florestal de baixo impacto causa diversas alterações estruturais no ambiente. A mais perceptível é a redução na cobertura florestal, que, por sua vez, aumenta a penetração de radiação e precipitação no solo. Assim, a temperatura do solo se eleva, alterando a atividade microbiana, mineralização, dentre outros processos (Asner *et*

al. 2004). Tais distúrbios podem ter influência positiva sobre o recrutamento de sementes para algumas espécies, e também na velocidade do crescimento das plantas, especialmente em clareiras grandes e relativamente recentes (Dirzo *et al.* 1992, Norghauer *et al.* 2008, Toledo *et al.* 2010). Isso implica que a derrubada de árvores através de extração seletiva, pode acelerar os processos de regeneração das florestas, pelo incremento no crescimento dos indivíduos regenerantes (Pinard *et al.* 2000, Pinard 2005). Na Malásia, Primack *et al.* (1985) encontraram efeito positivo da extração nas taxas de crescimento das árvores remanescentes na área, por um período de 5 a 10 anos após a retirada da madeira. No entanto, esse padrão não foi encontrado por Chapman & Champan (2004), num estudo de dez anos, realizado em uma floresta com corte seletivo em Uganda. Deste modo, os efeitos do manejo florestal no crescimento e regeneração das árvores parecem depender de características locais dos sistemas avaliados. Além de efeitos no crescimento, outros fatores estruturais como compactação do solo, erosão e mudanças na drenagem, também podem ter conseqüências sobre a sucessão florestal e a dinâmica das espécies (Pinard 2005). Essas mudanças, muitas vezes beneficiam espécies pioneiras, sem valor comercial, em detrimento de espécies de interesse para extração, as quais, geralmente, são de estágios sucessionais tardios (de Graaf 1991).

Além dos efeitos sobre os fatores como luz e solo já descritos, a extração seletiva retira principalmente os indivíduos adultos, que são os maiores responsáveis pela reprodução. Porém, os efeitos que a redução na reprodução podem causar na dinâmica populacional são difíceis de prever (Bruna 2003), e podem não ter grande impacto devido à pequena probabilidade de uma semente chegar a um indivíduo adulto (Harper 1977, Piñero *et al.* 1984). Peters (1990) em um estudo sobre *Grias peruviana*, árvore de sub-bosque da região amazônica peruana, apontou que até 80% das sementes produzidas pela população estudada poderiam ser retiradas, sem conseqüências graves para a permanência da população. Normalmente, modelos utilizados em sistemas de extração são dependentes de densidade (Reeds *et al.* 2002) e estes prevêm que um menor número de sementes disponíveis no solo (e conseqüente menor recrutamento) pode aumentar as chances de cada indivíduo sobreviver (Harper 1977, Caswell 2001). No entanto, alguns sistemas de manejo, como os de extração de mogno na Bolívia, mesmo estabelecendo ciclos longos de exploração, DAP mínimo de 80 cm para extração das árvores e reduzido

volume de madeira retirado, implicaram em diminuição na regeneração, provavelmente, por efeitos no recrutamento, inviabilizando a produção por longo tempo (Gullison *et al.* 1996).

Algumas informações devem ser levadas em conta para avaliar a viabilidade das populações a serem exploradas como censos indicando a densidade de indivíduos adultos e a sua regeneração ao longo da distribuição, inventário ou censo indicando o status da população sujeitas à exploração em períodos do passado, além de informação sobre a ecologia da espécie e requerimentos para sua recuperação (Snook 1996). No entanto, a disponibilidade de tais dados é bastante reduzida, especialmente para espécies arbóreas neotropicais (Schemske *et al.* 1994, Gullison *et al.* 1996, Fonseca 2007). Os parâmetros que definem as práticas utilizadas atualmente, tais como os ciclos de corte e a adoção de um diâmetro mínimo para exploração, são os mesmos para todas as espécies, o que pode representar uma simplificação perigosa da realidade, em função da diversidade de comportamentos das espécies exploradas. Além disso, os impactos indiretos do corte seletivo sobre as espécies não exploradas também não são considerados. Desse modo, dificilmente podemos ter bons modelos que possam prever, com alguma segurança, o futuro das florestas sob manejo de corte seletivo.

O recente investimento do governo brasileiro na abertura e recuperação de estradas e o incentivo à realização de atividades madeireiras sob manejo em florestas públicas (Lei Gestão de Florestas) nos sugerem que a importância da atividade madeireira se estenderá por toda Amazônia (Fearnside 2003). Em contraponto, não se sabe se as populações das espécies exploradas permanecerão viáveis sob os atuais regimes de exploração utilizados. Os poucos trabalhos na Amazônia que enfocaram a regeneração de espécies arbóreas que sofrem extração de madeira foram realizados na região de Paragominas e Flona do Tapajós (Schulze 2003), na Amazônia Oriental. No entanto, a dinâmica da floresta parece diferir bastante entre as diferentes regiões da Amazônia, sendo mais lenta em sua porção central (Phillips *et al.* 2004, Vieira *et al.* 2005). Isso pode refletir em diferentes dinâmicas populacionais das espécies arbóreas num gradiente longitudinal, tanto de populações de uma mesma espécie quanto de espécies com características similares. Sendo assim, devem ser considerados de grande importância os estudos que possam avaliar os efeitos da extração madeireira na estrutura e dinâmica da floresta e que forneçam subsídios e

conhecimento para que a extração de madeira ocorra de modo a apresentar o menor impacto possível.

OBJETIVOS

A proposta deste trabalho foi analisar como a extração seletiva de madeira, utilizando as regras de extração com menor impacto praticadas no Brasil, pode alterar alguns parâmetros demográficos e processos ecológicos. Para isso avaliamos mudanças em fatores abióticos, além de alguns aspectos da ecologia populacional de cinco espécies arbóreas exploradas e duas espécies arbóreas sem importância comercial da Amazônia Central. Assim, verificamos os efeitos da extração seletiva de madeira sobre a demografia e dinâmica destas espécies. Também avaliamos alterações na interação de herbivoria (fator biótico que também pode influenciar a regeneração) resultantes das modificações ambientais causadas pela extração seletiva de madeira. Para cumprir com nossos objetivos, o trabalho foi dividido em capítulos.

No capítulo I, foi estudada a relação entre a demografia (mortalidade e crescimento) de jovens de sete espécies arbóreas e os fatores abióticos; intensidade da luz e nutrientes do solo, com a finalidade de avaliar efeitos da extração madeireira no ambiente e na regeneração destas espécies. Esperamos encontrar nas áreas exploradas maior abertura de dossel e conseqüente disponibilidade de luz, além de maior fertilidade do solo em função da decomposição de matéria orgânica (Asner *et al.* 2004). Esperamos ainda que o crescimento das espécies responda positivamente a esses fatores (Russo *et al.* 2005, Toledo *et al.* 2010), além de uma maior mortalidade de jovens em função das alterações resultantes da extração.

No capítulo II avaliamos a dinâmica das espécies através de Modelo Integral de Projeção (IPM, Easterling *et al.* 2000) e realizamos simulações utilizando os parâmetros de manejo propostos pela FSC e pela resolução do Conama 406/2009 (que regulamenta o proposto pela Lei de Gestão de Floresta), uma vez que esses devem ser os principais planos de manejos a serem adotados na Amazônia (Zarin *et al.* 2007), em terras públicas e privadas. Esperamos que as espécies difiram em relação ao efeito da exploração na dinâmica populacional, em função dos diferentes atributos de vida das espécies estudadas. Esperamos também que as espécies não-exploradas sofram efeitos mais

brandos na dinâmica populacional em comparação às espécies exploradas. Ainda verificaremos, através de simulações, se ciclos de corte de 30 ou 35 anos garantem a sustentabilidade da produção das espécies estudadas.

No capítulo III avaliamos se a luminosidade afeta a interação herbívoro-planta, para três das espécies estudadas. Um aumento da herbivoria nas áreas com maior luminosidade (Basset *et al.* 2001, Norghauer *et al.* 2008), pode representar um maior impacto na mortalidade de jovens, influenciando a regeneração. Esperamos um maior crescimento e herbivoria nas clareiras (Norghauer *et al.* 2008) e possivelmente nas áreas exploradas. Esperamos ainda, que a herbivoria condicione diferentemente a mortalidade nas áreas estudadas e assim tenha influência na regeneração dos indivíduos pequenos.

MÉTODOS

Espécies estudadas – A escolha das espécies foi baseada principalmente na densidade de indivíduos nas áreas estudadas e facilidade de identificação (Figura 1) dos jovens e adultos. Dentre as espécies que sofrem exploração madeireira estudamos *Manilkara huberi* e *Manilkara bidentata* (Sapotaceae), *Zygia racemosa* (Fabaceae), *Minquartia guianensis* (Olacaceae) e *Goupia glabra* (Celastraceae), e dentre as não exploradas, *Protium hebetatum* (Burseraceae) e *Pouteria anomala* (Sapotaceae). Com exceção de *P. hebetatum*, que é espécie de sub-dossel, as outras seis espécies podem ser consideradas de dossel ou emergentes.

As espécies comerciais *Z. racemosa* (Angelim-rajado) e *G. glabra*, (Cupiúba) têm madeira pesada, utilizada em movelaria, para pisos de casas e construção civil leve. Já *M. huberi* (Maçaranduba), *M. bidentata* (Maparajuba) e *M. guianensis* (Acariquara) têm madeira muito pesada, mais utilizada para construção civil externa, como postes, pontes e construção naval.

Zygia racemosa alcança até 40 m de altura, é freqüente em toda a Amazônia e Guianas (Ribeiro *et al.* 1999). Possui frutos em vagens, que são retorcidas e comprimidas. As sementes possivelmente apresentam melitocoria, por *Melipona* sp. (Bacelar-Lima *et al.* 2006).

Goupia glabra é uma espécie heliófita, seletiva xerófila, característica e exclusiva de floresta pluvial Amazônica de terra-firme, onde é freqüente, mas com distribuição

irregular. Produz anualmente grande quantidade de sementes, dispersas pela avifauna (Lorenzi 2002)

A espécie *M. huberi* é uma árvore que pode chegar a 50 m de altura, encontrada em toda a região amazônica, freqüente na floresta pluvial de terra-firme, e mais rara em áreas de várzea alta. Possui frutos globosos, com aproximadamente 3 cm de diâmetro, amarelo pálido, com até duas sementes (Vásquez 1997), disseminadas pela fauna (Lorenzi 2002).

Manilkara bidentata pode chegar até 30 metros, freqüente nas terras-firmes da Amazônia, Sul da America do Central e Norte da America do Sul (Ribeiro *et al.* 1999). Possui frutos globosos que variam de 1 a 3 cm de diâmetro, alaranjados e consumidos por animais (Roosmalen 1985).

Minquiartia guianensis é uma espécie arbórea que pode chegar a 30 metros, freqüente em platôs na Nicarágua, Panamá, Amazônia e Guianas (Ribeiro *et al.* 1999). Apresenta frutos em drupa, com exocarpo carnoso, sendo que cada fruto possui somente uma semente (Vasquez 1997). Seus frutos são bem apreciados por animais.

Pouteria anomala é uma espécie de porte médio até emergente, frequente em toda Amazônia brasileira e no Sul da Venezuela. O seu fruto é uma pequena baga amarelada.

Protium. hebetatum é a espécie de menor porte dentre as espécies estudadas, com cerca de 20 m de altura. Frutos em drupas, com aproximadamente de 2,5 cm de diâmetro, verde quando maduro. Os frutos abrem-se expondo um pseudo-arilo branco translúcido, carnoso (Camargo *et al.* 2008).

Áreas de estudo – As áreas desse estudo compreendem quatro municípios da Amazônia central, Silves, Itapiranga, Itacoatiara e Rio Preto da Eva. Nessa área, a floresta é considerada ombrófila densa e de terra-firme. A pluviosidade varia de 1900 a 2200mm/ano, com uma estação seca de junho a outubro (Rankin de Merona *et al.* 1992).



Figura 1: Jovens de algumas das espécies estudadas: (a) *Z. racemosa*, (b) *P. hebetatum*, (c) *M. huberi*, (d) *M. guianensis*.

A maior parte do trabalho foi conduzida nas áreas da Mil Madeireira e somente uma pequena parte do capítulo II foi conduzida nas áreas do Projeto Dinâmica Biológica de Fragmentos Florestais (PDBFF), distantes cerca de 100 km (linha reta) da madeireira estudada. Também amostramos em áreas do PDBFF porque utilizamos dados de dinâmica de indivíduos adultos coletados dentro desse Projeto. Já a madeireira estudada, possui certificação pelo FSC desde 1996, e utiliza todas as regras normalmente propostas para minimizar o impacto da extração na estrutura da floresta. Nessa madeireira, são retiradas aproximadamente $17\text{m}^3/\text{ha}$ de madeira, equivalente a quatro ou cinco árvores (van Eldik 2005) e cerca de 7% da área é transformada em pátios para armazenamento de toras, trilhas de arraste e estradas (van Eldik 2005).

O trabalho foi conduzido nas áreas das Fazendas Dois Mil e Saracá (Km 226 da Rodovia AM-010, entre $2^{\circ}43'$ e $3^{\circ}04'$ S e entre $58^{\circ}31'$ e $58^{\circ}57'$ W), que compreendem as

áreas de exploração e proteção da empresa Mil Madeireira Itacoatiara e Fazenda Aruanã, uma área sem exploração, vizinha a Mil Madeireira. Nas áreas da madeireira, realizamos as atividades nos talhões explorados em três diferentes anos (1996, 2002 e 2005) e em cinco áreas controle, três presentes nas áreas da Mil Madeireira e duas na Fazenda Aruanã (Anexo 1). Também temos parcelas controle nas áreas da Fazenda Esteio, distante cerca de 100 km da Mil Madeireira, que compreende as matas contínuas estudadas dentro do PDBFF (Rankin de Merona *et al.* 1992). A metodologia pertinente para avaliar as hipóteses propostas está descrita em detalhes em cada um dos capítulos.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

ASNER GP, KELLER M & SILVA JNM. 2004. Spatial and temporal dynamics of forest gaps following selective logging in the eastern Amazon. *Global Change Biology* 10: 765-783.

ASNER GP, KNAPP DE, BROADBENT EN, OLIVEIRA P, KELLER M & SILVA JN. 2005. Selective Logging in the Brazilian Amazon. *Science* 310: 480-482.

AZEVEDO TR & TOCANTINS MAC. 2006. Instrumentos econômicos da nova proposta para a gestão de florestas públicas no Brasil. *Megadiversidade* 2: 13-17.

BACELAR-LIMA CG, FREIRE DCB, COLLETO-SILVA A, *et al.* 2006. Melitocoria de *Zygia racemosa* (Ducke) Barneby & Grimes por *Melipona seminigra merrillae* Cockerell, 1919 y *Melipona compressipes manaosensis* Schwarz, 1932 (Hymenoptera, Meliponina) en la Amazonía Central, Brasil. *Acta Amazonica* 36: 343-348.

BASSET Y, CHARLES E, HAMMOND DS & BROWN VK. 2001. Short-term effects of canopy openness on insect herbivores in a rain forest in Guyana. *Journal of Applied Ecology* 38: 1045-1058.

BOOT R & GULLISON RE. 1995. Approaches to developing sustainable extraction systems for tropical forest products. *Ecological Applications* 5: 896-903.

BRUNA EM. 2003. Are plant population in fragmented habitats recruitment limited Tests with an Amazonian herb. *Ecology* 84: 932-947.

CAMARGO JL, FERRAZ IDK, MESQUITA MRM *et al.* 2008. Guia de propágulos e plântulas da Amazônia. INPA, Manaus.

CASWELL H. 2001. Matrix population models. 2nd ed. Sinauer Sunderland Massachusetts.

CHAPMAN CA & CHAPMAN LJ. 2004. Unfavorable sucesional pathways and the conservation value of logged tropical forest. *Biodiversity and Conservation* 13: 2089-2115.

DIRZO R, HORVITZ CC, QUEVEDO H & LÓPEZ MA. 1992. The effects of gap size and age on the understory herb community of a tropical Mexican rain forest. *Journal of Ecology* 80: 809-822.

de GRAAF, N. R. 1991. Managing natural regeneration for sustained timber production in Suriname: the Celos silvicultural and harvesting scheme. In Rain forest

regeneration and management (A. Gomez-Pompa, TC Withmore & M. Hadley eds.). Parthenon, New Jersey, p 393-405.

EASTERLING M, ELLNER SP & DIXON P. 2000. Size-specific sensitivity: applying a new structured population model. *Ecology* 81: 694-708.

FEARNSIDE PM. 2003. A floresta amazônica nas mudanças globais. Ed. INPA-Manaus.

FONSECA MG. 2007. Ecologia populacional de três espécies madeireiras na Amazônia Oriental: implicações para o manejo. Tese de Doutorado, UNICAMP, Campinas.

FRUMHOFF PC. 1995. Conserving wildlife in tropical forests managed for timber. *BioScience* 45: 456-464.

GULLISON RE, PANFIL SN, STROUSE JJ & HUBELL SP. 1996. Ecology and management of mahogany (*Swietenia macrophylla* King) in the Chimanes Forest, Beni, Bolivia. *Botanical Journal of Linnean Society* 122: 9-34.

HARPER JL. 1977. Population biology of plants. Academic Press, London.

IMAI N, SAMEJIMA H, LANGNER A, ONG RC, KITA S. 2009. Co-Benefits of sustainable forest management in biodiversity conservation and carbon sequestration. *PLoS ONE* 4(12): e8267. doi:10.1371/journal.pone.0008267

LORENZI H. 2002. Árvores brasileiras. Volume II. 2ª edição. Editora Plantarum. Nova Odessa – SP

NEPSTAD D, VERÍSSIMO A & ALENCAR A. 1999. Large-scale impoverishment of Amazonian forests by logging and fire. *Nature* 398: 505-508.

NORGHAUER JM, MALCOLM JM & ZIMMERMAN BL. 2008. Canopy cover mediates interactions between a specialist caterpillar and seedlings of a neotropical tree. *Journal of Ecology* 96: 103–113.

PETERS CM. 1990. Population ecology and management of forest fruit trees in Peruvian Amazon. In *Alternatives to deforestation* (A. B. Anderson, ed.). Columbia University Press, New York, p. 86-98.

PINARD MA. 2005. Changes in plant communities associated with timber management in natural forest in the moist forest tropics. Pages 530–551 in DFRP Burslem, MA Pinard, and SE Hartley, editors. *Biotic interactions in the tropics: their role in the maintenance of species diversity*. Cambridge University

PINARD MA, BARKER ME & TAY J. 2000. Soil disturbs and post-logging recovery on bulldozer plants in Sabah, Malaysia. *Forest Ecology and Management* 130: 213-225

PIÑERO D, MARTINEZ-RAMOS M & SARUKAN J. 1984. A population model of *Astrocariun mexicanum* and a sensitivity analysis of its finite rate of increase. *Journal of Ecology* 72: 977-991

PRIMACK RB, ASHTON P, CHAI PS & LEE HS. 1985. Growth rates and population structure of Moraceae trees in Sarawak, East Malaysia. *Ecology* 66: 577-588

PUTZ EF, BLATÉ GM, REDFORD KH, FIMBEL R & ROBINSON J. 2001. Tropical forest management and conservation of biodiversity: an overview. *Conservation Biology* 15: 7-20.

PHILLIPS OL, BAKER TR, ARROYO L, HIGUCHI N, *et al.* 2004. Pattern and process in Amazon tree turnover 1976–2001. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B* 359: 381-407.

REEDS JM, SCOTTMILLS L, DUNNING JR. JB, MENGES ES, MCKELVEY KS, FRYE R, BEISSINGER SR, ANSTETT M & MILLER P. 2002. Emerging issues in population viability analysis. *Conservation Biology* 16: 7-19.

SCHEMSKE DW, HUSBAND BC, RUCKELSHALS MH, GOODWILLIE C, PARKER IM & BISHOP JG. 1994. Evaluating approaches to the conservation of rare and endangered plants. *Ecology* 75: 584-606.

SCHULZE MD. 2003. Ecology and behaviour of nine timber tree species in Pará, Brasil; links between species life history and forest management and conservation . Tese de doutorado. The Pennsylvania State University.

SNOOK LK. 1996. Catastrophic disturbance, logging and the ecology of mahogany, (*Swietenia macrophylla* King): grounds for listing the major tropical timber species in CITES. *Botanical Journal of Linnean Society* 122: 35-46

RANKIN-DE-MERONA JM, PRANCE JM, HUTCHINGS RW, SILVA MF, RODRIGUES WA & UEHLING MA. 1992. Preliminary results of a large-scale inventory of upland rain forest in the central Amazon. *Acta Amazonica* 22: 493-534.

RIBEIRO JE, HOPKINS M *et al.* 1999. Flora da Reserva Ducke: guia de identificação das plantas vasculares de uma floresta de terra firme na Amazônia Central. Editora INPA, Manaus, Am.

Roosmalen MGM. 1985. Fruits of the guianan flora. Institute of Systematic Botany, Utrecht University, Netherlands.

RUSSO SE, DAVIES SJ, KING DA & TAN S. 2005. Soil-related performance variation and distributions of tree species in a Bornean rain forest. *Journal of Ecology* 93: 879-889.

TOLEDO M, POORTER L, PENÃ-CLAROS M *et al.* 2010. Climate is a stronger driver of tree and forest growth rates than soil and disturbance. *Journal of Ecology* 99: 254-264.

VASQUES MARTINEZ R. 1997. Florula de las reservas biologicas de Iquitos, Peru. Missouri Botanical Garden.

VERÍSSIMO A & BARRETO P. 2005. Florestas Nacionais na Amazônia Brasileira: oportunidades e desafios. *As florestas produtivas nos neotropicos: conservação por meio do manejo sustentável?* Zarin *et al.* org. Editora Peirópolis, São Paulo, SP.

VIEIRA S, TRUMBORE S, CAMARGO PB, SELHORST D, CHAMBERS JQ, HIGUCHI N & MARTINELLI LA. 2005. Slow growth rates of Amazonian trees: Consequences for carbon cycling. *PNAS* 102: 18502-18507.

ZARIN DJ, SCHULZE M, VIDAL E & LENTINI M. 2007. Beyond Reaping the First Harvest: Management Objectives for Timber Production in the Brazilian Amazon. *Conservation Biology* 21:916-925.

CAPÍTULO I

Efeito das variáveis abióticas sobre a demografia de indivíduos jovens de sete espécies arbóreas na Amazônia central: implicações para a extração seletiva de madeira.

RESUMO - A exploração seletiva de madeira, ainda que realizada sob manejo de impacto reduzido, resulta em modificações na estrutura da floresta, causando principalmente alterações no dossel e no solo. Tais alterações podem apresentar consequências na regeneração da floresta, que devem ser importantes para a avaliação do impacto causado por esse tipo de interferência antrópica. Avaliamos nesse estudo, a ocorrência de alterações decorrentes da exploração seletiva de madeira na intensidade da luz e nas características do solo. Também verificamos se existem efeitos da extração seletiva de madeira na abundância, mortalidade e crescimento de indivíduos pequenos de sete espécies arbóreas na Amazônia central (cinco exploradas e duas não exploradas). Para isso, instalamos parcelas permanentes em áreas controle (sem exploração) e em talhões com diferentes idades de regeneração após a exploração (2, 5 e 12 anos). Em cada uma das parcelas realizamos fotos hemisféricas para caracterização da abertura do dossel e coletas de solo, para avaliação da fertilidade do solo. Inventariamos, nessas parcelas, todos os indivíduos das espécies estudadas entre 10 e 100 cm de altura. Realizamos censos anuais em 2007, 2008 e 2009 nos quais medimos a altura de todos os indivíduos marcados. Avaliamos assim, o crescimento e mortalidade dos indivíduos estudados. Essas taxas vitais foram relacionadas às medidas de solo e luz. Houve efeito da exploração nas variáveis abióticas, sendo a intensidade da luz maior no talhão com exploração mais recente, devido à maior abertura de dossel. A fertilidade do solo foi maior no talhão mais antigo, em função da decomposição de matéria orgânica. Encontramos relação entre a abundância das espécies com as variáveis abióticas. Não foi detectado efeito do solo no crescimento dos indivíduos. A luz apresentou efeito no crescimento, mas apenas no primeiro ano amostrado. Acreditamos que a variação no crescimento entre anos foi devido à pluviosidade, que foi diferente entre os anos amostrados. Verificamos maior crescimento no ano de maior pluviosidade, indicando que crescimento pode ser limitado pela quantidade de água. As taxas de mortalidade foram maiores nas áreas exploradas, e após 12 anos, ainda são mais altas que as do controle. As alterações ambientais resultantes da exploração de madeira afetaram a regeneração das espécies exploradas e não exploradas. Deste modo, sugerimos que próximos estudos devem considerar espécies não comerciais e planos de manejo devem considerar toda a comunidade.

PALAVRAS-CHAVE: regeneração, extração seletiva de madeira, taxa de crescimento, taxa de mortalidade, solos e luz.

INTRODUÇÃO

Características do recrutamento, crescimento e mortalidade dos indivíduos jovens de espécies arbóreas têm grande efeito sobre a composição das florestas (Kobe *et al.* 1995, Pacala *et al.* 1996, Poorter *et al.* 1996, Poorter 2005). Deste modo, o conhecimento das estratégias de regeneração das diversas espécies de árvores é um requisito para o entendimento da dinâmica da floresta e, conseqüentemente, para a avaliação de interferências antrópicas, como a realização de manejo florestal (Clark & Clark 1999).

É um consenso que a floresta é um mosaico de condições com diferentes graus de luminosidade, moduladas principalmente pela formação de clareiras (Nicotra *et al.* 1999, Poorter 2005). Variações espaciais naturais também são encontradas em relação às características de solo, devido às diferenças naturais no conteúdo mineral e às interações entre o solo e as plantas (Denslow *et al.* 1998). Tais combinações de solo e luz devem (des)favorecer diferentemente a regeneração das espécies de árvores, permitindo-as se diferenciarem no espaço (Silvertown 2004, Poorter 2005, Russo *et al.* 2005), visto que os indivíduos jovens das diferentes espécies arbóreas podem reagir de diversas maneiras ao aumento de luminosidade e a alterações do solo (Denslow 1987; Canham *et al.* 1990, Gilbert *et al.* 2001, Poorter 2005, Poorter *et al.* 2005).

A exploração madeireira, ainda que de impacto reduzido, pode ter efeito na heterogeneidade espacial natural da luz e na qualidade do solo nas florestas. Dentre as mudanças estruturais resultantes de extração seletiva, a mais perceptível é a redução na cobertura florestal, que por sua vez aumenta a penetração de radiação e precipitação que atinge diretamente o solo (Asner *et al.* 2004, Pinard 2005). Tais distúrbios podem ter influência positiva sobre o recrutamento de sementes de algumas espécies, visto que aumenta a quantidade de recursos (como luz) normalmente limitantes (Horvitz & Schemske 1994). O aumento de incidência luminosa resultante de clareiras na mata tem sido associado com maior velocidade no crescimento de plantas, especialmente em clareiras grandes e recentes (Dirzo *et al.* 1992, Norghauer *et al.* 2008). Isso implica que a derrubada de árvores através de extração seletiva deve acelerar processos de regeneração das florestas, incrementando o crescimento das plantas (Pinard *et al.* 2000). No entanto, estudos encontraram as mais diversas relações entre os parâmetros de dinâmica (especialmente crescimento e mortalidade) e tamanho de clareiras na mata (Martinez-

Ramos *et al.* 1988, Chapman & Champan 2004), indicando que a biologia e história de vida de cada espécie devem ter papéis fundamentais nessas relações.

Podem ocorrer ainda, alterações nos nutrientes encontrados no solo, em função de um aumento do aporte de nutrientes via decomposição e mineralização das árvores mortas (Denslow *et al.* 1998), o que também promoveria maior crescimento dos indivíduos arbóreos, favorecendo a regeneração (Baker *et al.* 2003). Mesmo que os troncos sejam retirados da floresta, partes da copa, além das outras árvores que caem no processo de derrubada, mas que não têm valor comercial, normalmente permanecem na área sujeita à extração. A decomposição destes restos e/ou indivíduos não aproveitados deve aumentar o influxo de nutrientes no solo (Olson *et al.* 1996 a, b, Finer *et al.* 2003). Por outro lado, tanto a queda quanto o processo de retirada das árvores devem resultar em alterações no ambiente, como maior quebra de galhos, que por sua vez podem aumentar a mortalidade de indivíduos jovens.

Espera-se encontrar maior impacto nas taxas vitais (com aumentos do crescimento e mortalidade) logo após a extração da madeira, quando as alterações na floresta devem ser maiores. Com o passar do tempo, o dossel irá, lentamente, se reestruturar. Isso deve levar um processo de sucessão natural nas áreas mais afetadas pela exploração, resultando em uma redução nas taxas de crescimento e mortalidade dos jovens. Pouco se sabe, no entanto, sobre quantos anos são necessários para que isso ocorra, nem tampouco detalhes dessa sucessão, sendo essa informação de grande importância para uma avaliação do impacto desse tipo de atividade (Phillips *et al.* 2004, Zarin *et al.* 2007).

Além disso, na extração seletiva de madeira, ocorre a retirada apenas de indivíduos adultos (de algumas espécies arbóreas). A regeneração de tais espécies dependerá, dentre outras coisas, do quanto a espécie manejada disputa parte das variáveis de seu nicho com outras espécies (Poorter 2005). Se o espaço deixado pela espécie explorada for disputado por várias outras, então esta espécie estará em grande desvantagem competitiva, porque após a exploração terá menor participação na guilda, e sua regeneração subsequente se reduzirá. Já as espécies não exploradas, que compartilham o mesmo habitat com as extraídas, não devem sofrer grandes efeitos no recrutamento, uma vez que não têm seus adultos retirados, o que pode representar maior vantagem competitiva sobre as espécies exploradas em relação à regeneração.

Apesar dos diversos estudos já realizados sobre regeneração em florestas tropicais (Denslow 1980, Primack *et al.* 1985, Clark & Clark 1992, 1999, Poorter *et al.* 1996, Kammesheidt 1998, Dekker & de Graaf 2003, Baralotto *et al.* 2007), respostas às questões acerca das taxas de crescimento e mortalidade dos indivíduos arbóreos e suas interações com fatores abióticos (como luz e solo) ainda não são um consenso (Clark & Clark 1999), especialmente em áreas de exploração seletiva de madeira (Pinard 2005). Além disso, a grande maioria dos estudos até recentemente se concentraram em indivíduos acima de 10 cm de DAP, e sabemos, portanto, poucos detalhes sobre a dinâmica de indivíduos pequenos.

Avaliamos nesse estudo, a ocorrência de alterações decorrentes da exploração seletiva de madeira nas variáveis abióticas intensidade da luz e nas características do solo, ambas muito influentes na regeneração de espécies arbóreas. Também verificamos se existem efeitos da extração seletiva de madeira na abundância, mortalidade e crescimento de indivíduos pequenos (de 10 até 100 cm de altura) de sete espécies arbóreas na Amazônia central (cinco exploradas e duas não exploradas) para responder às seguintes perguntas: (1) Existe efeito da extração seletiva de madeira sobre a luminosidade e a composição dos nutrientes do solo em uma floresta tropical? Esse efeito varia com o tempo decorrido desde a exploração? (2) Existe relação entre fatores abióticos (nutrientes do solo e incidência luminosa) e a abundância dos indivíduos pequenos de espécies arbóreas? Sendo assim, avaliaremos se indivíduos pequenos têm maior chance de serem encontrados em áreas associadas com determinados nutrientes e luz. (3) Espécies exploradas sofrem maior efeito da exploração madeireira na abundância de indivíduos pequenos que espécies não exploradas? (4) Existe diferença no crescimento de indivíduos pequenos das espécies arbóreas nas áreas com e sem extração de madeira? Existe alguma relação entre as taxas de crescimento e a intensidade luminosa e/ou os nutrientes do solo nos locais estudados? (5) Existem diferenças nas taxas de mortalidade dos indivíduos pequenos arbóreos nas áreas com e sem extração de madeira? As taxas de mortalidade variam com o tempo de regeneração desde a exploração seletiva de madeira?

Esperamos que as espécies exploradas, por terem parte de seus adultos retirados, devem apresentar redução na abundância de indivíduos pequenos nas áreas com extração seletiva de madeira, devido a redução no recrutamento. O mesmo não é esperado para as

espécies não exploradas. Em função da perturbação gerada pela exploração, esperamos um aumento na mortalidade de indivíduos pequenos logo após a exploração. Por outro lado, o crescimento dos indivíduos remanescentes deve ser maior nas áreas de extração, em função da maior quantidade de luz no ambiente e das camadas de solo estarem revoltas, disponibilizando assim, mais nutrientes.

MATERIAL E MÉTODOS

Áreas de estudo - Este estudo foi conduzido nas Fazendas Dois Mil e Saracá (Km 226 da Rodovia AM-010, entre 2°43' e 3°04'S e entre 58°31' e 58°57'W), que compreendem às áreas de exploração e proteção da empresa Mil Madeireira Itacoatiara. Também instalamos parcelas controle na Fazenda Aruanã, vizinha à Mil Madeireira. Na madeireira utilizam-se regras propostas pelo FSC (Forest Stewardship Council), sendo retirado em média 17m² de madeira por hectare, em ciclos de corte de 30 anos e exploração somente em áreas de platô. Nas áreas da madeireira, realizamos as atividades em quatro talhões de exploração (talhão B explorado em 1995 e talhões V e W explorados em 2002, todos da Fazenda Dois Mil; e talhão B1b da Fazenda Saracá que foi explorado em 2005) e em cinco áreas controle, três presentes nas áreas da Mil Madeireira e duas na Fazenda Aruanã (Anexo 1), denominadas a partir de agora de áreas controle da Mil Madeireira. Cada um dos talhões explorados, em 2005, 2002 e 1996 e as áreas controle foram considerados um nível de tratamento analisado, ou seja, tempo de regeneração após a exploração, além do controle.

Espécies em estudo - Dentre as espécies que sofrem exploração madeireira estudamos *Manilkara huberi* e *Manilkara bidentata* (Sapotaceae), *Zygia racemosa* (Fabaceae), *Minuartia guianensis* (Olacaceae) e *Goupia glabra* (Celastraceae), e dentre as não exploradas, *Protium hebetatum* (Burseraceae) e *Pouteria anomala* (Sapotaceae). Tais espécies estão entre as 55 mais abundantes da comunidade (considerando dados de inventário de indivíduos acima de 10 cm de DAP das áreas do PDBFF, distantes cerca de 100 km da Mil Madeireira). Com exceção de *G. glabra*, todas as espécies são tolerantes à sombra.

Para a avaliação da abundância, crescimento e mortalidade das espécies, instalamos parcelas permanentes e inventariamos todos os indivíduos entre 10 cm e 100

cm de altura. Instalamos 36 parcelas de 20X20 metros, distribuídas em quatro blocos de nove parcelas em cada um dos talhões explorados estudados, totalizando assim 1,44 ha amostrados por tratamento de exploração (Anexo 1). Cinco blocos de nove parcelas, foram amostrados em áreas controle, totalizando 1,8 ha amostrados para controle (Anexo 1). Tanto nas áreas controle quanto nas áreas exploradas, as nove parcelas de cada conjunto foram instaladas todas dentro do mesmo platô, em três linhas, cada uma contendo três parcelas, sistematicamente a cada 200 metros, a partir de um ponto inicial (Anexo 2, Figura 1). Cada conjunto de parcelas foi instalado com no mínimo 2 km de distância entre si. No total foram amostrados 6,2 ha.

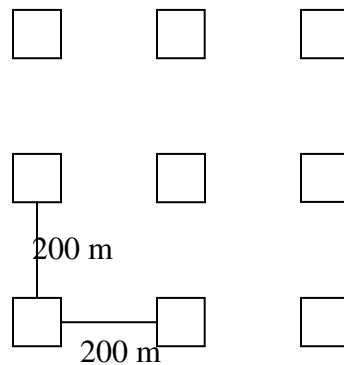


Figura 1: Esquema da instalação dos conjuntos de parcelas de 20X20 m nas áreas estudadas.

Realizamos o primeiro censo em 2007 e re-amostramos todas as parcelas em 2008 e em 2009, no período de julho a outubro. Em cada censo medimos a altura vertical até o ápice de todos os indivíduos entre 10 e 100 cm das espécies estudadas, sendo a precisão da medida de altura em 0,5 cm. Cada indivíduo foi identificado com uma placa de alumínio numerada para que pudéssemos avaliar o crescimento e mortalidade dos indivíduos durante o intervalo de tempo estudado.

Fotos hemisféricas e avaliação de luz - Uma foto hemisférica, utilizando uma câmera Nikon Coolpix 4500 acoplada a uma lente olho de peixe Nikon, foi tirada do centro de cada parcela instalada nas áreas da Mil Madeireira a uma altura de 100 cm, a fim de se averiguar variações na porcentagem de abertura do dossel entre as áreas. As fotografias hemisféricas foram analisadas com o programa GLA (Frazer *et al.* 1999).

Uma ANOVA foi realizada com as medidas de luz para a testar diferenças de abertura de dossel entre áreas.

Coleta de solos – Uma amostra composta de oito sub-amostras de solo foi coletada em cada uma das parcelas instaladas para dinâmica na Mil Madeireira e Fazenda Aruanã. As sub-amostras foram coletadas ao longo de toda a parcela, com um trado para solo, até uma profundidade de 15 cm, e foram misturadas para compor a amostra final. Foram realizadas análises de micro e macronutrientes, carbono e nitrogênio e granulometria do solo. Toda a análise de solo foi realizada no Laboratório Temático de Solos e Plantas (LTSP) do INPA. O Índice de Moran foi calculado para verificar a ocorrência de autocorrelação espacial entre as variáveis do solo nas parcelas estudadas. Essa análise foi realizada no programa SAM v 4.0 (Rangel-Filho *et al.* 2010). Para verificar diferenças na fertilidade do solo entre os tratamentos, realizamos uma PCA. Posteriormente, realizamos uma Manova, com os *scores* do primeiro e segundo eixos da PCA como variáveis dependentes e os tratamentos como variável independente.

O efeito da luz, nutrientes e granulometria do solo sobre abundância de indivíduos jovens das espécies estudadas foram testados com uma análise de redundância (RDA, Legendre & Legendre 1998), na qual a abundância das espécies foi considerada uma matriz dependente, e as variáveis abióticas foram consideradas matriz independente para a análise. Deste modo, o número de plantas de cada espécie foi relacionado às variáveis de solo e à luz para cada uma das parcelas. As variáveis dependentes e independentes foram padronizadas antes da realização da análise, que foi realizada com o software Fitopac II (Shepherd 2009).

Efeito da exploração no crescimento e mortalidade de indivíduos jovens - avaliamos o crescimento dos indivíduos com as medidas de altura coletadas nos censos realizados. O intervalo entre as medidas dos indivíduos em cada parcela foi sempre muito próximo de 360 dias e tomamos o cuidado de amostrar as parcelas sempre na mesma ordem e em dias próximos ao que foi realizado no primeiro censo. Calculamos, então, o crescimento relativo anual (CRA) de todos os indivíduos amostrados em todas as parcelas pela fórmula: $CRA = \ln(\text{altura final}) - \ln(\text{altura inicial})$.

Avaliamos assim, o crescimento dos indivíduos jovens nos dois intervalos de censo (2007/2008 e 2008/2009), para as espécies estudadas, com a finalidade de verificar

diferenças no crescimento entre anos. Realizamos uma ANCOVA de medidas repetidas para avaliar o crescimento dos indivíduos jovens (10 a 100 cm de altura) das espécies estudadas, sendo luz e solo como covariáveis. Realizamos uma PCA com as variáveis do solo para sintetizar as informações referentes a fertilidade e granulometria do solo. O primeiro eixo da PCA representou 48,9% da variação contida nas variáveis e alta correlação com todas as variáveis analisadas, indicando a ocorrência de um gradiente de nutrientes. O segundo e terceiro eixos, apesar de terem sido significativos, representaram 11% e 10% da variação contida nos dados. Considerando que não poderíamos utilizar todos os eixos do mesmo modo, já que apresentaram porcentagens de explicação tão distintas, utilizamos os *scores* apenas do primeiro eixo como uma covariável nas análises de ANCOVA como a síntese das variáveis de solo analisadas.

Para a ANCOVA acima, então, utilizamos a média do crescimento dos indivíduos de cada espécie, presentes em cada uma das parcelas estudadas (36 parcelas para cada tratamento), quando ocorria mais de um indivíduo da espécie na mesma parcela. Em nosso modelo consideramos crescimento entre os intervalos de tempo 2007/2008 (considerado a partir de agora como Ano I) e 2008/2009 (considerado a partir de agora como Ano II) como variável dependente e tratamento (controle, área explorada em 1996, 2002 e 2005) como variável independente, e como covariáveis, a luz e os *scores* do primeiro eixo da PCA representando as variáveis do solo. Verificamos, num primeiro modelo, se ocorria interação entre a variável categórica (ano de extração e controle) e covariável (luz e solo), no módulo GLM do Systat 12 (Systat 2007). Caso não encontrássemos interação, realizamos um novo modelo de ANCOVA sem a interação (Zar 1999). Realizamos teste *pos hoc* para verificar as diferenças entre tratamentos. Como tivemos baixa densidade de indivíduos de *M. bidentata* no talhão de 1996 e *P. anomala* no talhão de 2002 e, portanto não tivemos indivíduos suficientes para a análise, não incluímos esses tratamentos nas análises, mas essas foram realizadas normalmente excluindo-se os talhões citados como níveis da variável independente.

Efeito da exploração na mortalidade de indivíduos jovens - avaliamos a taxa de mortalidade de jovens usando o modelo exponencial (m; Primack *et al.* 1985): $m = 1 - (N_t/N_0)^{1/t}$, onde t é o tempo decorrido em anos entre as duas amostras, N_t é o número de

indivíduos sobreviventes em 2009, dentre os marcados em 2007 e N_0 é o número de indivíduos vivos em 2007.

RESULTADOS

A área total abrangida por esse estudo foi de aproximadamente 2200 km². Foram amostradas cerca de 11000 plantas de todas as espécies estudadas.

Abertura de dossel - A porcentagem de abertura de dossel foi diferente entre as áreas estudadas ($F_{3;120} = 17,090$, $p < 0,001$), sendo menor nas áreas controle e maior nos talhões de exploração (Figura 2). O talhão de 2005 apresentou maior abertura de dossel do que os demais (Figura 2). Cabe ressaltar que embora difiram, as aberturas, em geral, foram pequenas (médias menores que 7,5%).

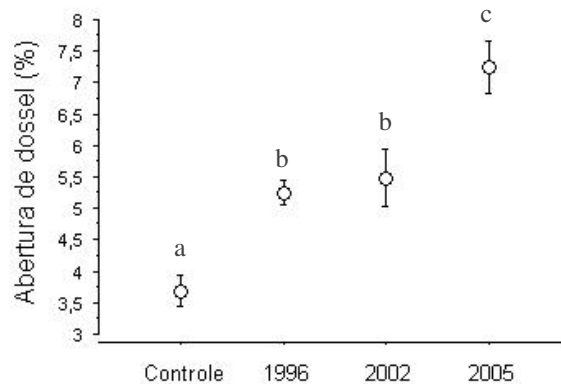


Figura 2: Porcentagem de abertura de dossel encontrada nos locais estudados. No gráfico estão representados média e erro padrão. Letras representam médias diferentes (teste de Fisher (LSD), $p = 0,05$).

Variáveis do solo - As características do solo não apresentaram estrutura espacial, segundo os resultados obtidos através do índice de Moran. Encontramos um gradiente entre as parcelas relativo a conteúdo de argila, nitrogênio total, carbono, e os cátions K, Mg, e Ca e também P, descrito pelo primeiro eixo da PCA, que explicou 48,9% da variação total dos dados (Tabela 1). Já o segundo eixo apresentou uma explicação de 11% e esteve relacionado positivamente à argila e ferro, e negativamente aos cátions e fósforo (Tabela 1).

As características do solo variaram entre os tratamentos, considerando os eixos do PCA e a Manova (dados não mostrados). As áreas controle e de exploração mais recente (2005) foram muito parecidas entre si e menos férteis que as áreas exploradas em de 2002 e 1996 (Figura 3). As parcelas das áreas exploradas em 1996 apresentaram mais fósforo que as dos outros tratamentos (Tabela 1, Figura 3). As parcelas controle foram as mais homogêneas em relação às variáveis do solo, já que foram as menos dispersas em torno dos eixos do PCA (Figura 3). Provavelmente, a maior fertilidade do solo encontrada nas áreas de exploração mais antigas não deve ter sido encontrada em função de variações espaciais naturais. Para inferir isso consideramos em conjunto dois resultados: 1) as características do solo não apresentaram estrutura espacial, e 2) as parcelas controle estiveram espacialmente bem distribuídas entre as diferentes áreas exploradas (ver Anexo 1), mas ainda assim foram mais homogêneas em relação às variáveis do solo que as parcelas localizadas dentro de cada um dos talhões de exploração (Figura 3). Assim, podemos inferir que tais efeitos na fertilidade do solo são devidos a exploração madeireira, ainda que não tenhamos medidas antes e depois da exploração.

Tabela 1: Correlação de Pearson entre as variáveis do solo analisadas e dois eixos de ordenação produzidos pela análise de componentes principais.

Variável	Eixo 1	Eixo 2
C	0,729	0,221
N	0,779	0,285
Ca	0,794	-0,160
Mg	0,833	-0,248
K	0,810	-0,202
P	0,539	-0,537
Zn	0,275	0,379
Mn	0,696	-0,310
Argila	0,530	0,641
Fe	0,391	0,452

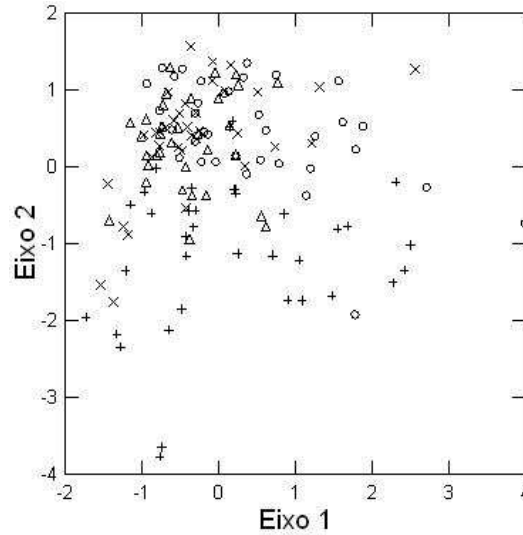


Figura 3: Distribuição das parcelas de cada tratamento em relação aos eixos do PCA. Δ representam controle, \circ representam áreas exploradas em 2002, $+$ representam áreas exploradas em 1996 e \times representam áreas exploradas em 2005.

Abundância de indivíduos - O número de indivíduos da espécie mais comum (*P. hebetatum*) foi cerca de 18 vezes maior do que o da mais rara, *M. bidentata* (Tabela 2). Quatro espécies, *P. hebetatum*, *P. anomala*, *M. guianensis* e *Z. racemosa* apresentaram elevado número de indivíduos nas áreas controle e no talhão de 1996. Dessas quatro espécies, apenas *P. hebetatum* e *M. guianensis* também foram encontradas nos talhões de 2002 e 2005 com grande número de indivíduos. *M. huberi* apareceu como a quinta espécie mais abundante nas áreas sem exploração e no talhão de 1996, apesar de apresentar menor número de indivíduos nesse talhão em comparação às áreas sem exploração. Para as espécies *M. huberi*, *P. anomala*, *M. guianensis* e *Z. racemosa* encontramos um número de indivíduos maior nas áreas sem exploração que nas três áreas exploradas avaliadas (Tabela 2). No entanto, para *M. guianensis* um número de indivíduos similar encontrado nas áreas sem exploração, foi encontrado nas áreas exploradas em 2002 (Tabela 2). Para *P. hebetatum* os locais com maior densidade foram as áreas controle e as áreas exploradas em 2002. *Goupia glabra* apresentou um número de indivíduos entre 1,7 e 14,2 vezes maior nas áreas exploradas do que nas áreas sem exploração (Tabela 2).

Tabela 2: Média e desvio padrão do número de indivíduos encontrados por parcela para cada espécie encontrado nos tratamentos estudados.

Espécie	Controle		1996		2002		2005	
	média	dp	média	dp	Média	dp	Média	dp
<i>M. guianensis</i>	14,29	9,72	7,75	11,78	18,22	23,69	11,19	7,94
<i>G. glabra</i>	0,18	0,64	0,33	0,67	1,32	3,62	1,47	2,63
<i>M.bidentata</i>	1,44	1,81	0,06	0,25	1,05	1,42	1,31	1,53
<i>M.huberi</i>	2,92	4,09	1,72	3,82	1,84	1,58	1,53	2,23
<i>Z. racemosa</i>	6,09	13,70	4,56	15,14	4,13	7,48	3,14	11,84
<i>P. anomala</i>	15,50	53,79	7,64	26,13	1,6	0,83	2,94	9,76
<i>P. hebetatum</i>	21,24	34,83	4,25	6,72	17,53	39,62	8,94	12,69

A alocação das parcelas esteve bem dispersa ao longo dos eixos da RDA (Figura 4). Aparentemente não existe grupos de parcelas ou *outliers* direcionando o modelo. A abundância de *M. guianensis*, *M. huberi*, *P. hebetatum* e *P. anomala* foi positivamente relacionada com argila, carbono, zinco, magnésio e nitrogênio, ou seja, solos mais ricos, e um grupo em direção oposta, formado por *M. bidentata*, *Z. racemosa*, *G. glabra*, mais relacionados à luz e pH do solo (Figura 4). O primeiro eixo da RDA foi significativo ($p < 0,02$), com 5,23% de explicação da variância.

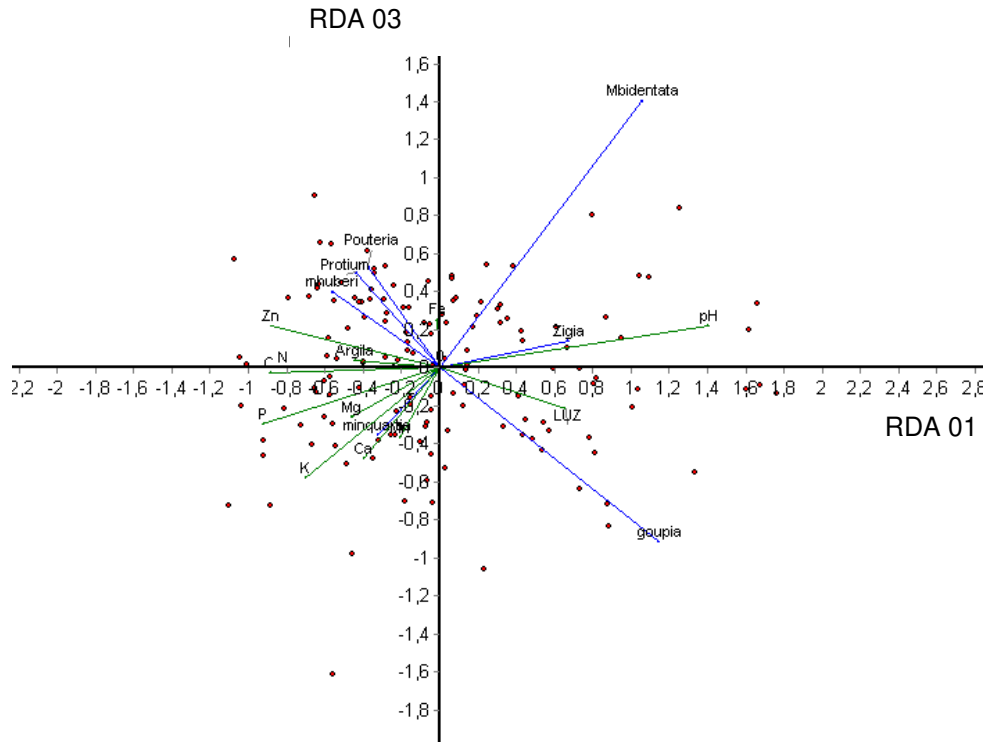


Figura 4: Gráfico da análise de redundância (RDA) da abundância das espécies estudadas e as variáveis ambientais. Dados de abundância foram estandardizados antes das análises. As setas verdes representam os vetores das variáveis ambientais, e as azuis representam as posições das espécies.

Crescimento dos indivíduos jovens - Para *M. bidentata* encontramos interação entre os tratamentos e as variáveis contínuas luz e solo (Apêndice 1, tabela A1). Para essa espécie, os indivíduos localizados no talhão de 2002 apresentaram crescimento menor quanto maior a fertilidade do solo, e maior quanto maior a abertura de dossel, o que não foi verificado nos outros locais.

Para as outras espécies nenhuma interação entre tratamento e as covariáveis foi detectada (dados não mostrados). No geral, o crescimento dos indivíduos foi maior nas áreas exploradas que nas áreas controle (tabela 3, Figura 5). Dentre as espécies estudadas, *G. glabra* foi a que apresentou as maiores taxas de crescimento e as três sapotáceas, *M. huberi*, *M. bidentata* e *P. anomala*, foram as que apresentaram menores taxas de crescimento (Figura 5).

G. glabra, *M. guianensis*, *P. hebetatum* e *Z. racemosa* apresentaram um elevado crescimento no talhão com exploração mais recente (2005) no primeiro ano amostrado, que se reduziu drasticamente no ano seguinte (Tabela 3, Figura 5).

Para *M. huberi* a luz se mostrou importante para o crescimento nos dois intervalos de tempo amostrados, e em todos os locais amostrados. Já para *M. guianensis* e *Z. racemosa*, tivemos uma interação significativa entre tratamento e luz, apenas no primeiro ano, em que o crescimento foi maior nos locais com maior abertura de dossel. Apenas *Gouppia glabra* não apresentou diferença entre os tratamentos, mas apresentou diferenças entre os anos, tendo crescido mais no primeiro ano amostrado que no segundo.

O solo não teve influência no crescimento de nenhuma das espécies estudadas (Tabela 3, Figura 5).

Tabela 3: Ancova de medidas repetidas para o efeito dos diferentes tratamentos (áreas de extração + controle), das covariáveis solo e luz e intervalo de tempo amostrado sobre as taxas de crescimento encontradas para as espécies estudadas. *N* representa o número de parcelas analisadas (unidade amostral) para cada espécie. O número de parcelas variou porque não encontramos indivíduos das espécies estudadas em todas as parcelas amostradas. Valores significativos de *p*: *<0,05, **<0,01, ***<0,001.

Fonte de variação	g.l.	<i>M.guianensis</i>	<i>M.huberi</i>	<i>P.anomala</i>	<i>P.hebetatum</i>	<i>G.glabra</i>	<i>Z.racemosa</i>
		n=126 <i>F</i>	n=69 <i>F</i>	n=36 <i>F</i>	n=93 <i>F</i>	n=49 <i>F</i>	n=73 <i>F</i>
Entre tratamentos							
Tratamento	3	4,217**	7,344***	3,648*	5,573***	1,161	5,980**
Luz	1	0,612	11,718***	0,539	0,000	2,461	0,111
Solo	1	0,024	1,564	0,577	0,505	1,225	0,072
Dentro de tratamento							
Tempo	1	12,281***	1,133	1,471	0,302	3,418*	0,073
Tempo*tratamento	3	3,066*	0,097	4,535*	3,108*	1,197	2,657*
Tempo*luz	1	9,023**	1,218	0,208	0,252	0,000	2,970*
Tempo*solo	1	3,015	0,227	1,030	0,011	1,851	0,000

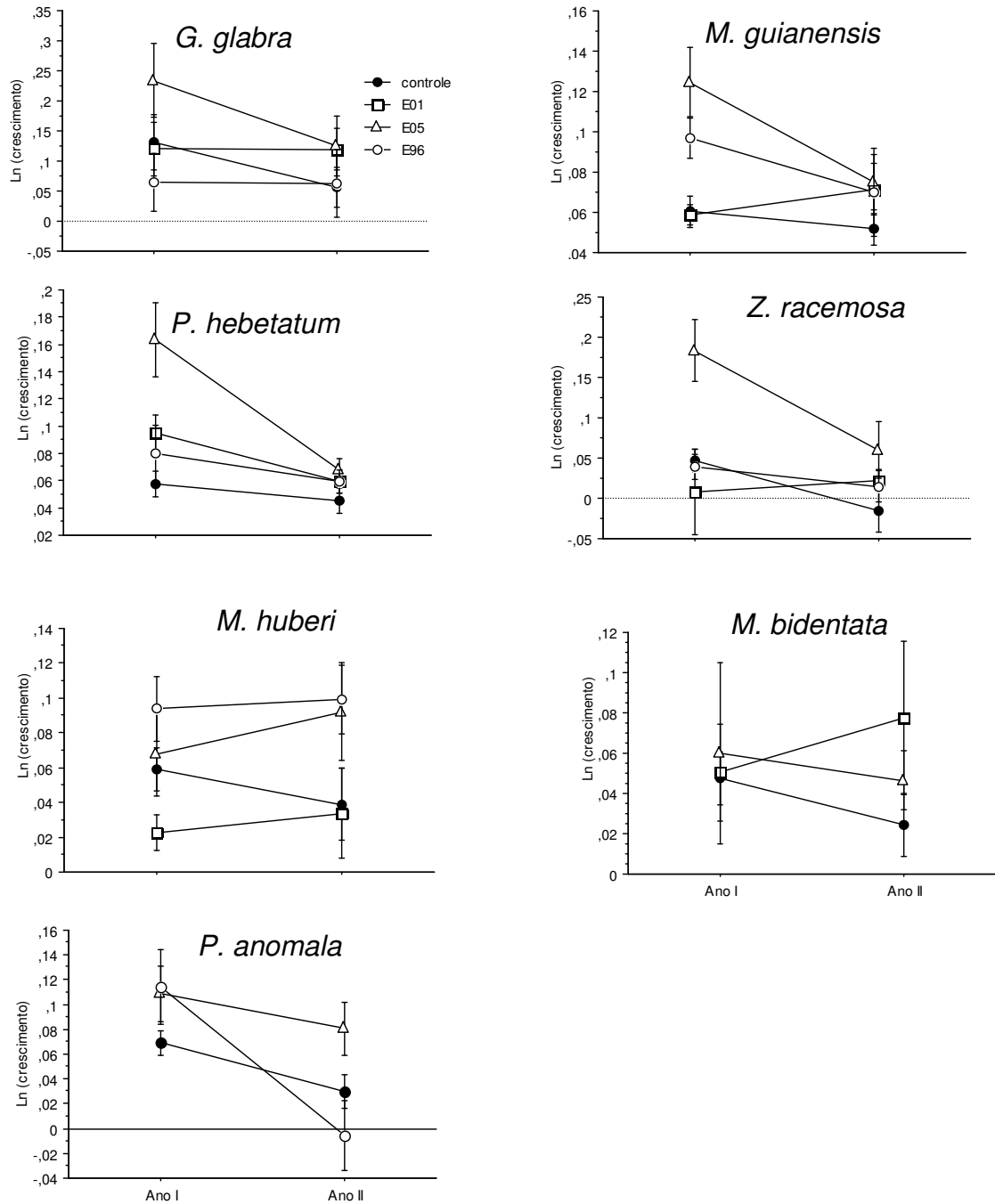


Figura 5: Média do crescimento relativo para os dois intervalos de tempo amostrados, para cada espécie, nas áreas estudadas. Barras em torno da média representam desvio padrão.

Mortalidade dos indivíduos jovens - As taxas de mortalidade, para todas as espécies, foram maiores nas áreas exploradas que nas áreas sem exploração (Tabela 4). No geral, as taxas de mortalidade tiveram pouca alteração com o tempo decorrido desde a exploração para a maioria das espécies (Tabela 4).

Tabela 4: Mortalidade de indivíduos jovens (10 a 100 cm de altura) em cada local estudado. N₀ = número de indivíduos amostrados em 2007, M = número de indivíduos mortos entre 2007 e 2009, m= taxa anual de mortalidade).

Espécie	Controle		1996		2002		2005	
	N ₀ (M)	m (%)	N ₀ (M)	m (%)	N ₀ (M)	m (%)	N ₀ (M)	m (%)
<i>G. glabra</i>	7(1)	7,4	22(5)	12,1	142 (57)	22,6	132 (79)	36,6
<i>M. bidentata</i>	42 (6)	7,4	2 (0)	0,0	22 (9)	23,1	42 (9)	11,4
<i>M. huberi</i>	99 (4)	0	62 (12)	10,2	61 (8)	6,8	55 (11)	10,6
<i>M. guianensis</i>	480 (72)	7,8	274 (90)	18,1	626 (195)	17,0	396 (91)	12,2
<i>P. hebetatum</i>	795 (141)	9,3	186 (56)	16,4	598 (124)	11,0	389(101)	14,0
<i>P. anomala</i>	520 (60)	5,9	263 (100)	21,3	16(5)	17,1	105 (19)	9,5
<i>Z. racemosa</i>	357(7)	1,0	185 (25)	7,0	108 (16)	7,7	111 (12)	5,6

DISCUSSÃO

Estrutura do dossel - Apesar das diferenças na intensidade luminosa encontradas em nosso trabalho, as aberturas de dossel em geral foram bem pequenas, e apenas as maiores aberturas de dossel, encontradas no talhão de exploração mais recente (2005), foram suficientes para gerar um incremento nas taxas de crescimento de jovens de espécies arbóreas (e, ainda assim, nem em todos os anos amostrados, ver discussão abaixo). Sendo assim, verificamos que é preciso existir uma abertura "suficiente" no dossel, que aumente a luminosidade a um nível mínimo para causar algum efeito no crescimento de indivíduos pequenos de espécies arbóreas, conforme também já foi verificado para indivíduos adultos (Primack *et al.* 1985, Silva *et al.* 1995, Toledo *et al.* 2010).

Solos - A área explorada mais recentemente (2005) não apresentou diferenças em relação às áreas controle quanto à composição e quantidade de nutrientes do solo. Encontramos, no entanto, maior fertilidade nas áreas que já têm 12 anos de regeneração, comparadas às áreas controle. Outros trabalhos têm apresentado resultado similar

(Olander *et al.* 2005, Negrete-Yankelevich *et al.* 2007), confirmando que a exploração deve aumentar a fertilidade do solo, mas também, que deve existir um tempo mínimo para que se possa perceber aumento de tais nutrientes. A decomposição dos restos das árvores cortadas, e das que foram mortas no processo de extração, mas não foram aproveitadas, provavelmente aumentaram a fertilidade do solo, influenciando principalmente o aporte de cátions (Finer *et al.* 2003) e talvez a quantidade de fósforo.

Abundância de indivíduos – A abundância de indivíduos das espécies arbóreas deve variar espacialmente, com a disponibilidade de luz e propriedades do solo (Silvertown 2004). Em nosso estudo encontramos uma relação das variáveis abióticas com a abundância dos indivíduos das espécies estudadas e verificamos a formação de dois grupos: um mais relacionado à fertilidade do solo e outro ao pH do solo e à luz. A influência do solo na distribuição das espécies em nosso estudo é interessante, já que avaliamos ambientes bem parecidos entre si (floresta de terra firme em áreas de platô). Normalmente, os estudos que verificaram a relação entre solo e ocorrência de espécies arbóreas trabalharam com indivíduos grandes (maiores que 4cm de DAP) e em ambientes bem diferentes, com amplos gradientes ambientais (Clark *et al.* 1998, Russo *et al.* 2005, John *et al.* 2007). Apesar das diferenças significativas encontradas nas variáveis abióticas em função da exploração madeireira, a fertilidade nas áreas exploradas mais antigas foi somente cerca de 25-30% maior que nos controles (ver figura 2 e Apêndice 1, tabela A2). Ainda assim, parece existir um “filtro ambiental”, o que nos indica que as espécies respondem a pequenas variações ambientais. A influência do solo e luz na distribuição das espécies estudadas deve ser pequena, visto a pequena explicação da variância encontradas nas RDAs. Essa reduzida influência é esperada (John *et al.* 2007), já que inúmeros fatores podem determinar a distribuição das espécies em uma floresta, e estudamos apenas uma parte deles.

O maior número de indivíduos de *Goupia glabra* encontrados nas áreas exploradas em comparação com as áreas sem exploração deve ser resultante de maior recrutamento dessa espécie nas áreas alteradas. *Goupia glabra* tem sido associada com ambientes alterados (Vizcarra 2005), especialmente com clareiras grandes, ou seja, com características similares às encontradas nas áreas de exploração. Apesar do maior número de indivíduos registrado nas áreas de exploração mais recente nos indicar que essa

espécie pode estar inicialmente se beneficiando da exploração, encontramos mortalidade de indivíduos jovens maior também nessa área. Considerando também que o número de indivíduos pequenos diminui bastante na área explorada mais antiga, em comparação com a mais recente, podemos inferir que uma possível vantagem dessa espécie nas áreas exploradas é reduzida com o passar do tempo da exploração e recomposição do dossel. Assim, as áreas exploradas, que poderiam ser habitats propícios à regeneração de espécies pioneiras, como *G. glabra*, aparentemente, com o passar do tempo e recuperação do dossel tornam-se locais desfavoráveis para a regeneração desta espécie.

Dois fatores podem ser importantes para gerar menor número de indivíduos nas áreas exploradas em comparação com as áreas controle: as maiores taxas de mortalidade encontradas nas áreas exploradas e a retirada de indivíduos adultos, que deve reduzir o recrutamento. Schulze (2003) ao estudar os efeitos da extração seletiva de *M. guianensis* e *M. huberi* no Pará, verificou também efeito negativo da extração na regeneração das populações estudadas, indicando que tais espécies são sensíveis à exploração madeireira, e alteração do habitat, independente da área estudada. Ao contrário de nossas previsões, encontramos redução na abundância da espécie não comercial *Pouteria anomala* nas áreas exploradas. Assim, temos que os efeitos da exploração na regeneração se estendem também às espécies não exploradas (ou pelo menos para parte delas), provavelmente em função da maior mortalidade dos jovens, já que essas espécies não tem seus adultos retirados.

Crescimento - Algumas espécies apresentaram taxas maiores de crescimento apenas no talhão de exploração mais recente. Sendo assim, podemos considerar que após cinco anos de exploração, as taxas de crescimento caíram a níveis próximos ao encontrado no controle. Um período de cerca de cinco anos de crescimento maior resultante do efeito de exploração seletiva, tem sido relatado também em outros locais, para indivíduos maiores que 10 cm de DAP (Primack *et al.* 1985, Silva *et al.* 1995, Toledo *et al.* 2010) e deve estar relacionado à maior abertura de dossel nas áreas de exploração mais recente (Toledo *et al.* 2010). Assim, aparentemente a abertura de dossel está condicionando o crescimento de indivíduos pequenos e grandes do mesmo modo, ainda que estes estejam em estratos diferentes.

Quantidades de variáveis como fósforo, nitrogênio e cátions, consideradas importantes para o crescimento de espécies arbóreas (Tanner *et al.* 1992, Tanner *et al.* 1998), foram maiores nas áreas com exploração mais antiga. No entanto, tal aumento não interferiu em nada no crescimento dos indivíduos jovens, o que concorda com outros estudos realizados em diversas florestas tropicais, com indivíduos de diversos tamanhos (Ashton & Hall 1992, Clark *et al.* 1998, Toledo *et al.* 2010). Desse modo, confirmamos o proposto por Chapin III (1980) de que nutrientes não são recurso limitante ao crescimento de espécies comuns em solos pobres, como os da Amazônia. Portanto, pequenos aumentos na fertilidade de tais tipos de solo, resultante da exploração madeireira ou outras formas de manejo, não devem apresentar efeito no crescimento de indivíduos arbóreos.

Em um estudo na Bolívia, Toledo *et al.* (2010) também não encontraram efeito do solo no crescimento das espécies arbóreas, mesmo considerando grande amplitude geográfica e solos diversos. Os autores consideram que a ausência de efeito do solo esteve relacionada ao fato das florestas estudadas serem estacionais, onde então, a água teria um efeito muito forte no crescimento, que poderia mascarar o efeito do solo. Nosso trabalho foi realizado na Amazônia Central, em uma floresta com sazonalidade bem menos marcada que a encontrada na Bolívia, mas ainda assim, também não encontramos efeito do solo. Temos, deste modo, indícios de que nutrientes do solo não são limitantes ao crescimento em espécies arbóreas tropicais, independente do tipo de floresta e tamanho dos indivíduos (Ganade & Brown 2002).

A pluviosidade foi bastante distinta entre os anos estudados, sendo em quantidade elevada no período correspondente a jul2007/jun2008 (2600 mm), e bem menor em jun2008/jul2009 (1886 mm). Acreditamos que as diferenças verificadas entre o crescimento do primeiro e do segundo intervalo de tempo amostrados devem ser consequência dessa variação na pluviosidade. Em nosso estudo encontramos menor crescimento no segundo ano amostrado (ou seja, o de menor pluviosidade), sugerindo que as espécies estudadas têm o crescimento limitado pela disponibilidade de água. Segundo Poorter (2005) e Lambers *et al.* (2006) o menor crescimento com menor pluviosidade pode ocorrer, já que em épocas muito secas os estômatos ficam fechados por mais tempo, o que afeta negativamente o balanço de carbono da planta, em função de redução na

fotossíntese e aumento da respiração. Paine *et al.* (2009) confirmaram, através de um estudo experimental, a importância da irrigação no crescimento de indivíduos jovens de espécies arbóreas na Amazônia peruana. Menor crescimento em anos mais secos também foi encontrado para indivíduos arbóreos adultos na Amazônia (Phillips *et al.* 2009, Toledo *et al.* 2010) e assim, aparentemente, a relação entre crescimento e pluviosidade parece similar entre jovens e adultos de indivíduos arbóreos na Amazônia.

Para a maioria das espécies, o crescimento foi maior apenas nas áreas de exploração mais recente, que também apresentou maior luminosidade que as demais. Isso nos indica que a luz também é um fator importante, mas somente em um ano de chuva abundante, sendo, portanto, uma relação mais complexa que a encontrada por Clark & Clark (1992). Apesar dos trabalhos já realizados enfocando a relação entre as variáveis abióticas e o crescimento de jovens e adultos (Clark & Clark 1992, Condit *et al.* 1995; Williamson *et al.* 2000; Nath *et al.* 2006; Clark *et al.* 2010, Toledo *et al.* 2010), poucos estudos avaliaram concomitantemente os diversos fatores abióticos que podem ter influência no crescimento. Tal conhecimento se torna muito importante para analisarmos o comportamento da floresta mediante alterações nos fatores abióticos, principalmente se considerarmos que eventos extremos, tanto de seca quanto de chuva, devem se tornar mais frequentes segundo previsão dos modelos climáticos (Timmerman *et al.* 1999).

Mortalidade - As taxas de mortalidade das áreas exploradas continuaram mais altas que as encontradas nas áreas controle mesmo após 12 anos de regeneração, o que pode levar a uma redução no número de indivíduos encontrados nas áreas exploradas, conforme verificado em nosso estudo. A relação entre mortalidade de jovens e incidência luminosa parece variar, com algumas espécies diminuindo e outras aumentando a mortalidade com o aumento da luz (Clark & Clark 1992, Aiba & Nakashizuka 2007, Martínez-Ramos *et al.* 2009, Paine *et al.* 2009). Em nosso estudo encontramos maior mortalidade nas áreas exploradas e, portanto, com mais luz. A maior incidência de luz deve deixar os ambientes mais secos, aumentando a mortalidade de jovens (conforme sugerido por Martínez-Ramos *et al.* 2009). Outros fatores, como maior incidência de quedas de galhos e folhas nas áreas exploradas, além da competição com pioneiras (conforme sugerido por Schulze 2003), também podem aumentar a mortalidade de indivíduos arbóreos pequenos nas áreas exploradas.

Considerações finais - Existe a suposição de que nas áreas de extração madeireira haveria um aumento na fertilidade do solo, que levaria a um maior crescimento por parte dos jovens das espécies arbóreas, acelerando o processo de regeneração. Encontramos solos mais férteis nas áreas exploradas, mas para nenhuma das espécies estudadas encontramos efeito da fertilidade do solo no crescimento dos indivíduos. Por outro lado, a luz influenciou o crescimento. No entanto, esse efeito se mantém somente para os primeiros quatro anos após a extração seletiva de madeira e ainda assim, nem para todos os anos amostrados. Já os efeitos da exploração no aumento da mortalidade permanecem por muitos anos após a retirada das árvores. Desse modo, nossos resultados apontam que as alterações resultantes da exploração madeireira não devem acelerar a regeneração, conforme sugerido. Além disso, nossos resultados indicam que as alterações ambientais resultantes da exploração de madeira afetam a regeneração não só das espécies exploradas como também das não exploradas. Mais do que isso, as diferentes respostas verificadas entre espécies, parecem não estar relacionadas com o fato de serem ou não exploradas. Sendo assim os próximos estudos devem considerar isso e os planos de manejo precisam atentar para o restante da comunidade.

Agradecimentos:

Agradecemos à pesquisadora Tânia Pimentel (INPA) pela análise de solos e ao Dr. Henrique Nascimento pelos valiosos comentários sobre o trabalho.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

AIBA M & NAKASHIZUKA T. 2007. Variation in juvenile survival and related physiological traits among dipterocarp species co-existing in a Bornean forest. *Journal of Vegetation Science* 18: 379-388.

ASHTON PS & HALL P. 1992. Comparisons of structure among mixed dipterocarp forests of north-western Borneo. *Journal of Ecology* 80: 459-481.

ASNER GP, KELLER M & SILVA JNM. 2004. Spatial and temporal dynamics of forest gaps following selective logging in the eastern Amazon. *Global Change Biology* 10: 765-783.

BAKER TR, SWAINE MD & BURSLEM DFRP. 2003. Variation in tropical forest growth rates: combined effects of functional group composition and resource availability. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 6: 21–36.

BANDEIRA R, VERISSIMO A, COSLOVSKY S, PEREIRA J & QUINTELLA R. 2010. Potencial econômico das florestas da calha norte: madeira e castanha-do-brasil. Relatório técnico IMAZON. Belém, BR.

BARALOTTO C, MORNEAU F, BONAL D & BLANC L. 2007. Seasonal water stress tolerance and habitat associations within four neotropical tree genera. *Ecology* 88: 478-489.

BISCHOFF W, NEWBERY DM, LINGENFELDER M, SCHNAECKEL RG, PETOL H, MADANI L & RIDSDALE C. 2005. Secondary succession and dipterocarp recruitment in Bornean rain forest after logging. *Forest Ecology and Management* 218: 174-192.

CANHAM DC, DENSLOW JL, PLATT WJ, RUNKLE JR, SPIES TA. & WHITE PS. 1990. Light regimes beneath closed canopies and tree-fall gaps in temperate and tropical forests. *Canadian Forest Research* 20: 620-631.

CHAPIN III FS. 1980. The mineral nutrition of wild plants. *American Review of Ecology and Systematics* 11: 233-260.

CHAPMAN CA & CHAPMAN LJ. 2004. Unfavorable successional pathways and the conservation value of logged tropical forest. *Biodiversity and Conservation* 13: 2089-2115.

CLARK DB & CLARK DA. 1992. Life history diversity of canopy and emergent trees in a neotropical rain forest. *Ecological Monographs* 62: 315-344.

CLARK DB & CLARK DA. 1996. Abundance, growth and mortality of very large trees in neotropical lowland rainforest. *Forest Ecology and Management* 80: 235-244.

CLARK DA & CLARK DB. 1999. Assessing the growth of tropical rain forest trees: issues for forest modeling and management. *Ecological Applications* 9: 981-997.

CLARK DB, CLARK DA & READ JM. 1998. Edaphic variation and the mesoscale distribution of tree species in Neotropical rain forest. *Journal of Ecology* 86: 101-112.

CLARK DB, CLARK DA & OBERBAUER SF. 2010. Annual wood production in a tropical rain forest in NE Costa Rica linked to climatic variation but not to increasing CO₂. *Global Change Biology* 16: 747-759.

CONDIT R, HUBBELL SP & FOSTER RB. 1995. Mortality-rates of 205 neotropical tree and shrub species and the impact of a severe drought. *Ecological Monographs* 65: 419-439.

DEKKER M & DE GRAAF NR. 2003. Pioneer and climax regeneration following selective logging with silviculture in Suriname. *Forest Ecology and Management* 172: 123-135.

DENSLOW JS. 1980. Gap partitioning among tropical rainforest trees. *Biotropica* 12: 47-51.

DENSLOW JS. 1987. Tropical rainforest gaps and tree species diversity. *Annual Review of Ecology and Systematic* 18: 431-451.

DENSLOW JS, ELLISON AM & SANFORD RE. 1998. Treefall gap size effects on above and below ground processes in a tropical wet forest. *Journal of Ecology* 86: 597-609.

DIRZO R, HORVITZ CC, QUEVEDO H & LÓPEZ MA. 1992. The effects of gap size and age on the understory herb community of a tropical Mexican rain forest. *Journal of Ecology* 80: 809-822.

FINÉR L, MANNERKOSKI H, PIIRAINEN S, STARR M. 2003. Carbon and nitrogen pools in an old growth Norway spruce mixed forest in eastern Finland and changes associated with clear-cutting. *Forest Ecology and Management* 174: 51-63.

FRAZER GW, CANHAM CD & LERTZMAN KP. 1999. Gap Light Analyzer (GLA), VERSION 2.0. Imaging software 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, Millbrook, New York.

FONSECA MG. 2007. Ecologia populacional de três espécies madeireiras na Amazônia Oriental: implicações para o manejo. Tese de Doutorado, UNICAMP, Campinas.

GANADE G & BROWN V K. 2002. Succession in old pastures of central Amazonia: role of soil fertility and plant litter. *Ecology* 83: 743-754.

GILBERT IR, JARVIS PG & SMAITH H. 2001. Proximity signal and shade avoidance differences between early and late successional trees. *Nature* 411: 792-795.

HORVITZ CC & SCHEMSKE D. 1994. Effects of dispersers, gaps, and predators on dormancy and seedling emergence in a tropical herb. *Ecology* 75: 1949-1958.

KAMMESHEIDT L. 1998. Stand structure and spatial pattern of commercial species in logged and unlogged Venezuelan forest. *Forest Ecology and Management* 109: 163-174.

KOBE RK, PACALA SW, SILANDER JA. & CANHAM CD. 1995. Juvenile tree survivorship as a component of shade tolerance. *Ecological Applications* 5: 517-532.

LAMBERS H, CHAPIN III FS & PONS TL. 2006. *Plant Physiological Ecology*. Springer, New York.

LEGENDRE P & LEGENDRE L. 1998. *Numerical ecology*. Elsevier Science B.V. Amsterdam.

JOHN R, DALLING J, HARMS K *et al.* 2007. Soil nutrients influence spatial distributions of tropical tree species. *Proceedings of National Academy of Science* 104: 864-869.

MARTÍNEZ-RAMOS M, ALVAREZ-BUYLLA ER, SARUKHÁN J & PIÑERO D. 1988. Treefall age determination and gap dynamics in a tropical forest. *Journal of Ecology* 76: 700-716.

MARTÍNEZ-RAMOS M, ANTEN NPR & ACKERLY DD. 2009. Defoliation and ENSO effects on vital rates of an understorey tropical rain forest palm. *Journal of Ecology* 97: 1050-1061.

NATH DC, DATTARAJA HS, SURESH HS, JOSHI NV & SUKUMAR R. 2006. Patterns of tree growth in relation to environmental variability in the tropical dry deciduous forest at Mudumalai, southern India. *Journal of Biosciences* 31: 651-669.

NEGRETE-YANKELEVICH S, FRAGOSO C, NEWTON A & WILLIAM HEAL O. 2007. Successional changes in soil, litter and macroinvertebrate parameters following selective logging in a Mexican Cloud Forest. *Applied Soil Ecology* 35: 340-355.

NICOTRA AB, CHAZDON RL & IRIARTE SVB. 1999. Spatial heterogeneity of light and wood seedling regeneration in tropical wet forests. *Ecology* 80: 1908-1926.

NORGHAUER JM, MALCOLM JM & ZIMMERMAN BL. 2008. Canopy cover mediates interactions between a specialist caterpillar and seedlings of a neotropical tree. *Journal of Ecology* 96: 103-113.

OLSSON BA, BENGTTSSON J & LUNDKVIST H. 1996. Effect of different forest harvest intensities on the pools of exchangeable cations in coniferous forest soils. *Forest Ecology Management* 84: 135-147.

OLSSON BA, STAAF H, LUNDKVIST H, BENGTSSON J & ROSEN K. 1996. Carbon and nitrogen in coniferous forests soils after clearfelling and harvests of different intensity. *Forest Ecology and Management* 82: 19-32.

OLANDER LP, BUSTAMANTE MM, ASNER GP, TELLES E, PRADO Z & CAMARGO PB. 2005. Surface Soil Changes Following Selective Logging in an Eastern Amazon Forest. *Earth Interactions* 9: no. 4.

PACALA SW, CANHAM CD, SAPONARA J, SILANDER J, KOBE RK & RIBBENS E. 1996. Forest models defined by field measurements: estimation, error analysis and dynamics. *Ecological Monographs* 66: 1-43.

PAINE TCE, KYLE HE & RAMOS J. 2009. Supplemental irrigation increases seedling performance and diversity in a tropical forest *Journal of Tropical Ecology* 25: 171-180.

PINARD MA, BARKER ME & TAY J. 2000. Soil disturbs and post-logging recovery on bulldozer plants in Sabah, Malaysia. *Forest Ecology and Management* 130: 213-225.

PINARD MA. 2005. Changes in plant communities associated with timber management in natural forest in the moist forest tropics. Pages 530–551 in Burslem DFRP, Pinard MA & Hartley SE, editors. *Biotic interactions in the tropics: their role in the maintenance of species diversity*. Cambridge University

PHILLIPS OL, BAKER TR, ARROYO L, HIGUCHI N, *et al.* 2004. Pattern and process in Amazon tree turnover 1976–2001. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B* 359: 381-407.

PHILLIPS OL, ARAGÃO LEOC, LEWIS SL, *et al.* 2009. Drought Sensitivity of the Amazon Rainforest. *Science* 323: 1344-1347.

POORTER L, BONGERS F, VAN ROMPAEY RSAR & KLERK M. 1996. Regeneration of canopy tree species at five sites in West African moist forest. *Forest Ecology and Management* 84: 61-69.

POORTER L. 2005. Resource capture and use by tropical forest tree seedlings and their consequences for competition. Pages 35–64 in Burslem DFRP, Pinard MA & Hartley SE, editors. *Biotic interactions in the tropics: their role in the maintenance of species diversity*. Cambridge University.

POORTER L, BONGERS F, STERCK FJ & WOLL H. 2005. Beyond the regeneration phase: differentiation of height-light trajectories among tropical tree species. *Journal of Ecology* 93:256-267.

PRIMACK RB, ASHTON P, CHAI PS & LEE HS. 1985. Growth rates and population structure of Moraceae trees in Sarawak, East Malaysia. *Ecology* 66: 577-588.

RANGEL TF, DINIZ-FILHO JAF & BINI LM .2010. SAM: A comprehensive application for Spatial Analysis in Macroecology. *Ecography* 33: 1-5.

RUSSO SE, DAVIES SJ, KING DA & TAN S. 2005. Soil-related performance variation and distributions of tree species in a Bornean rain forest. *Journal of Ecology* 93: 879-889.

SCHULZE MD. 2003. Ecology and behaviour of nine timber tree species in Pará, Brasil; links between species life history and forest management and conservation. PhD Thesis. The Pennsylvania State University.

SILVA JNM, DE CARVALHO JOP, LOPES JCA, ALMEIRA BF, COSTA DHM, OLIVEIRA LC, VANCLAY JK & SKOVSGAARD JP. 1995. Growth and yield of a tropical rain forest in the Brazilian Amazon 13 years after logging. *Forest Ecology and Management* 71: 267-274.

SILVERTOWN J. 2004 Plant coexistence and the niche. *Trends in Ecology and Evolution* 19: 607-611.

SHEPHERD GJ. 2009. FITOPAC 2: Manual do Usuário. Departamento de Botânica/UNICAMP, Campinas.

SYSTAT. 2007. Systat12: Statistics I and II. SPSS, Chicago, Illinois, USA.

TIMMERMAN A, OBERHUBER J, BACHER A, ESCH M, LATIF M & ROECKNER E. 1999. Increased El Nino frequency in a climate model forced by future greenhouse warming. *Nature* 398: 694-696.

TANNER EVJ, KAPOS V & FRANCO W. 1992. Nitrogen and phosphorus fertilization effects on Venezuelan montane forest trunk growth and litterfall. *Ecology* 73: 78-86.

TANNER EVJ, VITOUSEK PM & CUEVAS E. 1998. Experimental investigation of nutrient limitation of forest growth on wet tropical mountains. *Ecology* 79: 10-22.

TOLEDO M, POORTER L, PENÃ-CLAROS M *et al.* 2010. Climate is a stronger driver of tree and forest growth rates than soil and disturbance. *Journal of Ecology* 99: 254-264.

VIEIRA S, BARBOSA DE CAMARGO P, SELHORST D, DA SILVA R, HUTYRA L, CHAMBERS JQ, BROWN IF, HIGUCHI N *et al.* 2004. Forest structure and carbon dynamics in Amazonian tropical rain forests. *Oecologia* 140: 468-479.

VIEIRA S, TRUMBORE S, CAMARGO PB, SELHORST D, CHAMBERS JQ, HIGUCHI N & MARTINELLI LA. 2005. Slow growth rates of Amazonian trees: Consequences for carbon cycling. PNAS 102: 18502-18507.

VIZCARRA T. 2005. Estratégias reprodutivas de espécies pioneiras na Amazônia Central: Fenologia e sucesso no estabelecimento de plantas. Dissertação de Mestrado. Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, Manaus, Am.

WILLIAMSON GB, LAURANCE WF, OLIVEIRA AA, DELAMONICA P, GASCON C, LOVEJOY TE & POHL L. 2000. Amazonian tree mortality during the 1997 El Nino drought. Conservation Biology 14: 1538-1542.

ZAR J. 1999. Biostatistical analysis. 4th ed. Prentice Hall, New Jersey.

ZARIN D, ALAVALAPATI JRR, PUTZ J & SCHMINK (ORG.). 2005. As florestas produtivas nos neotrópicos: conservação por meio do manejo sustentável? Editora Peirópolis, São Paulo-SP.

ZARIN DJ, SCHULZE M, VIDAL E & LENTINI M. 2007. Beyond Reaping the First Harvest: Management Objectives for Timber Production in the Brazilian Amazon. Conservation Biology 21: 916-925.

CAPÍTULO I
APÊNDICE 1

Tabela A1: Ancova de medidas repetidas para o efeito dos diferentes tratamentos (áreas de extração + controle), das covariáveis solo e luz e intervalo de tempo amostrado sobre as taxas de crescimento encontradas para *M. bidentata*. *N* representa o número de parcelas analisadas (unidade amostral). Valores significativos de *p*: *<0,05, **<0,01, ***<0,001. Verificar a interação significativa entre tratamento e luz e entre tratamento e solo.

Fonte de variação	<i>M. bidentata</i> n=38	
	g.l.	<i>F</i>
Entre tratamentos		
Tratamento	2	1,852
Luz	1	1,179
Solo	1	0,260
Tratamento*Luz	2	4,404**
Tratamento*Solo	2	4,871**
Erro	34	1,852
Dentro de tratamento		
Tempo	1	2,271
Tempo*tratamento	2	1,869
Tempo*luz	1	1,218
Tempo*solo	1	0,259
Tempo*tratamento*solo	2	4,408**
Tempo*tratamento*luz	2	5,017**
Erro	34	5,634

Tabela A2: Médias e desvio padrão das variáveis do solo encontradas nas parcelas dos tratamentos estudados. Valores de M.O. (matéria orgânica), N e C em g/kg. Valores de Ca, Mg, K, P, Zn, Mn e bases trocáveis em mg/kg. Areia, argila e luz em porcentagem.

	controle		2005		2002		1996	
	média	dp	média	dp	média	dp	média	dp
pH	3,87	0,11	3,89	0,20	3,80	0,13	3,75	0,15
M.O.	66,92	12,70	62,78	16,42	64,28	16,94	55,99	15,31
N	2,05	0,30	1,94	0,50	2,06	0,92	1,81	0,47
C	38,82	7,36	36,41	9,52	37,28	9,83	32,47	8,88
Ca	15,03	4,87	26,03	7,24	22,28	13,20	14,88	8,70
Mg	11,68	3,00	12,43	7,07	15,08	5,72	15,42	8,61
K	31,72	4,75	28,90	5,72	40,15	9,54	39,33	10,02
P	3,08	0,86	2,80	0,77	3,02	1,47	4,44	1,34
Fe	179,83	29,66	168,63	39,93	172,53	33,98	161,19	54,32
Zn	0,90	0,31	0,62	0,35	0,68	0,31	0,71	0,20
Mn	0,41	0,53	0,73	0,73	1,06	0,94	0,76	0,92
Argila	81,72	5,92	73,59	20,90	83,74	4,82	61,18	23,48
Areia	10,02	4,13	18,07	21,40	7,42	0,94	29,92	24,55

CAPÍTULO II

Impacto da extração madeireira em populações de algumas espécies arbóreas comerciais e não comerciais na Amazônia Central

RESUMO - A extração seletiva de madeira é uma das principais atividades econômicas da Amazônia e recentemente o manejo florestal de baixo impacto tem sido considerado uma importante ferramenta para auxiliar na redução do desmatamento e conservação desse bioma. Nesse trabalho avaliamos os efeitos da extração seletiva de madeira de impacto reduzido na dinâmica das populações de cinco espécies arbóreas comerciais e duas não-comerciais na Amazônia Central, com a finalidade de avaliar os efeitos da extração madeireira em espécies que são e que não são manejadas. Para isso instalamos parcelas permanentes nas quais marcamos todos os indivíduos das espécies estudadas e medimos a altura (de indivíduos < 1cm de diâmetro) e o diâmetro (dos indivíduos acima de 30 cm de altura) em 2007, 2008 e 2009. As parcelas foram instaladas em áreas sem exploração (controle) e áreas anteriormente exploradas em diferentes anos (1996, 2002 e 2005) e, portanto, com diferentes períodos decorridos desde a extração. Avaliamos as taxas vitais e a dinâmica das populações estudadas através de IPM (Modelo de Projeção Integral). Realizamos simulações com diversos parâmetros de corte dos principais planos de manejo de baixo impacto propostos para a Amazônia (segundo FSC e CONAMA). Os diferentes planos de manejo analisados apresentaram resultados similares em relação ao impacto da extração nas populações das espécies comerciais e não comerciais estudadas. Para todas as espécies encontramos efeito negativo da exploração, com menores λ s encontrados nas áreas exploradas em comparação às controle. Encontramos estrutura estável de tamanho e valor reprodutivo diferentes nas áreas com e sem exploração, com redução de indivíduos jovens nas áreas exploradas em comparação às não exploradas para a maioria das espécies. Uma diminuição no valor reprodutivo dos adultos de maior tamanho foi verificada nas áreas exploradas, indicando menor contribuição desses nas taxas crescimento populacional. Assim, com os ciclos de corte e intensidades atuais propostas pelos planos de manejo da Amazônia não é possível manter as populações das espécies estudadas por mais que três ou quatro ciclos de corte. Os resultados sugerem que o efeito negativo da extração ocorre em espécies com diferentes atributos de vida, e com espécies exploradas e não exploradas. Isso nos indica que a dinâmica da floresta deve mudar em áreas de extração seletiva de madeira, ocasionando alterações na estrutura e composição da floresta. É preciso, portanto, avaliar com cuidado o potencial de áreas com essa atividade como possível ferramenta para auxiliar a conservação na Amazônia.

PALAVRAS CHAVE: Modelo de Projeção Integral, extração seletiva de baixo impacto, demografia, regeneração, Amazônia Central.

INTRODUÇÃO

Manejo florestal de impacto reduzido (MFIR) tem sido bastante discutido nas últimas duas décadas como uma estratégia chave para conter a crescente destruição de florestas tropicais (Frumhoff 1995, Putz *et al.* 2001, Zarin *et al.* 2005, Veríssimo & Barreto 2005, Azevedo & Tocantins 2006, Imai *et al.* 2009, Bandeira *et al.* 2010). Recentemente, no entanto, alguns trabalhos têm questionado a sustentabilidade dos ciclos de corte utilizados em planos de manejo para extração de espécies arbóreas em florestas nativas (Keller *et al.* 2004, Gardinger *et al.* 2006, Zarin *et al.* 2007). Alguns autores argumentam que não há garantia nenhuma de que os volumes explorados serão restaurados ao longo do tempo do ciclo de corte, ou que outros valores da floresta, como estrutura, diversidade e processos ecológicos serão mantidos (Putz & Viana 1995; Fredericksen *et al.* 2003, Phillips *et al.* 2004, Gardinger *et al.* 2006).

Tais questionamentos ocorrem porque apesar de MFIR resultar em menor impacto à estrutura da floresta que métodos convencionais (Johns *et al.* 1996, Sist *et al.* 2003, Asner *et al.* 2004, Putz *et al.* 2008), as alterações causadas pela extração seletiva de madeira podem ser percebidas no nível do dossel e do solo, proporcionando diversas mudanças no ambiente, como aumento na abertura do dossel, compactação e erosão do solo. Essas alterações podem ter conseqüências para a sucessão e dinâmica das espécies (Whitman *et al.* 1997, Fredericksen & Mostacedo 2000, Schulze 2003), algumas vezes apresentando efeitos positivos, como aumento do crescimento e redução da mortalidade (Primack & Lee 1991, Panfil & Gullison 1998, Fredericksen *et al.* 1999, Saenz & Guariguata 2001) e outras vezes com efeitos inversos (Whitman *et al.* 1997, Schulze 2003, Chapman & Chapman 2004). Tais efeitos, positivos ou negativos nas taxas vitais, também devem gerar alterações na estrutura de tamanho das populações. Em geral, espécies dependentes de luz para o recrutamento e com elevadas taxas de crescimento devem ser favorecidas pelas alterações resultantes da exploração de madeira (Silva *et al.* 1995, Fredericksen & Mostacedo 2000), em detrimento de espécies sucessionais tardias (Gardinger *et al.* 2006).

Ainda, diversos resultados tem sido encontrados em relação a viabilidade das explorações sob ciclos de 30 anos (tempo padrão adotado para ciclos de corte em áreas de manejo na Amazônia). Para algumas espécies esse período parece pertinente (Fonseca

2007), enquanto que, para outras, são necessários períodos mais longos (entre 60 e 100 anos) para que o volume de madeira retorne aos estoques iniciais (Huth & Ditzer 2001, Gardinger *et al.* 2006, Fonseca 2007).

Muito da incerteza sobre o que é necessário para se atingir objetivos de sustentabilidade com manejo florestal, especialmente na Amazônia, está na ausência de conhecimento da dinâmica populacional de espécies arbóreas amazônicas e suas respostas aos métodos de exploração de impacto reduzido (Martini *et al.* 1994, Putz & Viana 1995, Grogan & Galvão 2006). Menos ainda se sabe sobre dinâmica de espécies não comerciais em áreas de extração madeireira, já que até o momento, os trabalhos realizados sempre enfocaram espécies de importância econômica (Primack *et al.* 1985, Schulze 2003, Fonseca 2007). Espera-se que em função da alteração física causada pela retirada e arraste de árvores, alterações também sejam encontradas na dinâmica das espécies não extraídas, ainda que em menor grau, já que essas não têm adultos retirados da população. Tal conhecimento torna-se bastante relevante na medida em que MFIR tem sido sugerido como uma estratégia para a conservação, por permitir a manutenção da biodiversidade (Veríssimo & Barreto 2005, Azevedo & Tocantins 2006, Imai *et al.* 2009).

É provável que ocorra um aumento das áreas sob manejo florestal de impacto reduzido para pelo menos 5,5 milhões de hectares em florestas na Amazônia (Veríssimo *et al.* 2002, Veríssimo & Barreto 2005), em função da existência de grandes extensões de terras devolutas na região, e da implementação da Lei de Gestão de Florestas (Veríssimo *et al.* 2002) aprovada em 2006 para regulamentar áreas públicas e privadas de exploração madeireira. Sendo assim, devem ser considerados de grande importância os estudos que forneçam subsídios e conhecimento para que a extração de madeira ocorra de modo a apresentar o menor impacto possível à estrutura e dinâmica da floresta. Ainda, existem diferentes planos de manejo propostos visando a sustentabilidade da extração seletiva de madeira, que variam em relação ao diâmetro mínimo de corte, quantidade máxima de indivíduos explorados permitidos por espécie e duração dos ciclos de corte. Na Amazônia, os principais planos de manejo são os propostos pelo governo federal (Resolução Conama 406/2009) e pela certificadora Forest Stewardship Council (FSC). Apesar das variações nos parâmetros de corte previstas nesses modelos, ainda não se

verificou a ocorrência de diferenças na eficiência de ambos em relação à sustentabilidade de seus respectivos sistemas de corte.

Em função das inúmeras conseqüências resultantes de extração de madeira (algumas apontadas acima), testar a sustentabilidade de sistemas de extração de madeira é um grande desafio. Dados da dinâmica, como crescimento e mortalidade são necessários para verificar a viabilidade da extração, e o único modo de trabalharmos com os dados atuais é através de modelos. Até recentemente, os trabalhos enfocando dinâmica de populações, especialmente os realizados com plantas, utilizaram principalmente modelos de matrizes (Caswell 2001, Gourlet Fleury *et al.* 2005, Fonseca 2007). Nos últimos anos, foi proposto por Easterling *et al.* (2000), o uso de modelos de projeção integral (IPM, Integral Projection Model), que permite uma análise da demografia da população como nos modelos de matrizes, mas sem dividi-la em classes. Isso pode ser uma vantagem, especialmente para trabalhos com indivíduos arbóreos (Lopes 2007, Metcalf *et al.* 2009, Zuidema *et al.* 2010), em que classes sempre são artificiais. Além disso, com um conjunto de dados pequeno (até 300 indivíduos), os modelos de projeção integral podem apresentar melhor desempenho que os de matrizes, em função de menor viés e variância na determinação das taxas vitais (Ramula *et al.* 2009).

A proposta deste trabalho é avaliar o efeito da extração de madeira de baixo impacto sobre a dinâmica populacional de sete espécies arbóreas (uma pioneira e seis tardias) na Amazônia central, utilizando modelo de projeção integral (IPM). Nas áreas estudadas de extração madeireira, os ciclos de corte são de 30 anos, independente da espécie, sendo o manejo certificado pelo FSC. Realizamos também simulações considerando os parâmetros de manejo sugeridos pela Resolução do CONAMA 406/2009 (que regulamenta o manejo pela Lei de Gestão de Florestas, Lei 11284/2006), uma vez que o diâmetro mínimo para corte, a porcentagem máxima de indivíduos retirados por espécie e duração do ciclo de corte são maiores que os praticados nos plano de manejo propostos pelo FSC. Das sete espécies estudadas, avaliamos a dinâmica em cinco espécies que sofrem extração e duas que partilham o mesmo habitat, mas não são extraídas comercialmente. As principais perguntas a serem respondidas são:

- 1) Existe efeito da exploração seletiva de madeira sobre a estrutura de tamanho e dinâmica de sete espécies arbóreas da Amazônia central? O efeito da extração na

dinâmica das espécies estudadas deve variar em função da biologia de cada espécie. Esperamos que a espécie pioneira seja beneficiada nas áreas exploradas, enquanto espécies sucessionais tardias sejam prejudicadas com a extração.

2) Ciclos de corte frequentemente utilizados na Amazônia (de 30 ou 35 anos) garantem a sustentabilidade da produção das espécies estudadas? Através das análises e simulações com modelos de projeção integral avaliamos se a exploração utilizando técnicas de impacto reduzido é sustentável sob ciclos de corte avaliados. Ainda, verificamos em quais classes de tamanho encontramos efeitos mais severos da extração na dinâmica das espécies em estudo e sugerimos algumas melhorias aos planos de manejo.

3) Existe efeito da extração seletiva de madeira em espécies não comerciais, mas que compartilham o habitat com as espécies extraídas? Caso a extração seletiva de impacto reduzido apresente algum efeito na dinâmica populacional das espécies não-extraídas, esse tem a mesma magnitude que o encontrado para espécies comerciais? Acreditamos que os efeitos nas espécies não exploradas serão de menor intensidade que os das exploradas.

4) Os diferentes planos de manejo para extração seletiva de baixo impacto propostos para a Amazônia apresentam impactos similares nas taxas de crescimento populacional das espécies arbóreas?

MATERIAL E MÉTODOS

Áreas de estudo - Este estudo foi conduzido nas áreas das Fazendas Dois Mil e Saracá (Km 226 da Rodovia AM-010, 2°43' a 3°04' S e 58°31' a 58°57'W), que compreendem as áreas de exploração e proteção da empresa Mil Madeireira Itacoatiara; e Fazenda Aruanã, uma área sem exploração, vizinha a Mil Madeireira, considerada como mais uma área controle desse estudo. Nas áreas da madeireira, realizamos as atividades em quatro talhões de exploração (talhão B explorado em 1996 e talhões V e W explorados em 2002, todos da Fazenda Dois Mil; e talhão B1b da Fazenda Saracá que foi explorado em 2005) e em cinco áreas controle, três presentes nas áreas da Mil Madeireira e duas na Fazenda Aruanã (Anexo 1). Também temos parcelas controle nas áreas da Fazenda Esteio, distante cerca de 100 km da Mil Madeireira, que compreende as matas

contínuas estudadas dentro do Projeto Dinâmica Biológica de Fragmentos Florestais (Rankin-de-Merona *et al.* 1992).

Espécies estudadas - Dentre as espécies que sofrem exploração madeireira estudamos *Manilkara huberi* e *Manilkara bidentata* (Sapotaceae), *Zygia racemosa* (Fabaceae), *Minquartia guianensis* (Olacaceae) e *Goupia glabra* (Celastraceae), e dentre as não exploradas, *Protium hebetatum* (Burseraceae) e *Pouteria anomala* (Sapotaceae). Essas espécies representam um pouco da diversidade encontrada na Amazônia em relação a tamanhos máximos, densidade de madeira e recrutamento de novos indivíduos, e com exceção de *G. glabra*, todas podem ser consideradas espécies de sucessão tardia (tabela 1).

Estrutura e Dinâmica populacional - Para a avaliação da dinâmica populacional das espécies estudadas instalamos parcelas permanentes e inventariamos todos os indivíduos acima de 10 cm de altura. Instalamos quatro conjuntos de nove parcelas de 20X20 metros (36 parcelas) em cada um dos talhões com diferentes tempos de exploração (Anexo 1), totalizando assim 1,44 ha amostrados por talhão. As nove parcelas de cada conjunto foram montadas todas dentro do mesmo platô, em três linhas, cada uma contendo três parcelas, sistematicamente a cada 200 metros, a partir de um ponto inicial (Anexo 2). A distância mínima entre cada conjunto de parcelas foi de 2 km de distância. Oito conjuntos de nove parcelas foram amostrados em áreas controle, sendo três dentro da Mil Madeireira, dois dentro da fazenda Aruanã e três dentro das áreas do PDBFF, totalizando 2,88 ha amostrados. Como o número de indivíduos em algumas classes de tamanho foi baixo, realizamos uma amostragem em transecções de 1 ha (10mX1000m) em cada uma das áreas exploradas estudadas e duas transecções nas áreas controle de forma a aumentar o número de indivíduos amostrados e possibilitar melhor estimativa de algumas equações usadas nos modelos integrais. Apenas a espécie *P. hebetatum* não foi amostrada nas transecções, em função do grande número de indivíduos amostrados nas parcelas. Sendo assim, temos um total de 12,2 ha amostrados (para todas as espécies com exceção de *P. hebetatum*), considerando as parcelas e transecções de todas as áreas. Para *P. hebetatum* temos 7,2 ha amostrados.

Medimos a altura de todos os indivíduos até 1 cm de DAP (diâmetro altura do peito). Mensuramos o DAS (diâmetro altura do solo) de todos os indivíduos acima de 30

cm de altura. Para os indivíduos abaixo desse valor medimos somente a altura e estimamos o DAS utilizando uma regressão entre a altura e a medida de DAS verificada para indivíduos entre 30 e 100 cm de altura (Apêndice 1). O número de indivíduos utilizados para essa regressão variou bastante entre as espécies, de 77 para *M. bidentata* a 1308 para *P. hebetatum* (Apêndice 1). Caso a espécie ou indivíduo apresentasse sapopemas ou nós, as medidas foram realizadas acima destes. Medidas de DAP também foram tomadas, dos indivíduos acima de 1 cm de DAP. Os pontos de medida foram marcados com tinta permanente. As medidas de DAS e DAP tiveram a precisão de 1 mm, e as de altura tiveram a precisão de 5 mm. Realizamos uma primeira amostragem em 2007 e reamostramos todas as parcelas e transecções em 2008 e em 2009, no período de julho a outubro.

Estrutura de tamanho - Comparamos as distribuições de tamanho entre as áreas estudadas pelo teste Komolgorov-Smirnov (Mori & Takeda 2004, Miranda-Melo *et al.* 2007), com correção de Bonferroni (Rice 1989). As classes de tamanho definidas nesse estudo para as análises de estrutura são: (classe 1) altura ≤ 30 cm, (classe 2) $30 \text{ cm} < \text{altura} \leq 50\text{cm}$, (classe 3) altura $> 50\text{cm}$ e DAP $\leq 1\text{cm}$, (classe 4) $1\text{cm} < \text{DAP} \leq 10 \text{ cm}$, (classe 5) $10\text{cm} < \text{DAP} \leq 30 \text{ cm}$, (classe 6) DAP $> 30\text{cm}$.

Modelos de manejo florestal - para a simulação da matriz de corte consideramos três modelos. Um deles baseado no plano de manejo da Mil Madeireira, que possui certificação do FSC, e que portanto, a partir de agora denominado de “plano de manejo FSC (PMFSC)”. Um outro modelo foi realizado com o que realmente foi cortado na Mil Madeireira (chamado então de “executado Mil”) e um terceiro, conforme o proposto pela Lei de Gestão de Floresta, com regulação pela resolução do Conama 406/2009, chamado agora de “LGF”. Os ciclos de corte, valores de DAP mínimo para corte, e intensidade de exploração variaram bastante entre os três modelos (tabela 2). Já que, em função da natureza dos dados, os modelos foram realizados com diâmetro na altura do solo, utilizamos uma regressão com a finalidade de verificar a relação entre DAP e DAS para as espécies estudadas. Para todas as espécies, encontramos alta correlação entre as duas medidas (R entre 0,97 e 0,99, dados não mostrados) sendo o DAS cerca de 10% maior que o DAP. Assim, utilizamos como diâmetro mínimo de corte nos modelos valores 10% maiores que os DAP propostos segundo os planos de manejo utilizados. Uma vez que

cerca de 7% da área dos talhões são destinadas à abertura de trilhas de arraste, pátios, estradas e formação de clareiras nas áreas da Mil Madeireira, consideramos para os indivíduos menores que o diâmetro mínimo de corte, a mortalidade de 7%, no ano da exploração acrescida a mortalidade observada, que foi aplicada a todos os modelos. Uma conversão entre 6 e 10 % da floresta em locais destinados à logística da atividade madeireira tem sido encontrada em outros locais da Amazônia também manejados sob impacto reduzido (Johns *et al.* 1996, Asner *et al.* 2004). Para as espécies não exploradas, aplicamos somente a mortalidade de 7% acrescida a mortalidade observada a todos os indivíduos, a cada 30 ou 35 anos, dependendo do modelo, já que essa alteração se estende por toda a floresta, atingindo espécies exploradas e não exploradas.

Dinâmica das espécies estudadas - para a análise da demografia, realizamos o modelo de projeção integral (IPM, *Integral Projection Model*, proposto por Easterling *et al.* 2000), que descreve como uma população estruturada por estádios contínuos muda em um tempo discreto. Nesse modelo, como no de matrizes, os indivíduos na população podem crescer, sobreviver e se reproduzir e, portanto, para a realização do modelo, inicialmente, são necessárias três funções, crescimento, sobrevivência e fecundidade dos indivíduos, que combinadas formam a função Kernel que será integralizada. Sendo assim, a matriz A utilizada nos modelos matriciais, é substituída pela função Kernel no modelo de projeção integral. Realizando a integral dessa função podemos avaliar as taxas vitais para uma população com classes bastante pequenas (Easterling *et al.* 2000) e em nosso caso, utilizamos 1 mm. A dinâmica da população, portanto, é descrita por:

$$n(y, t+1) = \int_L^U K(y, x)n(x, t)dx ;$$

onde L e U são os tamanhos mínimo e máximo possíveis dos indivíduos encontrados na população, respectivamente, $n(x, t)dx$ é o número de indivíduos no estado x no tempo t, e y é o estado no tempo t+1. A função K gera as probabilidades do indivíduo de tamanho x no tempo t passar até o tamanho y no tempo t+1. Essa função também determina o número de novos indivíduos de tamanho y no tempo t+1 que foram produzidos pelos indivíduos de tamanho x no tempo t. Sendo assim, a kernel K é composta por uma função P, que determina o crescimento e sobrevivência do indivíduo de tamanho x para y em

uma progressão de tempo, e uma função F que descreve o número de indivíduos recrutados de tamanho y que foram gerados por adultos de tamanho x :

$$K(x,y) = P(x,y) + F(x,y).$$

A função $P(x,y)$, por sua vez, é uma combinação da função de crescimento e mortalidade, e representa a probabilidade de um indivíduo de tamanho x no tempo t sobreviva e esteja no intervalo de tamanho $(y, y + dy)$ no tempo $t + 1$. A variação do crescimento entre os indivíduos é considerada, e a probabilidade de transição do indivíduo de tamanho x passar a ter o tamanho y é baseada na relação (em nosso caso linear) entre o tamanho y e x e a variação residual existente em tal relação. Sendo assim, em função da variação é possível que ocorra crescimento e diminuição de tamanho.

A função F (fecundidade) foi calculada considerando o número de plântulas recrutadas em cada parcela pelo número de adultos (DAP > 20 cm) situados até 30 metros de cada parcela. Sendo assim, fizemos um cálculo do número de indivíduos recrutados por tamanho de adulto.

As funções $P(x,y)$ e $F(x,y)$ são, portanto funções contínuas, e em nosso modelo utilizamos regressões, que relatam crescimento, sobrevivência e reprodução de acordo com o tamanho do indivíduo.

Para a integralização das funções utilizamos o método proposto por Zuidema *et al.* (2010). Uma vez realizado os procedimentos acima, a teoria do modelo de matrizes pode ser aplicada, e então os cálculos para as taxas vitais e taxa de crescimento intrínseco da população, conforme descrito por Easterling *et al.* (2000).

Desenvolvemos uma kernel K para cada um dos tratamentos, chamadas $K05$ para a área explorada em 2005, $K01$ para a área explorada em 2001, $K96$ para a área explorada em 1996 e $Kcon$ para as áreas controle. Utilizamos uma kernel para simular os anos de corte ($Kcor$), e nesse caso, aplicamos uma mortalidade segundo cada um dos planos de manejo analisados. O modelo foi realizado considerando o período total dos dois anos amostrados, já que realizamos ano a ano e nenhuma diferença no resultado foi encontrada (dados não mostrados).

Realizamos modelos periódicos, e para obter a kernel final relativa a um ciclo de 30 anos para as áreas exploradas (Ex), utilizamos todas as kernels acima como uma cronosequência, e então, finalmente, realizamos os cálculos de valor reprodutivo,

estrutura estável de tamanho, elasticidade, sensibilidade e λ . Sendo assim temos as kernels finais:

$Ex_1 = K_{cor} * (K05)^4 * (K01)^5 * (K96)^5$; para 30 anos, quando simulado o corte relativo ao executado e no plano de manejo da Mil Madeireira ou;

$Ex_2 = K_{cor} * (K05)^4 * (K01)^6 * (K96)^{6,5}$; para 35 anos, quando simulado o corte relativo ao proposto pela resolução do CONAMA.

Para fins de comparação com a kernel gerada para a área explorada, elevamos a kernel relativa ao controle à potência de 15 (K_{con}^{15}), para que o resultado fosse relativo a 30 anos. As análises foram realizadas no Matlab 7.8.0.R2009a (The Mathworks Inc., Natick, EUA).

Para melhor determinação das taxas de mortalidade dos indivíduos maiores de 10 cm de DAP, utilizamos o banco de dados do Projeto Fitodemográfico (Rankin-de-Merona *et al.* 1992), referente aos censos realizados durante 23 anos nas áreas do PDBFF. Esse banco de dados conta com quatro censos realizados a cada cinco ou seis anos em trinta parcelas de 1 ha, e com ele avaliamos a taxa de mortalidade dos indivíduos maiores de 10 cm de DAP. As análises foram realizadas considerando o primeiro e o último censo para mortalidade. Primeiramente avaliamos se a mortalidade varia com o DAP através de equação logística. Posteriormente, avaliamos a taxa de mortalidade dos indivíduos maiores que 10 cm de DAP usando o modelo exponencial (m; Primack *et al.* 1985): $m = 1 - (N_t/N_0)^{1/t}$, onde t é o tempo decorrido entre as duas amostras, N_t é o número de indivíduos sobreviventes no final do período e N_0 é o número de indivíduos vivos no início do período. Consideramos como N_0 , o número de indivíduos vivos encontrados no primeiro censo realizado para o PDBFF, e como N_t os indivíduos sobreviventes no último censo.

Ainda, realizamos uma simulação para ver como varia o número de indivíduos possíveis de serem extraídos (adultos maiores de 400 mm de DAP) em função das taxas de crescimento assintótico da população (λ) encontradas para as áreas exploradas (segundo cada um dos planos de manejo simulados) e controle. Consideramos como número inicial de indivíduos os mapeados no talhão B (explorado em 1996), que possui aproximadamente 2000 ha e a cada ciclo de corte aplicamos as taxas de crescimento

populacional encontradas para as simulações realizadas segundo cada um dos planos de manejo.

Modelos de projeção integral:

Construção dos modelos - regressões lineares entre as medidas de diâmetro de 2007 com as medidas de diâmetro de 2009 foram utilizadas para gerar os coeficientes da equação de crescimento para todas as espécies estudadas (Apêndice 1). Utilizamos diversos modelos de regressões para verificar a relação entre a variância (encontrada na regressão utilizada para o crescimento, descrita acima) e o diâmetro medido em 2007, sendo que, para algumas espécies, o modelo escolhido foi linear (para *M. huberi*, *Z. racemosa*), logarítmico (*M. bidentata*), ou de valor constante (*M. guianensis*, *G. glabra*, *P. hebetatum*), quando a variância não apresentou relação com o diâmetro (Apêndice 1). Já a relação entre sobrevivência e diâmetro para os jovens foi modelada com equações logísticas para todas as espécies. Por fim, a fecundidade, representada pelo número de plântulas recrutadas por tamanho de indivíduo adulto, foi avaliada por uma equação loglinear com erro de Poisson. Para a realização dessa função, conforme já descrito acima, consideramos o número de indivíduos (plântulas) recrutados em cada uma das parcelas, pelo número de adultos (DAP > 20 cm) situados até 30 metros de cada parcela. Como não encontramos recrutas em todas as parcelas para as espécies estudadas, o número de indivíduos considerados para as funções de fecundidade para cada uma das espécies variou (ver apêndice 1)

RESULTADOS

O número de indivíduos amostrados variou muito entre as espécies, sendo o menor de 298 para *M. bidentata* e o maior de 2712 para *P. hebetatum* (ver apêndice 1 para número de indivíduos de todas as espécies).

Estrutura de tamanho – Apenas para *M. bidentata* e *P. hebetatum* encontramos uma estrutura semelhante entre todas as áreas exploradas e sem exploração (Tabela 3). Para todas as outras espécies, diferenças particulares entre os locais estudados foram detectadas. Com relação a *G. glabra* uma maior proporção de indivíduos da classe 1 foi encontrada nos talhões de 2005 em relação aos demais (Figura 1). *Zygia racemosa* apresentou porcentagem maior de indivíduos da classe 1 nas florestas sem exploração em

relação aos talhões de 1995, 2002 e 2005 (Figura 1). *P. anomala* e *M. huberi* apresentaram padrões similares: uma distribuição parecida entre as áreas controle e talhão de 1995. Se considerarmos as áreas com diferentes anos decorridos desde a extração como uma cronosequência e realizarmos uma comparação direta com as áreas controle, temos que cinco espécies apresentam variação na estrutura de tamanho logo que ocorre a extração, duas se recuperam em cinco anos após a extração e apenas *Z. racemosa* não se recupera, mesmo passados aproximadamente 12 anos após a extração (Tabela 3).

Sobrevivência e crescimento - Com base nos dados do PDBFF, não existe relação entre diâmetro e sobrevivência para os indivíduos com DAP > 100 mm (dados não apresentados) e, portanto, para todas as espécies utilizamos valores constantes de sobrevivência para os indivíduos com DAP > 100 mm. Para todas as espécies, a sobrevivência aumenta rapidamente nos primeiros tamanhos, mantendo-se então constante após 100 mm de DAP (Figura 2). Para a maioria das espécies, a sobrevivência dos indivíduos pequenos é menor nas áreas com exploração em comparação às áreas controle (Figura 2).

Com exceção de *P. anomala*, encontramos maiores valores de $P(x,y)$ relativos aos adultos, em função das menores taxas de sobrevivência encontradas para os jovens, já que essa função representa uma combinação da sobrevivência e crescimento. *P. anomala* apresentou maiores valores de $P(x,y)$ relativos aos jovens nas áreas controle comparadas às áreas exploradas, em função da maior mortalidade encontrada nas áreas exploradas. *M. guianenses* apresentou menores probabilidades de crescimento no tamanhos relativos ao corte (Figura 3). No geral, temos valores um pouco maiores referentes a função $P(x,y)$ nas áreas controle em relação as áreas exploradas (Figura 3), em função da mortalidade simulada nos ciclos de corte.

Fecundidade - Todas as espécies, com exceção de *P. hebetatum*, apresentaram relação entre diâmetro e fecundidade, e apenas para *M. guianensis* o modelo apresentou melhor ajuste com a inclusão de um termo polinomial (Anexo 1). As espécies apresentaram uma ampla gama de valores relativos à fecundidade, com indivíduos adultos gerando ao máximo 0,5 a 60 novos recrutas por evento reprodutivo. Para a maioria das espécies a fecundidade aumentou com o diâmetro, e apenas *Z. racemosa*

apresentou relação inversa (Figura 4). Para *P. hebetatum*, não encontramos relação entre diâmetro e recrutas e utilizamos, portanto, um valor médio (Figura 4).

Modelo de dinâmica - Para todas as espécies utilizamos categorias de 1 mm, em função das taxas de crescimento encontradas, e para comparação entre elas. As espécies estudadas variaram muito no tamanho máximo encontrado (ver tabela 1) e então, a matriz final para cada uma delas variou de 770X770 para *Z. racemosa* até 1600X1600 para *G. glabra*. Uma vez que os valores encontrados entre os planos de manejo avaliados foram muito similares, iremos apresentar as sensitividades, elasticidades, valores reprodutivos e estrutura estável de tamanho apenas referentes aos modelos do controle e do executado na Mil Madeireira, já que assim, a comparação se torna mais direta. Os resultados referentes às simulações os planos de manejo do Conama e FSC estão no Apêndice 2 (Figuras A1 e A2), para conferência. As taxas assintóticas de crescimento, no entanto, serão descritas para todos os modelos de manejo avaliados.

As maiores sensitividades de λ foram, para todas as espécies, relativas à variação nas probabilidades de transição observadas na sobrevivência e no crescimento de recrutas e jovens até 10mm. Assim, temos que os maiores efeitos no λ deveriam ocorrer quando plantas pequenas, com até 10mm de diâmetro, atingem entre 300 e 400mm de diâmetro em 30 anos (Figura 5), ainda que tais resultados sejam muito pouco prováveis de ocorrerem. Não encontramos grandes variações nos padrões encontrados para as sensitividades nas áreas exploradas e controle.

A distribuição, em relação ao tamanho, das elasticidades de λ relativas às probabilidades de transição foi parecida entre as espécies. Em geral, os valores de elasticidade foram um pouco maiores nas primeiras classes de tamanho diminuindo lentamente com o aumento de tamanho (Figura 6). Para todos os tamanhos, as elasticidades caracterizaram crescimento. Para a maioria das espécies estudadas, as elasticidades encontradas para as áreas com extração apresentam valores maiores nas classes de menor tamanho. O padrão, no entanto, foi o mesmo para as duas simulações, tanto para área controle quanto para a explorada, com os valores de elasticidade indicando que o crescimento dos indivíduos pequenos, até aproximadamente 30 mm de diâmetro e ligeiro crescimento e sobrevivência dos adultos, até aproximadamente 400 ou 500 mm de diâmetro (dependendo da espécie) devem ter maior efeito no λ .

A distribuição estável de tamanho apresentou mais indivíduos jovens que adultos para todas as espécies. Para *M. guianensis* e *M. bidentata*, as distribuições estáveis foram diferentes entre as áreas exploradas e não exploradas, sendo que nas áreas exploradas são esperados mais indivíduos jovens e menos indivíduos adultos, quando comparados às áreas controle (Figura 7). Para *Z. racemosa*, *G. glabra* e *P. anomala* encontramos o inverso, ou seja, proporcionalmente menos jovens e mais adultos nas áreas exploradas em relação a controle, o que deve representar problemas no recrutamento, no futuro (Figura 7). Com exceção de *M. guianensis* os valores reprodutivos dos adultos foram menores nas áreas exploradas, indicando que adultos terão menor contribuição relativa ao futuro crescimento populacional.

Nas áreas controle, os valores estimados das taxas de crescimento da população foram diferentes entre as espécies estudadas, sendo que algumas apresentaram tendência a crescimento, como *P. hebetatum*, *M. guianensis* e *P. anomala*, algumas tendência à estabilização, como *M. huberi* e *Z. racemosa* e outras tendência à diminuição, como *M. bidentata* e *G. glabra* (Tabela 4).

As simulações realizadas com os modelos de projeção integral segundo os parâmetros de cada um dos modelos de manejo e áreas controle indicam menores taxas de crescimento populacional nas áreas exploradas em relação às áreas controle, para todas as espécies estudadas, com exceção de *P. hebetatum* (Tabela 4). O número de indivíduos adultos que foram exploradas na Mil Madeireira, estiveram abaixo do permitido pelo plano de manejo (Tabela 2), e assim, para todas as espécies, com exceção das não exploradas, o plano de manejo realizado pela Mil madeireira apresentou menores efeitos negativos sobre o λ que o proposto pelo FSC e pela resolução do CONAMA (Tabela 4). Em geral, encontramos menores λ s nas simulações considerando o proposto pelo CONAMA quando comparado ao do FSC (Tabela 4).

A espécie não explorada, *P. anomala*, também apresentou menores taxas de crescimento populacional nas áreas exploradas, comparadas com as áreas controle. Já *P. hebetatum*, parece não estar sofrendo alterações com a exploração (Tabela 4).

Considerando as simulações de ciclos realizadas, verificamos que após três ou quatro ciclos temos uma redução de aproximadamente 50%, em relação ao verificado antes do primeiro ciclo, no número de indivíduos adultos em 2000 ha (Figura 8).

DISCUSSÃO

Nesse estudo avaliamos mudanças na estrutura de tamanho e na dinâmica em função da exploração seletiva de madeira de algumas espécies arbóreas tropicais. Os poucos trabalhos realizados com dinâmica de populações para averiguar os efeitos da extração seletiva nas espécies alvo apresentam algumas limitações, já que normalmente se consideram apenas indivíduos acima de 10 cm de DAP (Gourlet-Fleury *et al.* 2005, mas ver Fonseca 2007). Nosso trabalho analisou todos os indivíduos da população, possibilitando melhor previsão quanto aos efeitos da exploração sobre as populações estudadas.

Estrutura populacional - Com relação à estrutura populacional, as maiores diferenças foram referentes às classes de menor tamanho, que nos indica alterações na regeneração (ver detalhes no capítulo I). Independente das variações, todas as espécies apresentaram uma distribuição com maior abundância de jovens em relação aos adultos, situação em que alguns trabalhos sugerem a sustentabilidade de sistemas de manejo florestais (Magnusson *et al.* 1999). No entanto, nas simulações relativas às áreas exploradas, encontramos λ s que indicam severa redução populacional e, assim, tais sistemas não podem ser considerados sustentáveis. Mesmo para *G. glabra*, uma espécie pioneira e com maior número de indivíduos jovens nas áreas exploradas, foi observado efeito negativo da extração no λ . A independência de relação entre o número de jovens e taxa de crescimento populacional também foi sugerida em outros trabalhos (Condit *et al.* 1998, Fonseca 2007) e, assim, avaliações sobre sustentabilidade de sistemas de manejo florestal considerando somente estudo de estrutura de tamanhos podem gerar resultados dúbios, reforçando a necessidade de estudos de dinâmica para tal fim (Condit *et al.* 1998). Confirmando essa idéia, a distribuição estável de tamanho aponta, para algumas espécies, problemas no recrutamento nas áreas exploradas, no futuro. No entanto, tais efeitos devem ser cumulativos e não devem ser percebidos com apenas um ciclo de corte.

Análise de elasticidade - Segundo a revisão realizada por Franco & Silvertown (2004), é esperado para espécies de ciclo de vida longo, crescimento lento e reprodução tardia que os maiores valores de elasticidade correspondam a estase (permanência), e mais especificamente, que os maiores valores de elasticidade sejam relativos à

sobrevivência de adultos (Silvertown *et al.* 1993, Alvarez-Buylla *et al.* 1996, Horvitz *et al.* 1997, Bruna 2003). Nosso trabalho e outros que utilizaram IPM com espécies arbóreas (Lopes 2007, Zuidema *et al.* 2010) têm apresentado maiores valores de elasticidade referentes a crescimento. Além disso, para todas as espécies, encontramos elasticidades ligeiramente maiores nas classes de menor tamanho. Desse modo temos que a distribuição da elasticidade encontrada para espécies arbóreas utilizando IPM tem sido diferente da encontrada por estudos realizados com matrizes. Easterling *et al.* (2000) e Zuidema *et al.* (2010) sugerem que essas diferenças podem ser em função do IPM permitir o uso de classes muito pequenas, o que proporcionaria melhores quantificações das taxas vitais. Variações na estrutura da elasticidade em função da dimensão das classes de tamanho tem sido descritas (Enright *et al.* 1995). Com classes pequenas (em nosso caso 1mm), aumenta a probabilidade de crescimento, e como consequência, aumentam os valores de elasticidade referentes a crescimento (Zuidema *et al.* 2010).

Ainda, segundo a distribuição das elasticidades encontradas, deveríamos esperar reduzido efeito da intensidade de corte no λ , já que a intensidade de corte se refere a adultos maiores que 40 ou 50 cm de DAP. No entanto, nos planos de manejo com intensidades de corte maiores (FSC e LGF), o λ foi menor. Esse resultado ressalta as limitações das análises de elasticidade, conforme já sugerido em outros trabalhos (Alvarez Buylla *et al.* 1996, de Kroon *et al.* 2000, Bruna 2003). Verificamos aqui, que apesar da utilização de IPM gerar estruturas de elasticidade diferentes das frequentemente encontradas nos modelos de matrizes, continua apresentando as mesmas limitações na interpretação das elasticidades. Isso confirma que tais problemas ocorrem em função da própria definição de elasticidade, que mede o efeito no λ de alterações muito pequenas nas transições (Caswell 2001). Alterações maiores nos valores de transição, normalmente aplicadas para verificar efeitos das interferências geradas em planos de manejo, devem implicar em maiores cuidados na interpretação das elasticidades (de Kroon *et al.* 2000, Bruna 2003).

O crescimento muito rápido de indivíduos jovens (de 10 a 300mm em 30 anos) deveria ser a transição a gerar maiores contribuições positivas ao λ , segundo a análise de sensibilidade. Taxas tão rápidas de crescimento não devem ser encontradas nas populações estudadas. Apesar, de muitas vezes, as interpretações das análises de

sensibilidade apresentarem mais sentido num contexto evolutivo que ecológico (Horvitz *et al.* 1997, Caswell 2001), é bastante provável que os indivíduos que crescem mais rapidamente tenham forte impacto positivo sobre o λ , especialmente nas áreas exploradas. Desse modo, tratamentos que visem aumentar as taxas de crescimento dos jovens devem ser considerados para amenizar o impacto da extração. Segundo os resultados que encontramos no primeiro capítulo deste trabalho, as taxas de crescimento devem ser moduladas pela luminosidade e pluviosidade, e não pelo solo (ver discussão Capítulo I). Aparentemente, o efeito da luz dura somente alguns anos após a abertura do dossel, e ainda assim, parece ser perceptível somente em anos com maior pluviosidade. Portanto, é possível que os tratamentos silviculturais frequentemente utilizados em áreas de exploração madeireira, de anelamento e morte de indivíduos de espécies não comerciais para diminuir a competição por recursos (como luz e solo) com os indivíduos de espécies exploradas, podem não apresentar o resultado esperado.

Efeito da exploração de madeira no crescimento populacional das espécies arbóreas - Mesmo as melhores práticas de exploração madeireira utilizadas no Brasil não foram suficientes para manter estáveis as populações das espécies arbóreas, sejam das exploradas ou não exploradas. Os ciclos de corte de 30 ou 35 anos, com as taxas de exploração simuladas parecem não manter as populações viáveis por mais que três ou quatro ciclos de corte, dependendo da espécie. Ainda assim, a exploração praticada na Mil Madeireira sempre foi abaixo do plano de manejo sugerido pelo FSC, e isso determinou menor efeito negativo nas taxas de crescimento populacional quando comparado aos outros dois sistemas avaliados. As taxas de exploração devem estar intimamente ligadas aos valores de mercado das espécies exploradas. Por exemplo, a Mil Madeireira explorou quase o máximo permitido de *M. huberi*, a espécie estudada mais valiosa comercialmente. Uma vez que os valores de mercado mudam constantemente, é importante considerar os valores máximos permitidos pelos planos de manejo nas simulações, uma vez que eles regularão os valores explorados no futuro.

Além dos ciclos de corte, as sobrevivências em relação aos indivíduos pequenos (até 10 mm de diâmetro) em geral foram maiores nas áreas controle em relação às áreas exploradas. Isso também deve ter contribuído para o menor λ encontrado nas áreas exploradas, e está em acordo com a análise de elasticidade. A maior mortalidade destes

indivíduos nas áreas exploradas pode estar relacionada à queda de galhos resultante da exploração (observação pessoal, mas experimentos ainda têm que ser realizados para comprovar essa possibilidade), variações nas condições abióticas (possivelmente áreas exploradas são mais secas), e competição com pioneiras (Poorter 2005). Efeito negativo no λ em função da maior mortalidade de jovens em áreas exploradas já foi verificado anteriormente (Fonseca 2007), o que nos sugere que ações silviculturais que visem à redução da mortalidade desses indivíduos devem ser consideradas para melhorias dos planos de manejo.

Outros trabalhos também têm apontado redução drástica na população das espécies exploradas, mesmo considerando o permitido pela lei ou métodos de extração seletiva de baixo impacto (Schulze 2005, Fonseca 2007). Tais estudos foram realizados na Amazônia oriental, em que as árvores apresentam taxas de crescimento conhecidamente maiores que as da Amazônia central (Vieira *et al.* 2005), e que, portanto, apresentariam maior potencial para o manejo que as áreas desse estudo. Assim, podemos inferir que, independente da região da Amazônia, ainda não temos técnicas seguras de extração seletiva de madeira que mantenham as populações viáveis por longos períodos de tempo e nem que garantam a viabilidade financeira dos empreendimentos madeireiros por vários ciclos de corte.

Considerações finais - Estudos com comunidades (Huth & Ditzer 2001, Kammesheidt *et al.* 2001, Gardinger *et al.* 2006) e com populações (Schulze 2003, Fonseca 2007, e esse estudo) tem apontado para alterações na dinâmica e estrutura de florestas sob manejo florestal de impacto reduzido. Muitos sugerem mudanças na composição de espécies (Huth & Ditzer 2001, Gardinger *et al.* 2006), e nosso trabalho sugere uma redução das populações e alteração da distribuição de tamanhos, com os sucessivos ciclos de corte. Assim, parece improvável que a exploração realizada conforme os parâmetros de corte sugeridos pelo FSC, e pela Lei de Gestão de Florestas cumpra suas funções primordiais, de realizar uma exploração sustentável e promover a conservação das florestas nativas. Ciclos bem mais longos (mais de 90 anos), e intensidades mais baixas de exploração têm sido sugeridos por alguns autores (Gardinger *et al.* 2006) como forma de chegar a um possível manejo de baixo impacto sobre a estrutura e função da floresta. Segundo nossos resultados, o aumento no DAP mínimo

para corte, de 40cm para 50cm, mantendo elevada intensidade de exploração (>60%) tem efeito reduzido na dinâmica. Por outro lado, redução na mortalidade de jovens e a intensidade de exploração apresentaram efeito no crescimento populacional e devem ser consideradas com mais cuidado na realização de planos de manejo florestais que visem a sustentabilidade da produção.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

ALVAREZ-BUYLLA E, GARCIA-BARRIOS R, LARA-MORENO C & MARTINEZ-RAMOS M. 1996. Demographic and genetic models in conservation biology: applications and perspectives for tropical rain forest tree species. *Annual Review of Ecology and Systematics* 27: 387–421.

ARAÚJO HJB. 2007. Relações funcionais entre propriedades físicas e mecânicas de madeiras tropicais brasileiras. *Revista Floresta* 37: 309-415.

ASNER GP, KELLER M & SILVA JNM. 2004. Spatial and temporal dynamics of forest gaps following selective logging in the eastern Amazon. *Global Change Biology* 10: 765-783.

AZEVEDO TR & TOCANTINS MAC. 2006. Instrumentos econômicos da nova proposta para a gestão de florestas públicas no Brasil. *Megadiversidade* 2:13-17.

BANDEIRA R, VERÍSSIMO A, COSLOVSKY S, PEREIRA J & QUINTELLA R. 2010. Potencial Econômico nas Florestas Estaduais da Calha Norte: Madeira e Castanha-do-Brasil. Relatório técnico IMAZON. Belém, PA.

BRUNA EM. 2003. Are plant population in fragmented habitats recruitment limited Tests with an Amazonian herb. *Ecology* 84: 932-947.

CASWELL H. 2001. Matrix population models. Sinauer Associates, Inc. Publishers. Sunderland, Massachusetts.

CHAPMAN CA & CHAPMAN LJ. 2004. Unfavorable sucessional pathways and the conservation value of logged tropical forest. *Biodiversity and Conservation* 13: 2089-2115.

CONAMA, resolução 406, Diário Oficial da União, Seção 1, n. 26, sexta-feira, 6 de fevereiro de 2009.

CONDIT R, SUKUMAR R, HUBBELL SP & FOSTER RB. 1998. Predicting population trends from size distributions: a direct test in a tropical tree community. *The American Naturalist* 152: 495-509.

- DE KROON H, VAN GROENENDAEL J & EHRLÉN J. 2000. Elasticities: a review of methods and model limitations. *Ecology* 81: 607-618.
- EASTERLING M, ELLNER SP & DIXON P. 2000. Size-specific sensitivity: applying a new structured population model. *Ecology* 81: 694-708.
- ENRIGHT NJ, FRANCO M & SILVERTOWN J. 1995. Comparing plant life histories using elasticity analysis: the importance of life span and the number of life stages. *Oecologia* 104: 79-84.
- FERREIRA GC & HOPKINS MJG. 2004. Manual de identificação botânica e anatômica – Angelim. Embrapa Amazônia Oriental. Belém – PA.
- FONSECA MG. 2007. Ecologia populacional de três espécies madeireiras na Amazônia Oriental: implicações para o manejo. Tese de Doutorado, UNICAMP, Campinas.
- FRANCO M & SILVERTOWN J. 2004. Comparative demography of plants based upon elasticities of vital rates. *Ecology* 85: 531-538.
- FREDERICKSEN TS, RUMIZ D, BRAVO MJJ & ABACAY RA. 1999. Harvesting freestanding fig trees for timber in Bolivia: potential implication for forest management. *Forest Ecology and Management* 116: 151-161.
- FREDERICKSEN TS & MOSTACEDO B. 2000. Regeneration of timber species following selective logging in a Bolivian tropical dry forest. *Forest Ecology and Management* 131: 47-55.
- FREDERICKSEN TS, PUTZ FE, PATTIE P, PARIONA W & PENA-CLAROS M. 2003. Sustainable forestry in Bolivia: beyond planned logging. *Journal of Forestry* 101: 37-40.
- FRUMHOFF PC. 1995. Conserving wildlife in tropical forests managed for timber. *BioScience* 45: 456-464.
- GARDINGEN PL, VALLE D & THOMPSON I. 2006. Evaluation of yield regulation options for primary forest in Tapajó's National Forest, Brazil. *Forest Ecology and Management* 231: 184-195.
- GOURLET-FLEURY S, CORNU G, JÉSEL 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 JE & 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.

HORVITZ C, SCHEMSKE DW & CASWELL H. 1997. The relative “importance” of life-history stages to population growth: prospective and retrospective analyses. Pages 247–271 in S. Tuljapurkar and H. Caswell. *Structured population models in marine, terrestrial and freshwater systems*. Chapman and Hall, New York, New York, USA.

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.

IMAI N, SAMEJIMA H, LANGNER A, ONG RC, KITA S *et al.* 2009. Co-Benefits of sustainable forest management in biodiversity conservation and carbon sequestration. *PLoS ONE* 4: e8267. doi:10.1371/journal.pone.0008267

JOHNS 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.

KAMMESHEIDT L, KÖHLER P & HUTH A. 2001. Sustainable timber harvest in Venezuela: a modelling approach. *Journal of Applied Ecology* 38: 756-770.

KELLER M, ASNER G P, SILVA N AND PALACE M. 2004: Sustainability of selective logging of upland forests in the Brazilian Amazon: Carbon budgets and remote sensing as tools for evaluation of logging effects. *Working Forests in the Neotropics: Conservation through Sustainable Management?* D J Zarin *et al.*, Eds., Columbia University Press, 41-63.

LOPES L. 2007. Densidade de recursos florais em múltiplas escalas espaciais: conseqüências para a interação planta-polinizador e demografia de *Abutilon rufinerve* (Malvaceae). Tese de Doutorado. Universidade de São Paulo, SP.

LORENZI H. 2009. Árvores brasileiras. 3ª edição. Editora Plantarum. Nova Odessa – SP.

MAGNUSSON WE, LIMA OP, REIS FQ, HIGUCHI N. & RAMOS JF. 1999. Logging activity and tree regeneration in an Amazonian forest. *Forest Ecology and Management* 113: 67-74.

MARTINI AMZ, ROSA N & UHL C. 1994. An attempt to predict which Amazonian tree species may be threatened by logging activities. *Environmental Conservation* 21:152-162.

METCALF JE, HORVITZ CC, TULJAPURKAR S & CLARK DA. 2009. A time to grow and a time to die: a new way to analyze the dynamics of size, light, age, and death of tropical trees. *Ecology* 90: 2766-2778.

MIRANDA-MELO A, MARTINS F & SANTOS FAM. 2007. Estrutura populacional de *Xylopia aromatica* (Lam.) Mart. e de *Roupala montana* Aubl. em fragmentos de cerrado no Estado de São Paulo. *Revista Brasileira de Botânica* 30: 501-507.

MORI A & TAKEDA H. 2004. Effects of undisturbed canopy structure on population structure and species coexistence in an old-growth subalpine forest in central Japan. *Forest Ecology and Management* 200: 89–100.

MORRIS WF & DOAK DF. 2002. *Quantitative conservation biology: theory and practice of population viability analysis*. Sinauer Associates, Sunderland.

PANFIL SN & GULLISON RE. 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.

PHILLIPS PD, AZEVEDO CP, DEGEN B, THOMPSON I, SILVA JNM & VAN GARDINGEN PR. 2004. An individual-based spatially explicit simulation model for strategic forest management planning in the eastern Amazon. *Ecological Modelling* 173: 335–354.

POORTER L. 2005. Resource capture and use by tropical forest tree seedlings and their consequences for competition *Biotic interactions in the tropics: their role in the maintenance of species diversity*. Burslem DFRP, Pinard MA, Hartley SE, Cambridge University Press, Cambridge.

PRIMACK RB, ASHTON P, CHAI PS & LEE HS. 1985. Growth rates and population structure of Moraceae trees in Sarawak, East Malaysia. *Ecology* 66: 577-588.

PRIMACK RB & LEE HS. 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.

PUTZ FE & VIANA V. 1995. Biological challenges for certification of tropical timber. *BIOTROPICA* 28: 323–330.

PUTZ EF, BLATÉ GM, REDFORD KH, FIMBEL R & ROBINSON J. 2001. Tropical forest management and conservation of biodiversity: an overview. *Conservation Biology* 15: 7-20.

PUTZ FE, SIST P; FREDERICKSEN T & DYSKTRA D. 2008. Reduced-impact logging: Challenges and opportunities. *Forest ecology and Management* 256: 1427-1433.

RAMULA S, REES M & BUCKLEY YM. 2009. Integral projection models perform better for small demographic data sets than matrix population models: a case study of two perennial herbs. *Journal of Applied Ecology* 46: 1048- 1053.

RANKIN-DE-MERONA JM, PRANCE JM, HUTCHINGS RW, SILVA MF, RODRIGUES WA & UEHLING MA. 1992. Preliminary results of a large-scale inventory of upland rain forest in the central Amazon. *Acta Amazonica* 22: 493-534.

RICE WR. 1989. Analyzing tables of statistical tests. *Evolution* 43:223-225.

SAENZ GP & GUARIGUATA MR. 2001. Demographic responses of tree juveniles to reduced-impact logging in a Costa Rican montane forest. *Forest Ecology and Management* 140: 75-84.

SCHULZE MD. 2003. Ecology and behaviour of nine timber tree species in Pará, Brasil; links between species life history and forest management and conservation. PhD Thesis. The Pennsylvania State University.

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 JNM, DE CARVALHO JOP, LOPES JCA, ALMEIRA BF, COSTA DHM, OLIVEIRA LC, VANCLAY JK & 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

SILVERTOWN J, FRANCO M, PISANTY I & MENDOZE A. 1993. Comparative demography: relative importance of life cycle components to the finite rate of increase in Woody and herbaceous perennials. *Journal of Ecology* 81: 465-476.

SIST P, SHEIL D, KARTAWINATA K, PRIYADI H. 2003. Reduced-impact logging in Indonesian Borneo: some results confirming the need for new silvicultural prescriptions. *Forest Ecology and Management* 179: 415-427.

VERÍSSIMO A, COCHRANE M A & SOUZA JR. C. 2002. National Forests in the Amazon. *Science* 297: 1478.

VERÍSSIMO A & BARRETO P. 2005. Florestas Nacionais na Amazônia Brasileira: oportunidades e desafios. *As florestas produtivas nos neotrópicos: conservação por meio do manejo sustentável?* Zarin D *et al.* org. Editora Peirópolis, São Paulo, SP.

VIEIRA S, TRUMBORE S, CAMARGO PB, SELHORST D, CHAMBERS JQ, HIGUCHI N & MARTINELLI LA. 2005. Slow growth rates of Amazonian trees: Consequences for carbon cycling. *PNAS* 102: 18502-18507.

WHITMAN AA, BROKAW NVL & HAGAN JM. 1997. Forest damage caused by selection logging of mahogany (*Swietenia macrophylla*) in northern Belize. *Forest Ecology and Management* 92: 87-96.

ZARIN DJ, ALAVALAPATI JRR, PUTZ J & SCHMINK M (ORG.). 2005. As florestas produtivas nos neotrópicos: conservação por meio do manejo sustentável? Editora Peirópolis, São Paulo-SP.

ZARIN DJ, SCHULZE M, VIDAL E & LENTINI M. 2007. Beyond Reaping the First Harvest: Management Objectives for Timber Production in the Brazilian Amazon. *Conservation Biology* 21: 916-925.

ZUIDEMA P, JONGEJANS, CHIEN PD, DURING HJ & SCHIEVING F. 2010. Integral Projection Models for trees: a new parameterization method and a validation of model output. *Journal of Ecology* 98: 345-355.

Tabela 1: Características das espécies estudadas.

Espécie	Família	Diâmetro máximo (mm)	Densidade de madeira (g*cm ⁻³)	Grupo ecológico
<i>G. glabra</i> (E)	Celastraceae	1500	0,71-0,87 ^a	Pioneira/Emergente
<i>Z. racemosa</i> (E)	Mimosoideae	700	0,95-1,0 ^c	Clímax/Dossel
<i>M. guianensis</i> (E)	Olacaceae	800	1,04 ^a	Clímax/Dossel
<i>M. bidentata</i> (E)	Sapotaceae	900	0,83 ^a	Clímax/Dossel
<i>M. huberi</i> (E)	Sapotaceae	1500	1,04 ^a	Clímax/Emergente
<i>P. hebetatum</i> (NE)	Burseraceae	400	0,65 ^b	Clímax/Sub-dossel
<i>P. anomala</i> (NE)	Sapotaceae	900	0,73 ^b	Clímax/Dossel

Notas: (E) exploradas, (NE) não exploradas, ^a Lorenzi 2009, ^b Araújo 2007, ^c Ferreira & Hopkins 2004.

Tabela 2: Parâmetros utilizados para realizar as matrizes de corte segundo cada modelo de exploração.

Modelo de exploração	Ciclo de corte (anos)	DAP mínimo ^a (mm)	Intensidade de corte
Plano de Manejo FSC	30	400	Até 60%
Executado Mil	30	400	Vários ^b
Lei de Gestão de Floresta	35	500	Até 90%

Notas: ^a O diâmetro de corte para a espécie *M. guianensis* foi de 20 a 40 DAP, já que esta espécie é utilizada somente em tora, e extraída dentro desses limites de DAP.

^b Intensidades de corte (% de indivíduos adultos mapeados pela madeira que foram cortados) realizada para cada uma das espécies estudadas na Mil Madeira Itacaotiara; *M. guianensis* (40%); *M. huberi* (50%); *M. bidentata* (20%), *G. glabra* (30%); *Z. racemosa* (26%). Os parâmetros apresentados nessa tabela referentes à Lei de Gestão de Floresta estão baseados na Resolução do CONAMA 406/2009.

Tabela 3– Resumo das estatísticas DMAX (Komalgorov-Smirnof), referentes à comparação entre os talhões explorados e as áreas controle.

		Zr	Pa	Mh	Gg	Mg	Mb	Ph	Efeito da comparação
2005	MC	0,12	0,33	0,20	0,55	0,29			Cinco espécies sentem o impacto, só Mb e Ph não recuperaram a estrutura em cinco anos
2002	MC	0,19	0,44	0,30					Após 14 anos apenas Zr não recuperou a estrutura.
1995	MC	0,21							

Notas: Zr, *Zygia racemosa*; Pa, *Pouteria anomala*; Mh, *Manilkara huberi*; Gg, *Goupia glabra*; Mg, *Miquartia guianensis*; Mb, *Manilkara bidentata*, Ph, *Protium hebetatum*.

Tabela 4: Taxa de crescimento populacional para as espécies estudadas em cada uma dos tratamentos, relativos a uma matriz de 30 anos.

Espécie	Controle	Executado Mil	PMFSC	LGF
<i>G. glabra</i>	0,9713	0,8132	0,6895	0,5666
<i>M. bidentata</i>	0,8970	0,8046	0,7636	0,7397
<i>M. huberi</i>	1,0126	0,8447	0,8006	0,7787
<i>Z. racemosa</i>	1,001	0,8177	0,8087	0,8013
<i>M. guianensis</i>	1,2110	0,9859	0,9039	0,6857
<i>P. anomala</i>	1,1321	0,8669	0,8669	0,8669
<i>P. hebetatum</i>	1,3097	1,2875	1,2875	1,2875

Notas: Controle se refere a lambdas encontrados nas simulações realizadas com dados das áreas controle, Executado Mil se refere a lambdas encontrados nas simulações realizadas considerando o que realmente foi explorado na Mil Madeireira, PMFSC se refere a lambdas encontrados nas simulações realizadas considerando o proposto em planos de manejo do FSC, LGF se refere a lambdas encontrados nas simulações realizadas considerando o proposto pela Lei de Gestão de Floresta e Resolução do Conama.

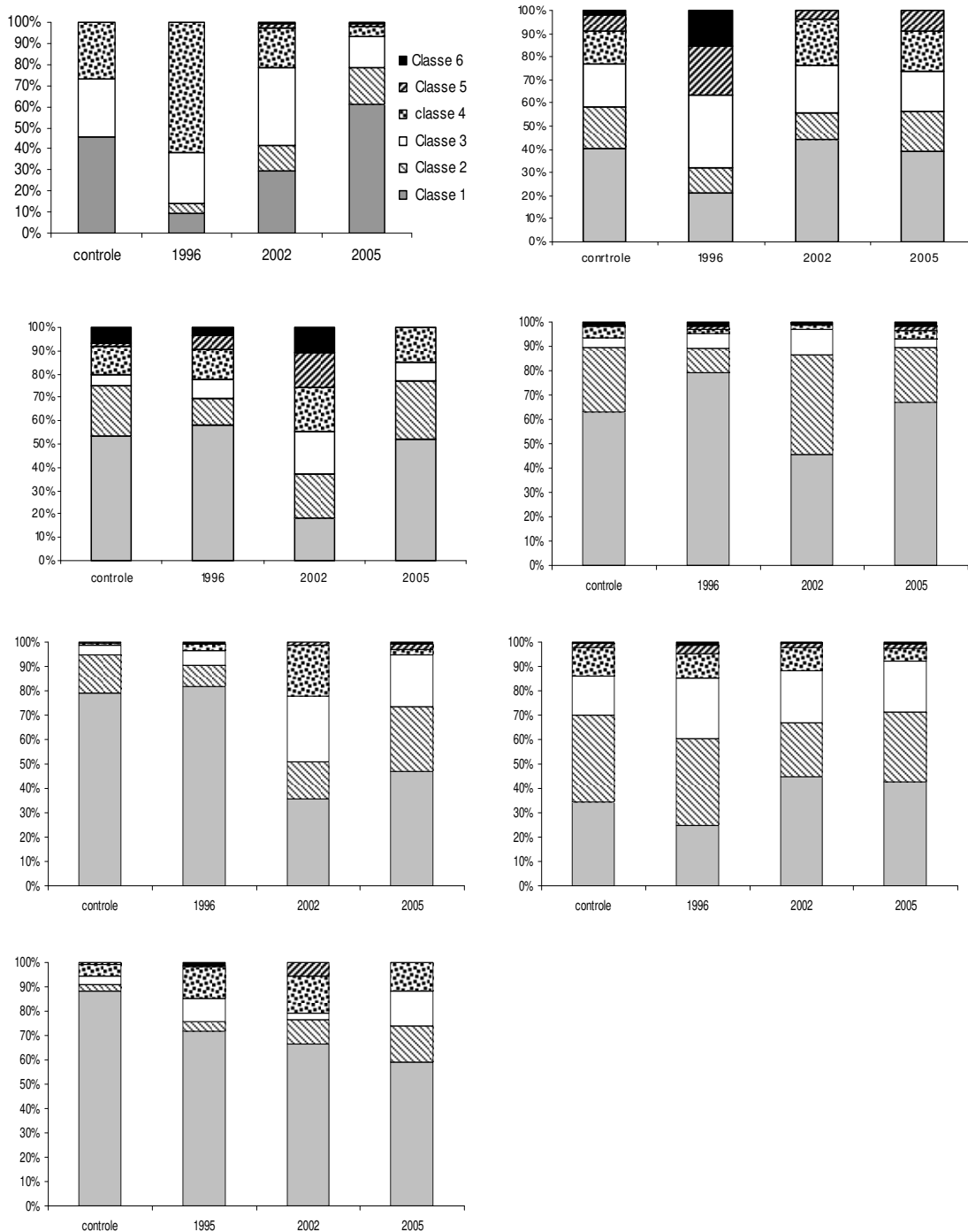


Figura 1: Estrutura de tamanho por espécie, em cada uma das áreas estudadas. Coluna da esquerda, de cima para baixo: *Gouppia glabra*, *Manilkara huberi*, *Zygia racemosa*, *Pouteria anomala*. Coluna de direita, de cima para baixo: *Manilkara bidentata*, *Minquartia guianensis*, *Protium hebetatum*. As classes de tamanho estão descritas no texto. Todos os gráficos possuem legenda de acordo com o gráfico referente à *G. glabra*.

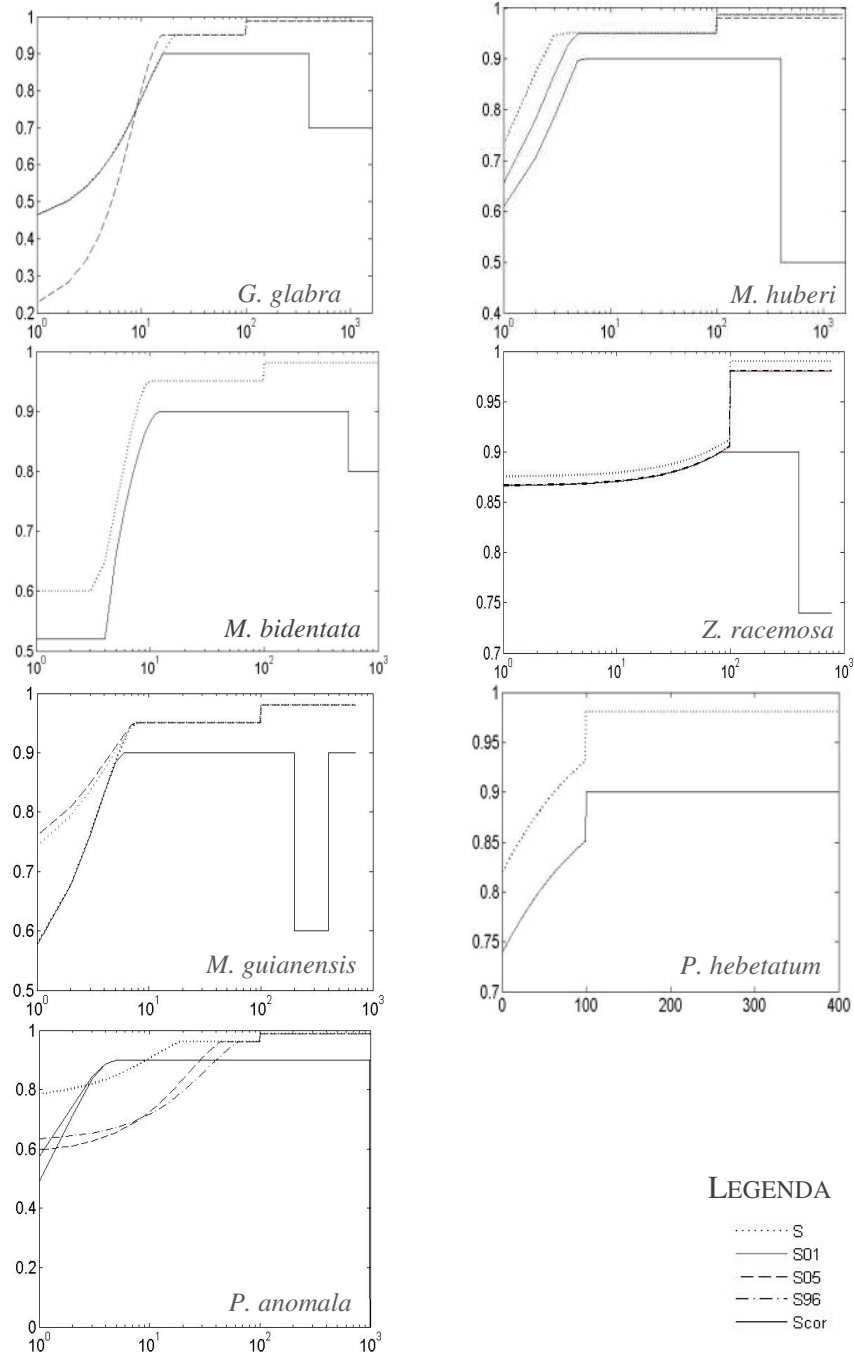


Figura 2: Sobrevivência das espécies estudadas. O eixo x está em escala logarítmica para evidenciar as maiores mudanças na sobrevivência, que são para os indivíduos jovens. S representa a sobrevivência nas áreas controle, S96 representa nas áreas exploradas em 1996, S02 nas áreas exploradas em 2002, S05 nas áreas exploradas em 2005 e Scor nas simulações relativas ao corte realizado na Mil Madeireira. Como as equações para algumas espécies foram similares entre as áreas estudadas, nem sempre estão exibida no gráficos todas as linhas referentes às diferentes áreas estudadas. Verificar que no corte, com exceção das espécies não exploradas, foi imposta uma mortalidade referente ao percentual explorado na Mil Madeireira. Para as outras simulações, seja para o proposto pelo Conama ou FSC, utilizamos taxas de mortalidade no corte equivalentes as respectivas proporções de exploração permitidas em cada um dos planos de manejo (ver tabela 2), não mostradas nesse gráfico.

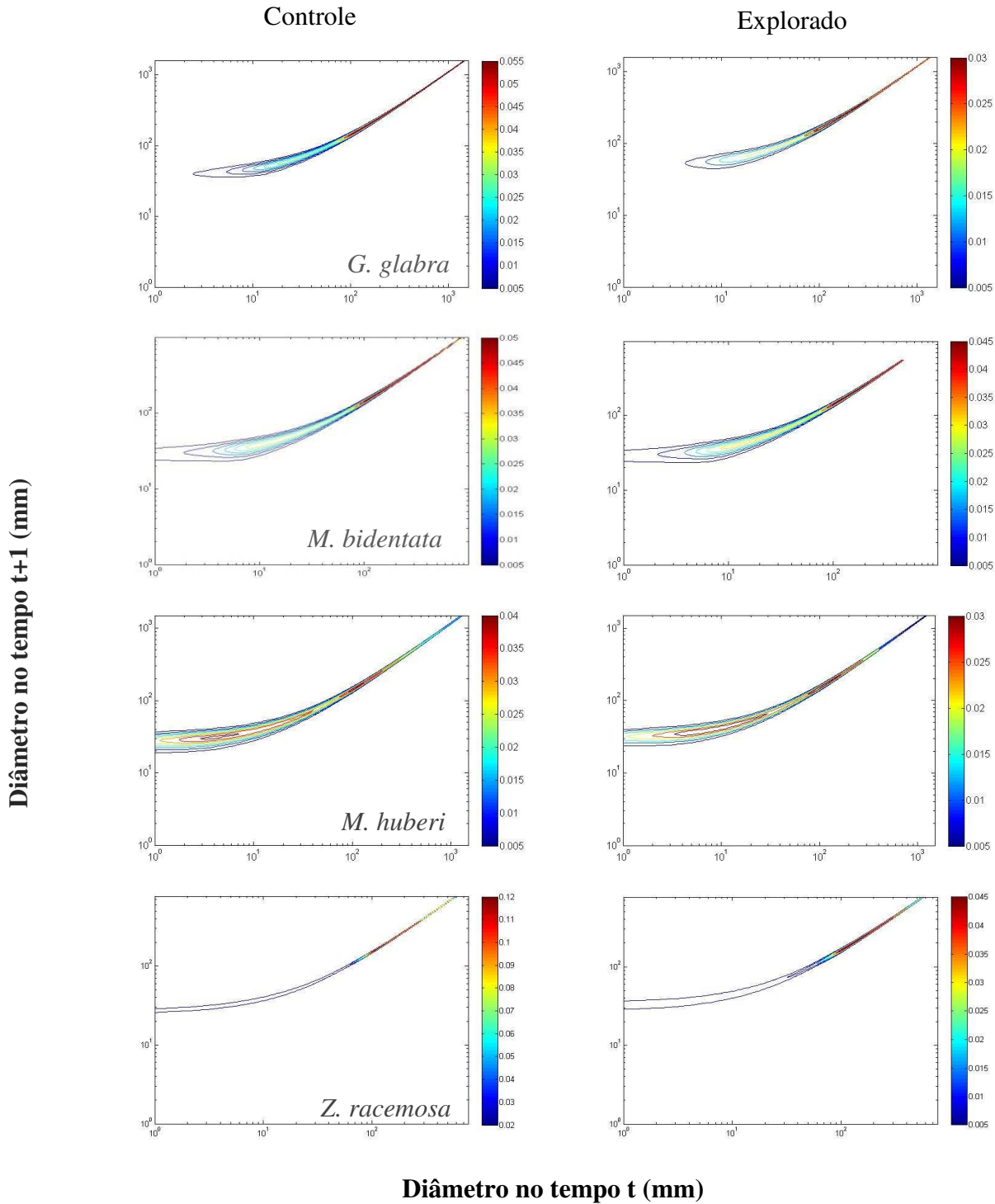


Figura 3: Probabilidade de crescimento e sobrevivência $P(x,y)$ dos indivíduos das espécies estudadas, em função do diâmetro inicial. Em azul estão representadas as menores probabilidades e em vermelho, as maiores. Nas colunas da esquerda estão representados probabilidade de crescimento e mortalidade para as áreas controle e na coluna da direita para as áreas com exploração (referente ao que realmente foi explorado na Mil Madeireira), para as mesmas espécies. Eixos x e y em escala logarítmica.

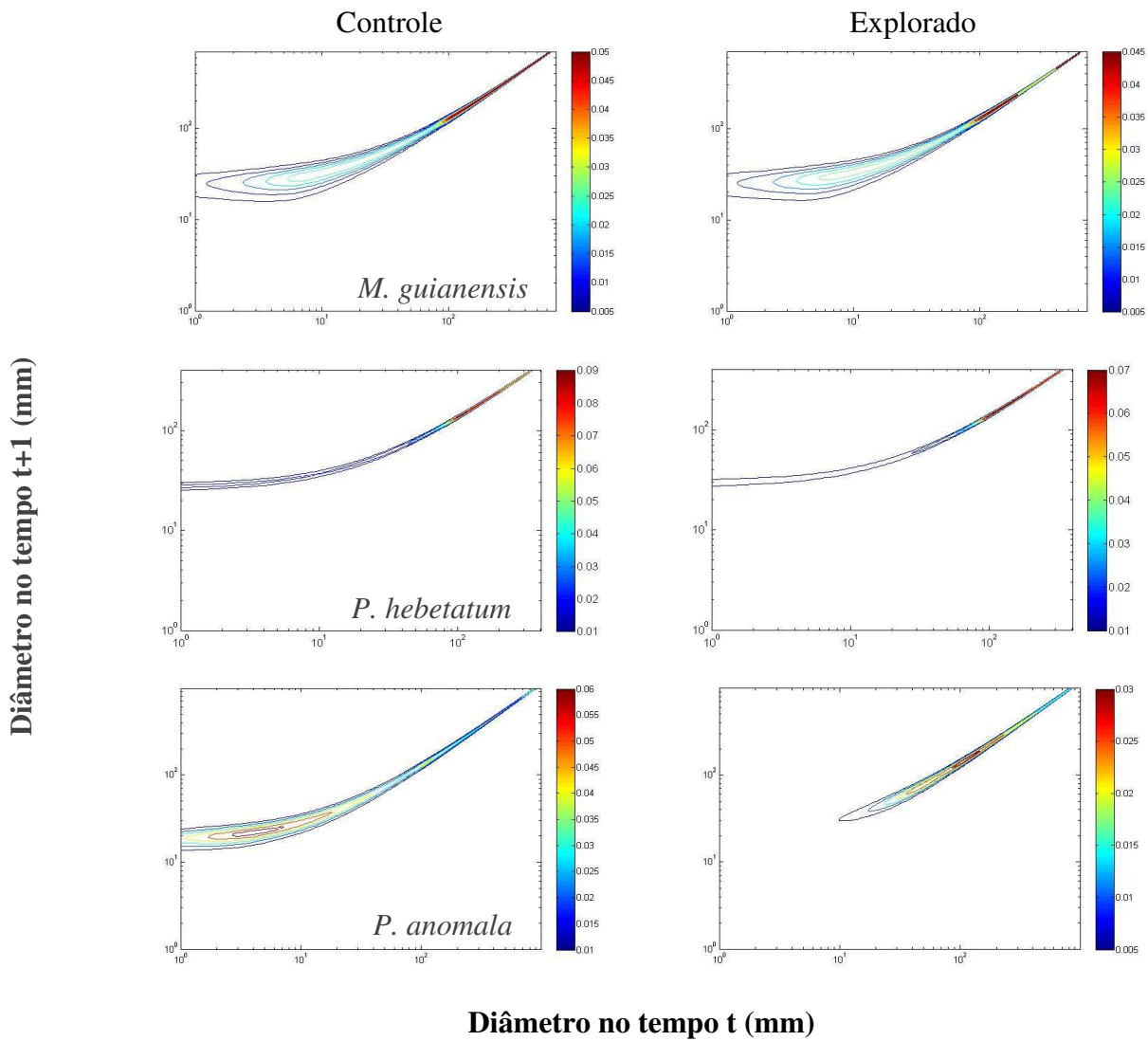
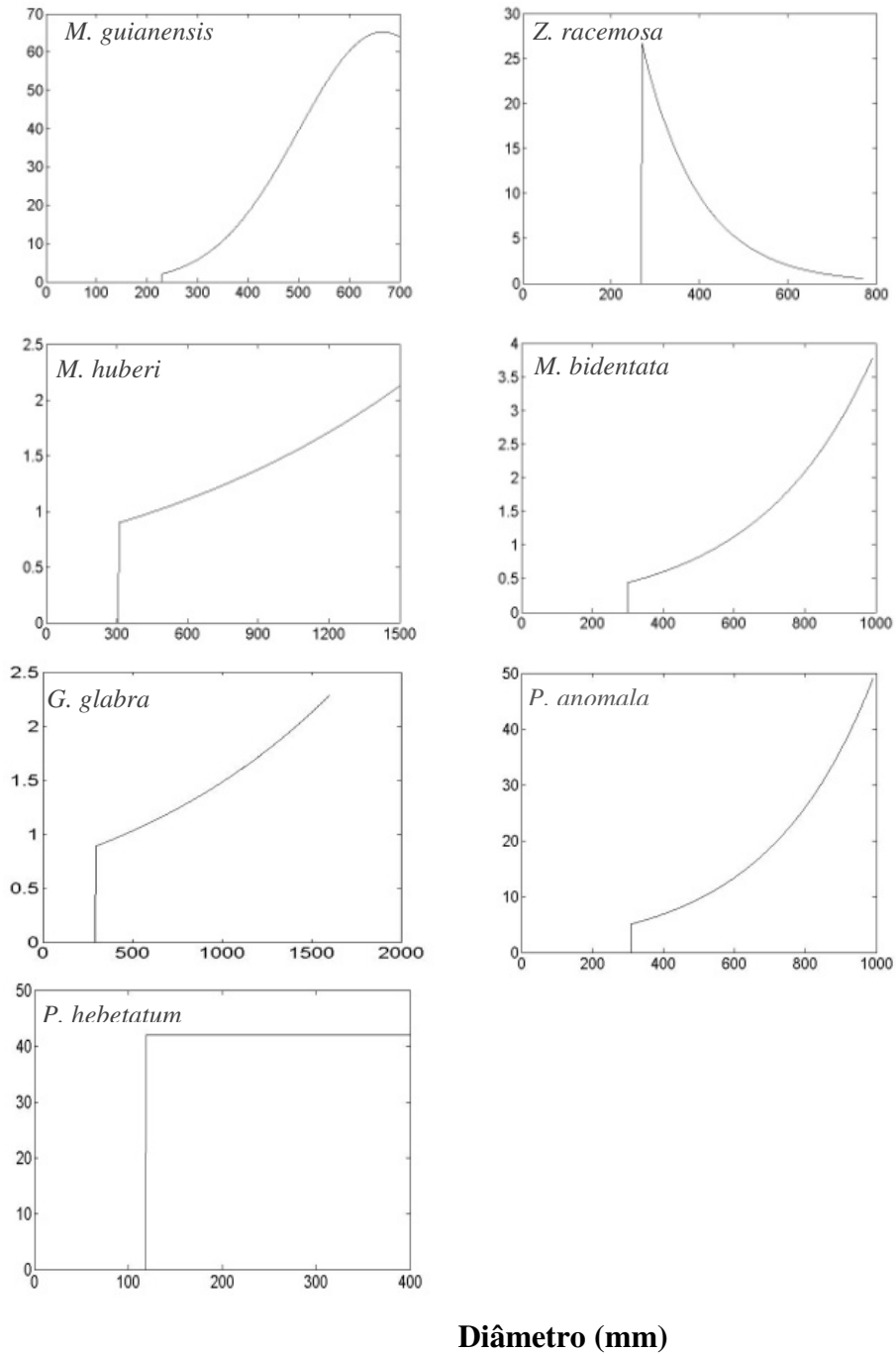


Figura 3 (continuação): Probabilidade de crescimento e sobrevivência $P(x,y)$ dos indivíduos das espécies estudadas, em função do diâmetro inicial. Em azul estão representadas as menores probabilidades e em vermelho, as maiores. Nas colunas da esquerda estão representados probabilidade de crescimento e mortalidade para as áreas controle e na coluna da direita para as áreas com exploração (referente ao que realmente foi explorado na Mil Madeireira), para as mesmas espécies. Eixos x e y em escala logarítmica.

Número de recrutas por evento reprodutivo



Diâmetro (mm)

Figura 4: Fecundidade das espécies estudadas. No eixo x está representado o número de recrutas por evento reprodutivo e no eixo y esta representado o diâmetro.

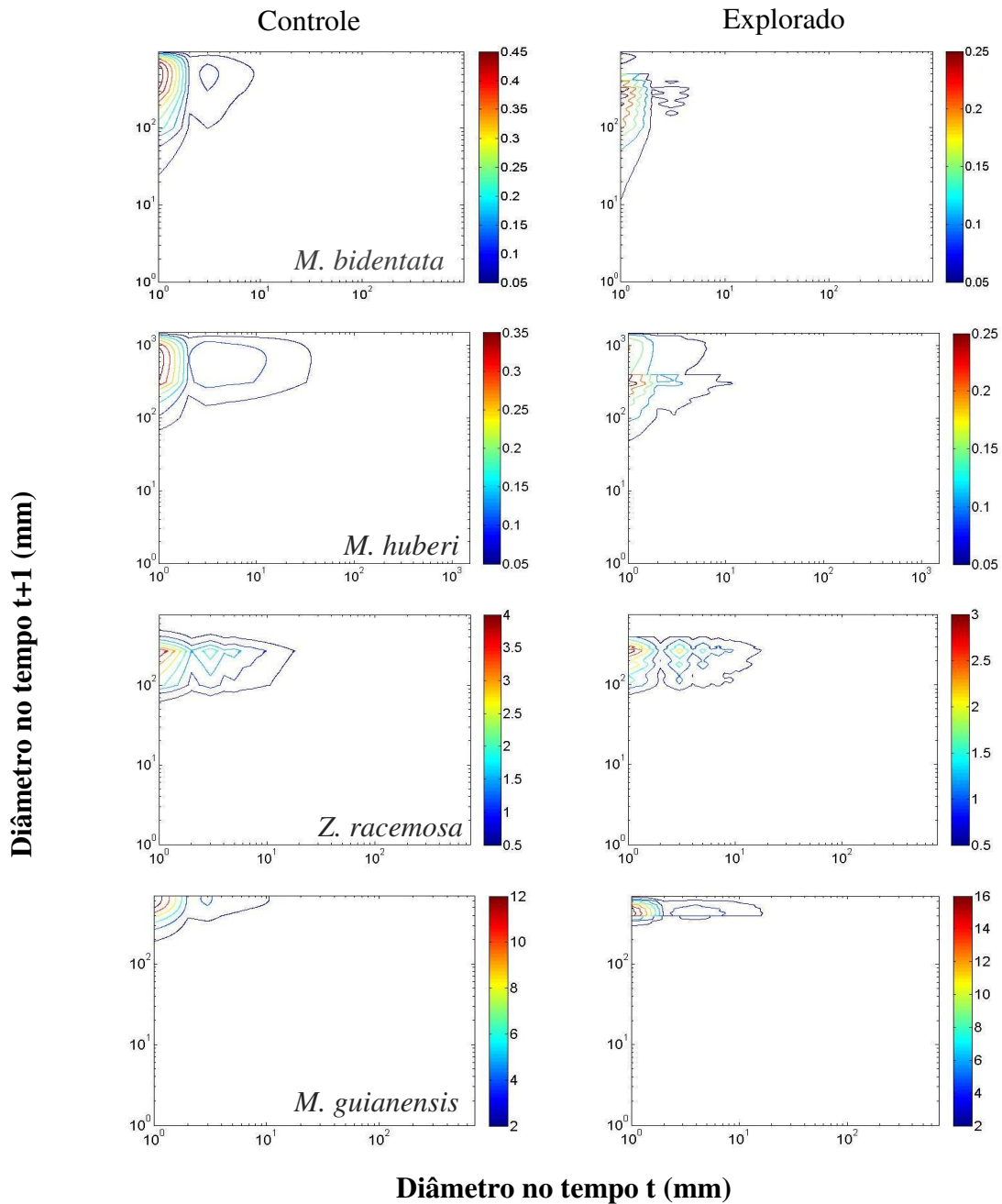


Figura 5: Sensitividade de lambda à variação nas probabilidades de transição das espécies estudadas. Nas colunas da esquerda estão representados sensitividades para as áreas controle e na coluna da direita para as áreas com exploração (referente ao que realmente foi explorado na Mil Madeireira), para as mesmas espécies. Em azul estão representadas as menores sensitividades e em vermelho, as maiores. Eixos x e y em escala logarítmica.

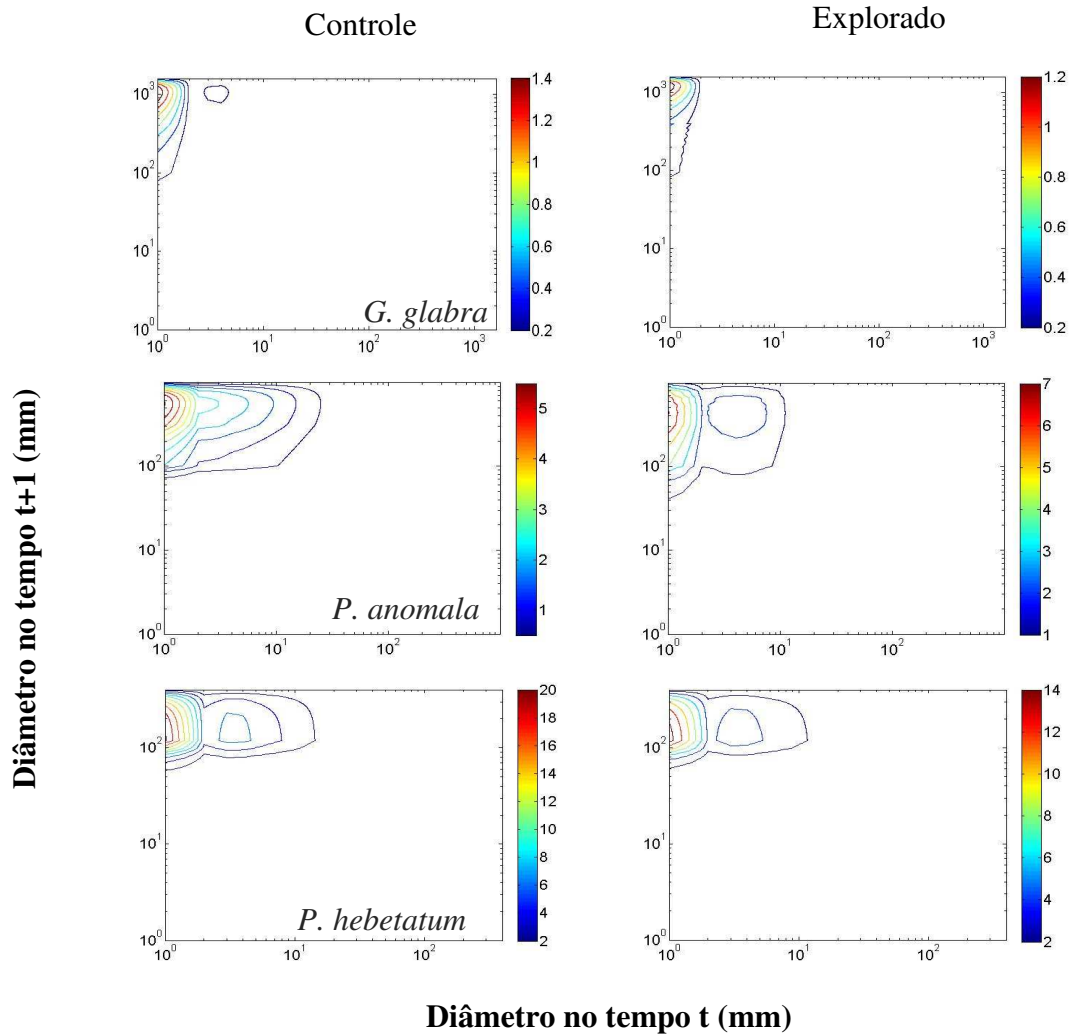


Figura 5 continuação: Sensitividade de λ à variação nas probabilidades de transição das espécies estudadas. Nas colunas da esquerda estão representados sensibilidades para as áreas controle e na coluna da direita para as áreas com exploração (referente ao que realmente foi explorado na Mil Madeireira), para as mesmas espécies. Em azul estão representadas as menores sensibilidades e em vermelho, as maiores. Eixos x e y em escala logarítmica.

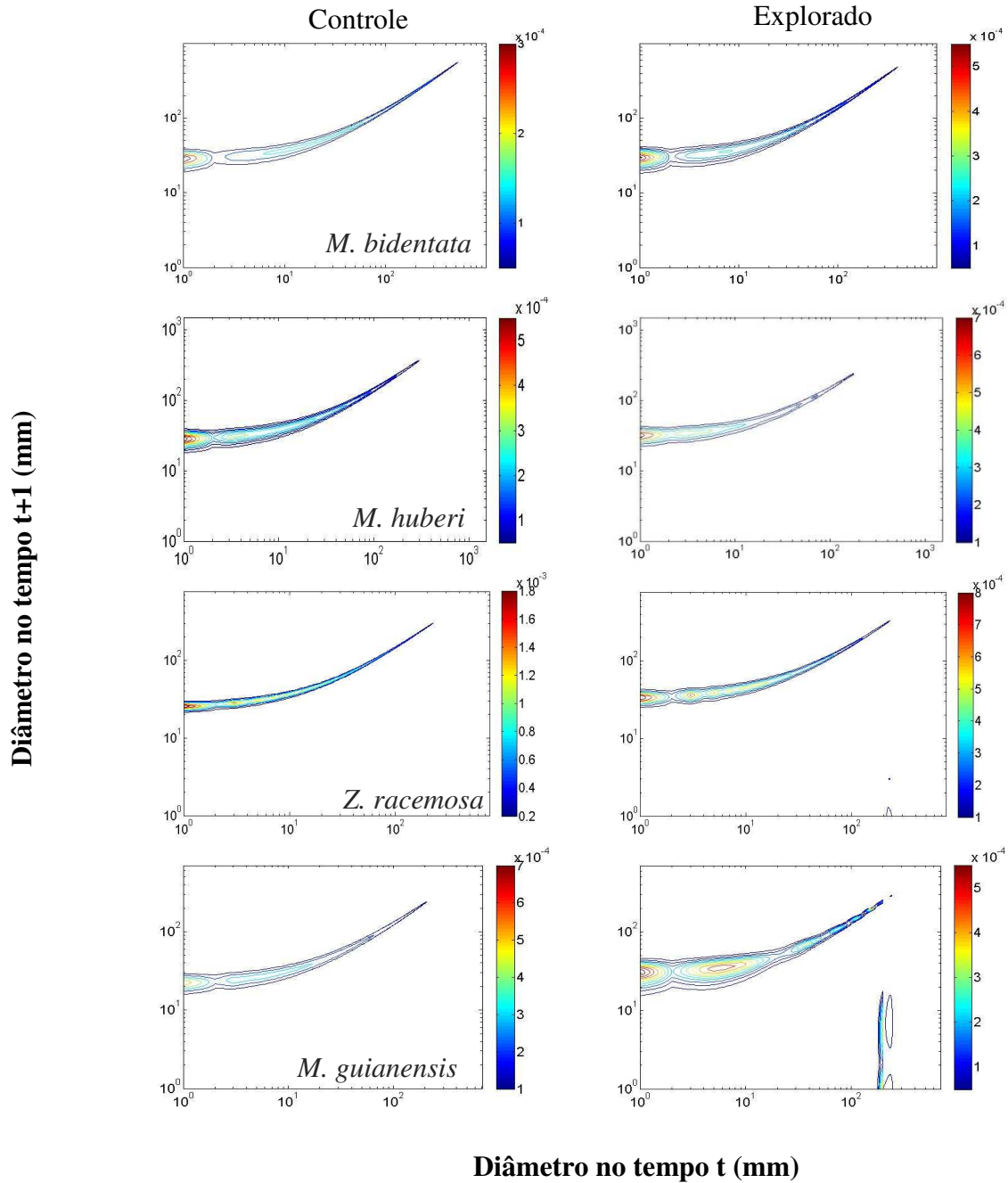


Figura 6: Elasticidades de lambda à variação nas probabilidades de transição para as espécies estudadas. Nas colunas da esquerda estão representados elasticidades para as áreas controle e na coluna da direita para as áreas com exploração (referente ao que realmente foi explorado na Mil Madeireira), para as mesmas espécies. Em azul estão representadas as menores elasticidades e em vermelho, as maiores. Eixos x e y em escala logarítmica.

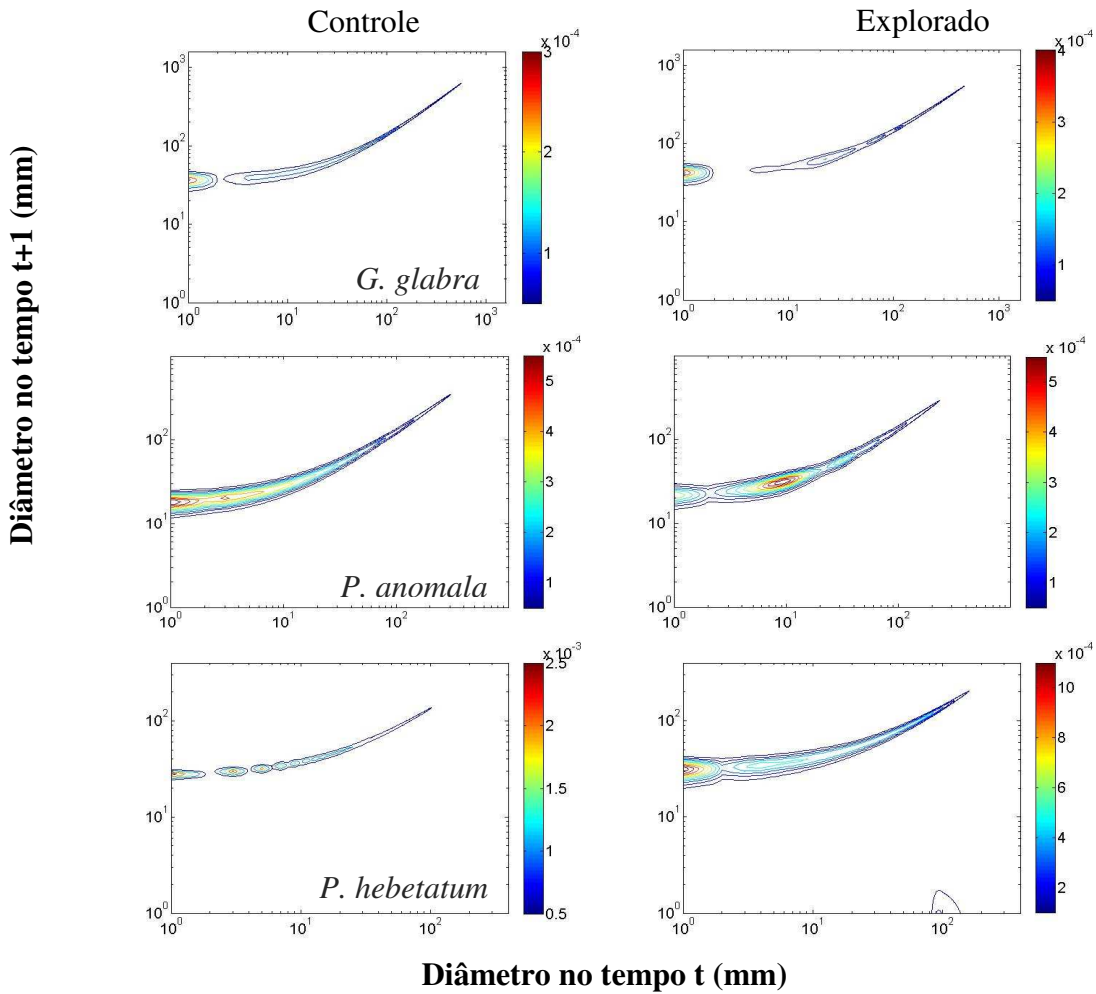
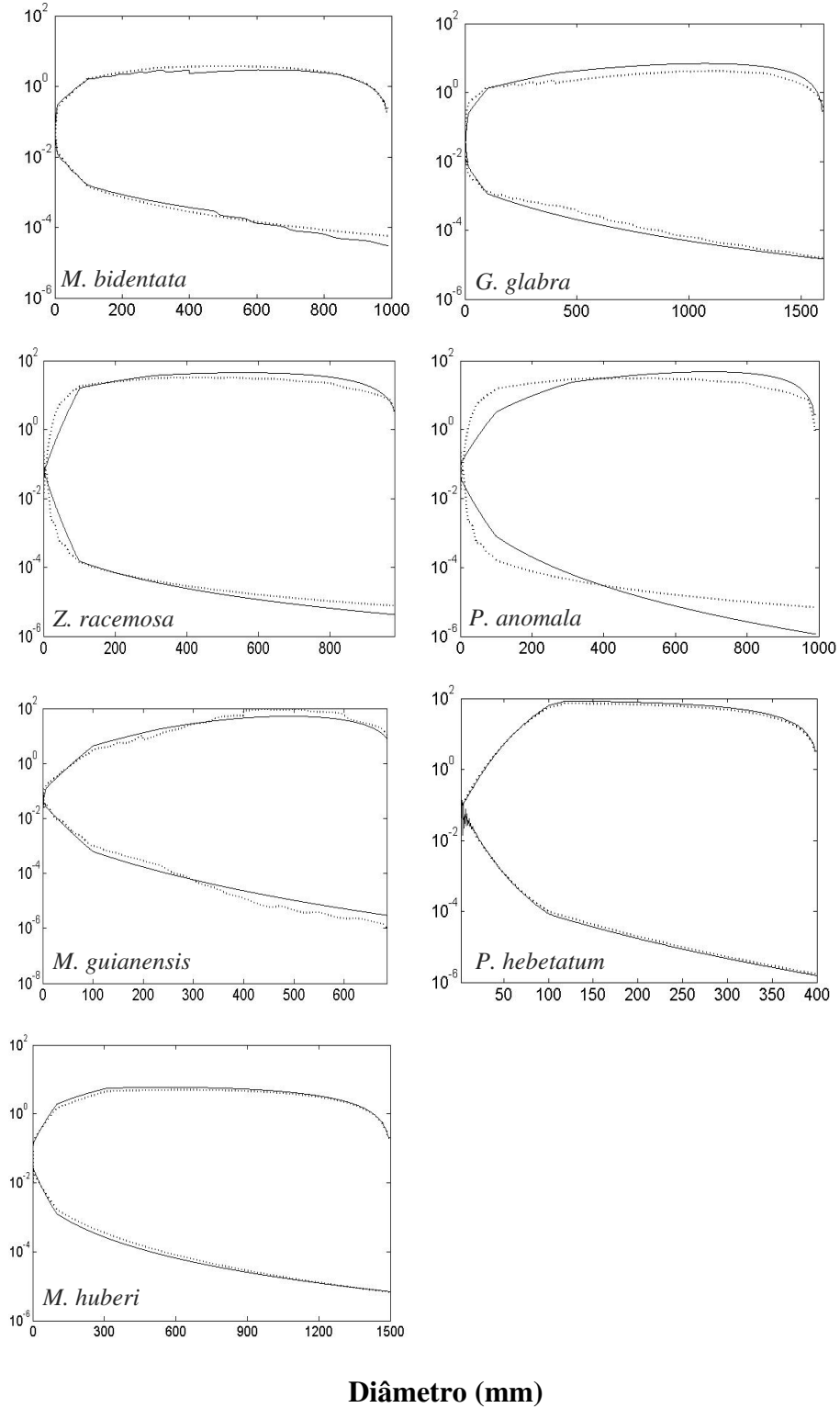


Figura 6 (continuação): Elasticidades de λ à variação nas probabilidades de transição para as espécies estudadas. Nas colunas da esquerda estão representados elasticidades para as áreas controle e na coluna da direita para as áreas com exploração (referente ao que realmente foi explorado na Mil Madeireira), para as mesmas espécies. Em azul estão representadas as menores elasticidades e em vermelho, as maiores. Eixos x e y em escala logarítmica.

Estrutura estável de tamanho



Diâmetro (mm)

Figura 7: Estrutura estável de tamanho (linhas de baixo) e valor reprodutivo (linhas de cima) para as áreas controle (linhas cheias) e exploradas (linhas tracejadas). Eixo y em escala logarítmica.

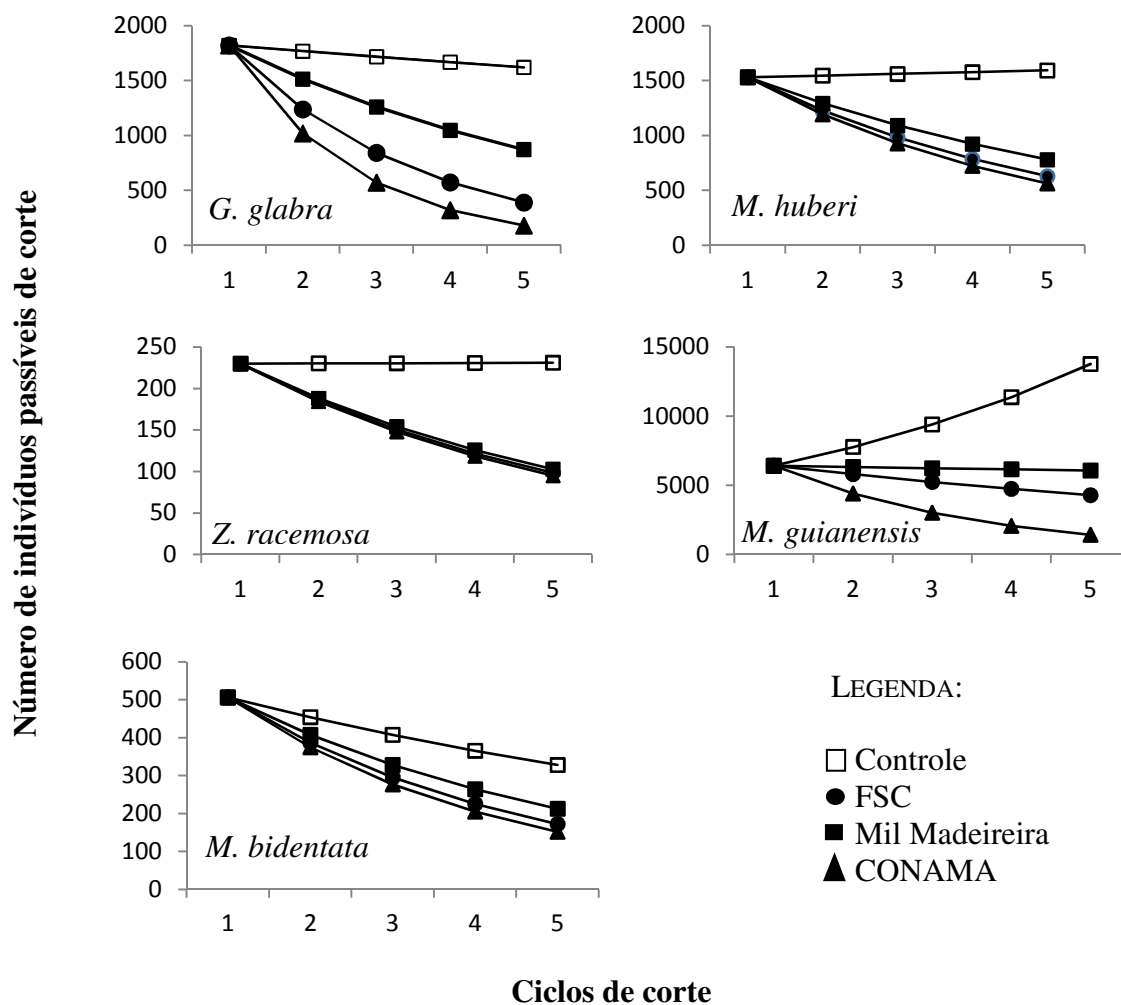


Figura 8: Projeção do número de indivíduos acima do tamanho permitido para corte em 2000 hectares, segundo os lambdas encontrados para os diferentes parâmetros de manejo estudados (ver Legenda no gráfico). Eixo x representa sucessivos ciclos de corte e eixo y representa número de indivíduos passíveis de corte.

CAPÍTULO II
APÊNDICE I

Funções e parâmetros utilizados para construir os modelos IPM, por espécie e local de estudo.

Para cada espécie, um modelo foi desenvolvido, levando em conta diferenças no crescimento e sobrevivência encontrados em cada um dos locais estudados. Quando diferenças entre locais não foram significativas (dados não mostrados), apenas uma equação foi desenvolvida para todos os locais.

Minuartia guianensis

Relação entre altura e das de indivíduos < 10mm diâmetro (n= 1097)

$$\text{Diam} = 0,008 * \text{altura} + 0,145 \quad r^2 = 0,78$$

Média Crescimento:

E2005

$$\text{tamanho } t+1 = 0,993 * \text{tamanho } t + 0,771 \quad r^2=0,99$$

E2002

$$\text{tamanho } t+1 = 1,015 * \text{tamanho } t + 0,273 \quad r^2= 0,99$$

E1996

$$\text{tamanho } t+1 = 1,008 * \text{tamanho } t + 0,360 \quad r^2= 0,99$$

Controle

$$\text{tamanho } t+1 = 1,043 * \text{tamanho } t + 0,423 \quad r^2= 0,99$$

Variância Crescimento:

$$\sigma_{(E2005)} = 0,014 + 0,005 * \text{tamanho } t$$

$$\sigma_{(E2002)} = 0,130 + 0,008 * \text{tamanho } t$$

$$\sigma_{(E1996)} = 0,014 + 0,005 * \text{tamanho } t$$

$$\sigma_{(Control)} = 0,702 + 0,016 * \text{tamanho } t$$

Sobrevivência indivíduos > 110 mm diâmetro (dados PDBFF) = 0,0108

Sobrevivência para jovens (< 110 mm diâmetro):

$$\text{logit (sobrev_2005)} = 0,870 + 0,290 * \text{tamanho } t; \quad p < 0,01$$

$$\text{logit (sobrev_2002)} = 0,768 + 0,314 * \text{tamanho } t; \quad p < 0,01$$

$$\text{logit (sobrev_1996)} = 0,870 + 0,290 * \text{tamanho } t; \quad p < 0,01$$

$$\text{logit (sobrev_control)} = -0,125 + 0,431 * \text{tamanho } t; \quad p < 0,01$$

Fecundidade (N=82)

$$\text{Recrutas} = \exp(-3,822 + 0,024 * \text{tamanho } t - 0,000018 * (\text{tamanho } t)^2) \quad p < 0,0001$$

Manilkara huberi

Relação entre altura e das de indivíduos < 10mm diâmetro (n = 230)

$$\text{Diam} = 0,0097 * \text{altura} + 0,235$$

$r^2 = 0,83$

Média Crescimento:

E2005

$$\text{tamanho } t+1 = 1,024 * \text{tamanho } t + 0,283$$

$r^2 = 0,99$

E2002

$$\text{tamanho } t+1 = 1,006 * \text{tamanho } t + 0,772$$

$r^2 = 0,998$

E1996

$$\text{tamanho } t+1 = 1,009 * \text{tamanho } t + 1,308$$

$r^2 = 0,99$

Control

$$\text{tamanho } t+1 = 1,009 * \text{tamanho } t + 0,661$$

$r^2 = 0,99$

Variância Crescimento:

$$\sigma_{(E2005)} = 0,405 + 0,015 * \text{tamanho } t$$

$$\sigma_{(E2002)} = 1,197 + 0,027 * \text{tamanho } t$$

$$\sigma_{(E1996)} = 1,452 + 0,004 * \text{tamanho } t$$

$$\sigma_{(Control)} = 1,201 + 0,013 * \text{tamanho } t$$

Sobrevivência indivíduos > 110 mm diâmetro (dados PDBFF) = 0,016

Sobrevivência para jovens (< 110 mm diâmetro):

$$\text{logit}(\text{sobrev_explorada}) = 0,012 + 0,631 * \text{tamanho } t;$$

$p = 0,02$

$$\text{logit}(\text{sobrev_control}) = 0,071 + 0,942 * \text{tamanho } t;$$

$p < 0,01$

Fecundidade (N=18)

$$\text{Recrutas} = \exp(-0,335 + 0,000726 * \text{tamanho } t)$$

$p < 0,001$

Manilkara bidentata

Relação entre altura e das de indivíduos < 10mm diâmetro (n = 77)

$$\text{Diam} = 0,0094 * \text{altura} + 2,617$$

$r^2 = 0,73$

Média Crescimento:

Explorado

$$\text{tamanho } t+1 = 1,009 * \text{tamanho } t + 0,67$$

$r^2 = 0,99$

Controle

$$\text{tamanho } t+1 = 1,009 * \text{tamanho } t + 0,67$$

$r^2 = 0,99$

Variância Crescimento:

$$\sigma_{(\text{Explorado})} = 1,81 + 0,0015 * \text{tamanho } t$$

$$\sigma_{(\text{Control})} = 1,81 + 0,0015 * \text{tamanho } t$$

Sobrevivência indivíduos > 110 mm diâmetro (dados PDBFF) = 0,019

Sobrevivência para jovens (< 110 mm diâmetro):

$$\text{logit}(\text{sobrev_explorada}) = -1,15 + 0,440 * \text{tamanho } t;$$

$p = 0,02$

$$\text{logit}(\text{sobrev_controle}) = -1,15 + 0,440 * \text{tamanho } t;$$

$p < 0,01$

Fecundidade (N=15)

$$\text{Recrutas} = \exp(-1,421 + 0,0367 * \text{tamanho } t)$$

$p < 0,001$

Zygia racemosa

Relação entre altura e das de indivíduos < 10mm diâmetro (n= 805)

$$\text{Diam} = 0,010 * \text{altura} + 0,184$$

$$r^2 = 0,79$$

Média Crescimento:

E2005

$$\text{tamanho } t+1 = 1,015 * \text{tamanho } t + 0,740$$

$$r^2 = 0,99$$

E2002

$$\text{tamanho } t+1 = 1,015 * \text{tamanho } t + 0,740$$

$$r^2 = 0,99$$

E1996

$$\text{tamanho } t+1 = 1,017 * \text{tamanho } t + 0,310$$

$$r^2 = 0,99$$

Controle

$$\text{tamanho } t+1 = 1,015 * \text{tamanho } t + 0,53$$

$$r^2 = 0,99$$

Variância Crescimento:

$$\sigma_{(E2005)} = 0,026 + 0,003 * \text{tamanho } t$$

$$\sigma_{(E2002)} = 0,24 + 0,004 * \text{tamanho } t$$

$$\sigma_{(E1996)} = 2,34$$

$$\sigma_{(\text{Control})} = 0,22 + 0,001 * \text{tamanho } t$$

Sobrevivência indivíduos > 110 mm diâmetro (dados PDBFF) = 0,0125

Sobrevivência para jovens (< 110 mm diâmetro):

$$\text{logit}(\text{sobrev_2005}) = 1,867 + 0,004 * \text{tamanho } t;$$

$$p < 0,01$$

$$\text{logit}(\text{sobrev_2002}) = 1,867 + 0,004 * \text{tamanho } t;$$

$$p < 0,01$$

$$\text{logit}(\text{sobrev_1996}) = 1,867 + 0,004 * \text{tamanho } t;$$

$$p < 0,01$$

$$\text{logit}(\text{sobrev_control}) = 1,946 + 0,004 * \text{tamanho } t;$$

$$p < 0,01$$

Fecundidade (N=24)

$$\text{Recrutas} = \exp(5,39 + 0,0078 * \text{tamanho } t)$$

$$p < 0,0001$$

Goupia glabra

Relação entre altura e das de indivíduos < 10mm diâmetro (n= 274)

$$\text{Diam} = 0,0067 * \text{altura} + 1,45$$

$$r^2 = 0,74$$

Média Crescimento:

E2005

$$\text{tamanho } t+1 = 1,009 * \text{tamanho } t + 1,964$$

$$r^2 = 0,99$$

E2002

$$\text{tamanho } t+1 = 1,004 * \text{tamanho } t + 1,318$$

$$r^2 = 0,99$$

E1996

$$\text{tamanho } t+1 = 1,004 * \text{tamanho } t + 1,318$$

$$r^2 = 0,99$$

Controle

$$\text{tamanho } t+1 = 1,004 * \text{tamanho } t + 1,318$$

$$r^2 = 0,99$$

Variância Crescimento:

$$\sigma_{(E2005)} = 4,669$$

$$\sigma_{(E2002)} = 2,190$$

$$\sigma_{(E1996)} = 2,190$$

$$\sigma_{(\text{Control})} = 2,190$$

Sobrevivência indivíduos > 110 mm diâmetro (dados PDBFF) = 0,016

Sobrevivência para jovens (< 110 mm diâmetro):

$$\text{logit}(\text{sobrev}_{2005}) = -1,520 + 0,293 * \text{tamanho } t;$$

$$p < 0,01$$

$$\text{logit}(\text{sobrev}_{2002}) = -0,298 + 0,156 * \text{tamanho } t;$$

$$p < 0,01$$

$$\text{logit}(\text{sobrev}_{1996}) = -0,298 + 0,156 * \text{tamanho } t;$$

$$p < 0,01$$

$$\text{logit}(\text{sobrev}_{\text{control}}) = -0,298 + 0,156 * \text{tamanho } t;$$

$$p < 0,01$$

Fecundidade (N=12)

$$\text{Recrutas} = \exp(-1,275 + 0,0025 * \text{tamanho } t)$$

$$p < 0,0001$$

Pouteria anomala

Relação entre altura e das de indivíduos < 10mm diâmetro (n= 597)

$$\text{Diam} = 0,00792 * \text{altura} + 0,7045$$

$$r^2 = 0,77$$

Média Crescimento:

E2005

$$\text{tamanho } t+1 = 1,006 * \text{tamanho } t + 0,614$$

$$r^2 = 0,99$$

E2002

$$\text{tamanho } t+1 = 1,024 * \text{tamanho } t + 0,190$$

$$r^2 = 0,99$$

E1996

$$\text{tamanho } t+1 = 1,006 * \text{tamanho } t + 0,360$$

$$r^2 = 0,99$$

Controle

$$\text{tamanho } t+1 = 1,028 * \text{tamanho } t + 0,061$$

$$r^2 = 0,99$$

Variância Crescimento:

$$\sigma_{(E2005)} = -0,00005 * (\text{tamanho } t)^2 + 0,046 * \text{tamanho } t + 0,5000$$

$$\sigma_{(E2002)} = -0,00004 * (\text{tamanho } t)^2 + 0,0314 * \text{tamanho } t + 0,6796$$

$$\sigma_{(E1996)} = -0,00003 * (\text{tamanho } t)^2 + 0,0314 * \text{tamanho } t - 0,1734$$

$$\sigma_{(\text{Control})} = -0,00001 * (\text{tamanho } t)^2 + 0,0796 * \text{tamanho } t - 0,0439$$

Sobrevivência indivíduos > 110 mm diâmetro (dados PDBFF) = 0,0136

Sobrevivência para jovens (< 110 mm diâmetro):

$$\text{logit}(\text{sobrev}_{2005}) = 1,183 + 0,108 * \text{tamanho } t;$$

$$p < 0,01$$

$$\text{logit}(\text{sobrev}_{2002}) = 0,511 + 0,042 * \text{tamanho } t;$$

$$p < 0,01$$

$$\text{logit}(\text{sobrev}_{1996}) = 0,322 + 0,065 * \text{tamanho } t;$$

$$p < 0,01$$

$$\text{logit}(\text{sobrev}_{\text{control}}) = -0,288 + 0,919 * \text{tamanho } t;$$

$$p < 0,01$$

Fecundidade (N=15)

$$\text{Recrutas} = \exp(0,00333 + 0,7949 * \text{tamanho } t)$$

$$p < 0,0001$$

Protium hebetatum

Relação entre altura e das de indivíduos < 10mm diâmetro (n= 1308)

$$\text{Diam} = 0,008 * \text{altura} + 0,1028$$

$$r^2 = 0,73$$

Média Crescimento:

Explorado

$$\text{tamanho } t+1 = 1,006 * \text{tamanho } t + 0,6644$$

$$r^2=0,99$$

Controle

$$\text{tamanho } t+1 = 1,006 * \text{tamanho } t + 0,6644$$

$$r^2=0,99$$

Variância Crescimento:

$$\sigma_{(\text{explorado})} = 0,0791 * (\text{ tamanho } t)^{0,455}$$

$$\sigma_{(\text{Control})} = 0,0791 * (\text{ tamanho } t)^{0,455}$$

Sobrevivência indivíduos > 110 mm diâmetro (dados PDBFF) = 0,02

Sobrevivência para jovens (< 110 mm diâmetro):

$$\text{logit} (\text{sobrev_explorado}) = 1,509 + 0,011 * \text{tamanho } t;$$

$$p < 0,01$$

$$\text{logit} (\text{sobrev_control}) = 1,509 + 0,011 * \text{tamanho } t;$$

$$p < 0,01$$

Fecundidade (N=10)

Recrutas=42

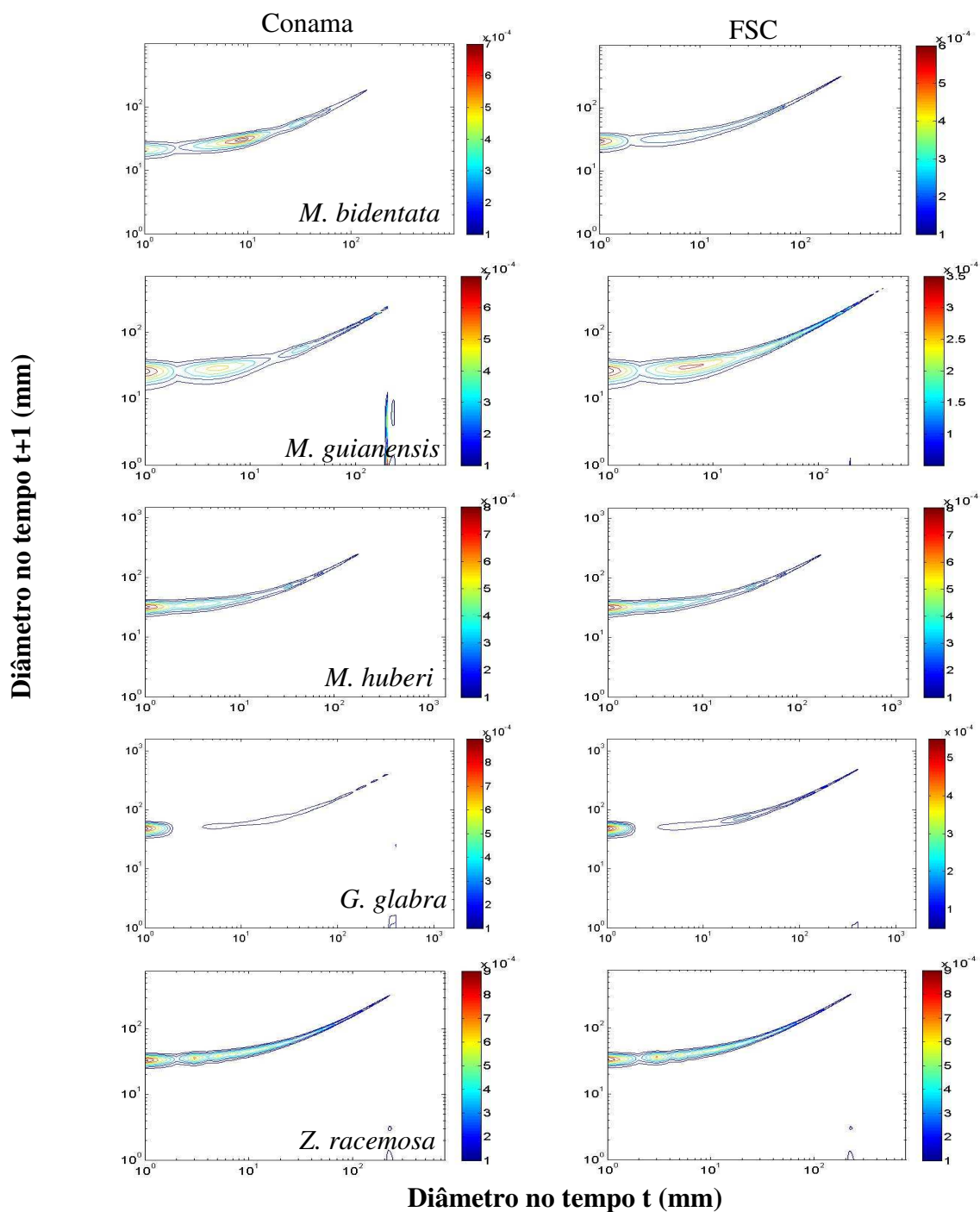
CAPÍTULO II
APÊNDICE 2

Figura A1: Elasticidades de lambda à variação nas probabilidades de transição para as espécies estudadas. Nas colunas da esquerda estão representados elasticidades para simulação segundo parâmetros Conama e na coluna da direita segundo parâmetros FSC, para as mesmas espécies. Eixos x e y em escala logarítmica. Essas simulações não foram realizadas para as espécies não exploradas *P. anomala* e *P. hebetatum*.

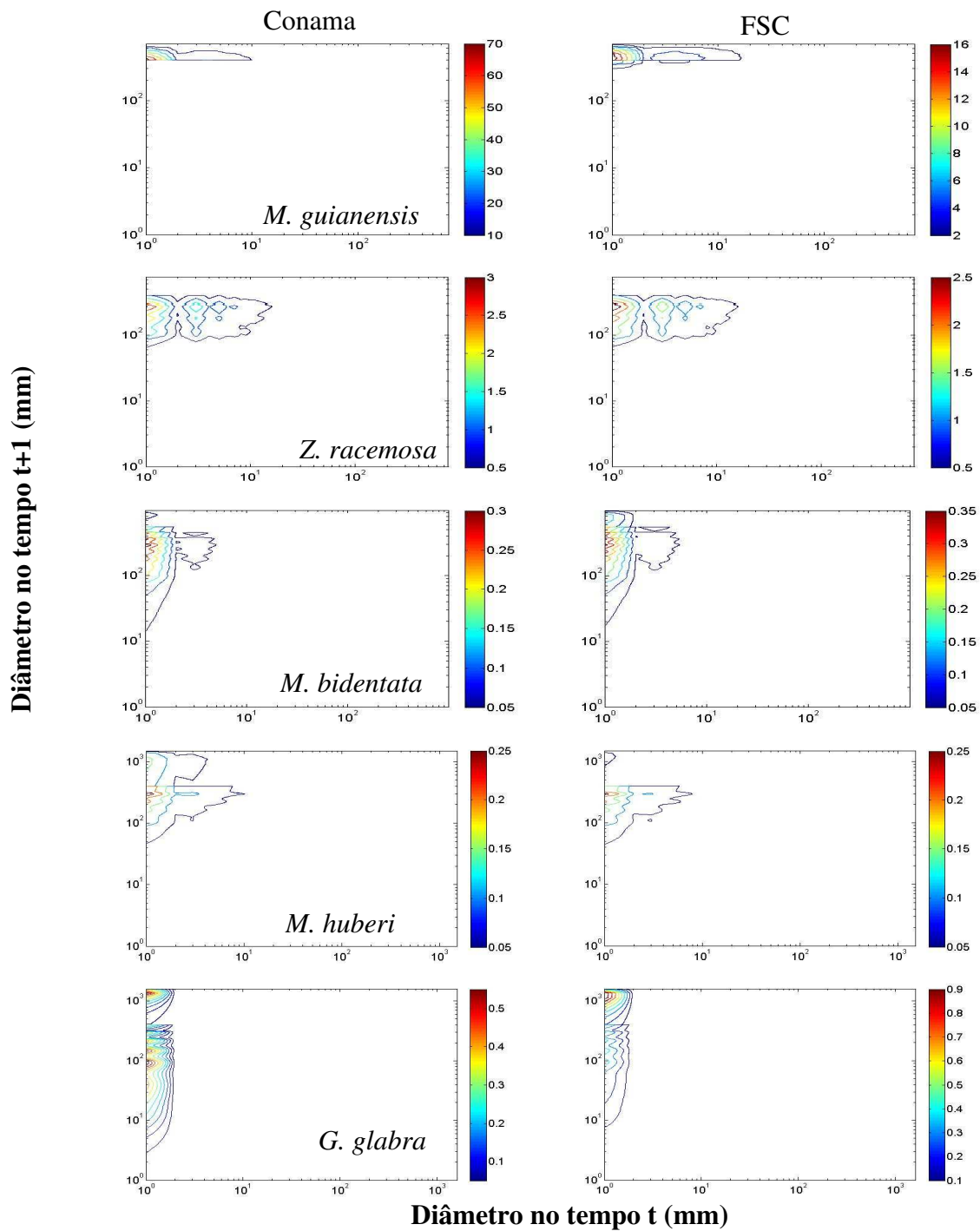


Figura A2: Sensitividade de λ à variação nas probabilidades de transição das espécies estudadas. Nas colunas da esquerda estão representados sensitividades para simulação segundo parâmetros do Conama e na coluna da direita para parâmetros do FSC, para as mesmas espécies. Em azul estão representadas as menores sensitividades e em vermelho, as maiores. Eixos x e y em escala logarítmica. Essas simulações não foram realizadas para as espécies não exploradas *P. anomala* e *P. hebetatum*.

CAPÍTULO III

Respostas demográficas de plântulas de espécies arbóreas a variações de luz e herbivoria em uma área de manejo florestal na Amazônia Central.

RESUMO

A disponibilidade de luz pode ser importante moduladora do crescimento de jovens e da dinâmica herbívoro-planta. Uma vez que herbivoria tem sido considerada um processo crítico para estabelecimento e crescimento de plântulas e juvenis de espécies arbóreas, entender como essa interação se comporta frente aos diferentes ambientes de luz encontrados na floresta, deve acrescentar importante conhecimento para a compreensão dos processos de regeneração das espécies arbóreas. Nesse trabalho avaliamos o crescimento de indivíduos jovens de três espécies arbóreas (*M. guianensis*, *P. hebetatum* e *Z. racemosa*) expostos ou protegidos de herbívoros, em ambientes com diferentes intensidades de luz, em uma área com e sem exploração seletiva de madeira na Amazônia Central. As três espécies escolhidas são tolerantes à sombra, sendo duas de dossel e uma de sub-dossel. Realizamos experimentos de transplante de plântulas e em cada local os indivíduos foram expostos ou protegidos de herbívoros. Foram medidas as alturas e tiradas fotos de todas as folhas no início e fim do experimento que durou dezesseis meses. Desse modo foi avaliado o efeito da incidência luminosa no crescimento e na herbivoria. O crescimento e as taxas de herbivoria foram maiores em áreas de clareiras comparadas às de sub-bosque e em áreas exploradas comparadas às áreas controle para *P. hebetatum* e *Z. racemosa*. O sub-bosque da área explorada apresentou baixas taxas de crescimento comparado aos outros locais estudados e as mais altas taxas de herbivoria, sendo, portanto, o local com as condições de regeneração mais desfavoráveis. A herbivoria foi um fator importante para a mortalidade, mas não condicionou diferentemente a mortalidade em clareiras e no sub-bosque ou entre áreas com e sem exploração. Desse modo, percebemos um efeito da exploração madeireira na interação herbívoro-planta, com alterações nas taxas de crescimento e herbívora dos indivíduos pequenos. Esse efeito, no entanto, parece não ser tão intenso de modo a alterar os padrões de mortalidade. Sendo assim, consideramos que as alterações ambientais causadas pela exploração madeireira podem modificar a interação entre herbívoros e plantas, mas sem efeitos para a regeneração das espécies.

Palavras-chave: Amazônia central, crescimento e mortalidade de jovens, regeneração em florestas tropicais, interação planta-herbívoro, exploração seletiva de madeira.

INTRODUÇÃO

A luz é considerada um dos principais fatores que limita e molda a sobrevivência e crescimento de muitas espécies florestais (Poorter 2005). Em alguns tipos de florestas tropicais, apenas 1% da luz incidente atinge o sub-bosque (Chazdon *et al.* 1996) e uma vez que muitas espécies arbóreas tem seu crescimento limitado pela quantidade de luz recebida (Chacon & Armesto 2006, Richards & Coley 2007, Norghauer *et al.* 2008), clareiras podem ser consideradas como fontes dinâmicas de aumento da produtividade em florestas (Richards & Coley 2007). A luz parece um recurso limitante ao crescimento inclusive de espécies arbóreas tolerantes a sombra e de estágios sucessionais tardios (Fraver *et al.* 1998, Norghauer *et al.* 2008).

A herbivoria também tem sido considerada como um fator biótico com extrema influência no estabelecimento, sobrevivência e crescimento de plântulas e juvenis de espécies arbóreas (Janzen 1970, Connell 1971, Fine *et al.* 2004, Marquis 2006). Sendo a luz um fator limitante para o crescimento de plantas, especialmente em florestas tropicais (Clark & Clark 1992), é de se esperar que a sua disponibilidade tenha influência sobre a dinâmica da interação planta-herbívoro (Kersh & Fonseca 2005). Segundo a hipótese de limitação de recursos, o impacto dos herbívoros na aptidão da planta deve ser maior em condições de limitada disponibilidade de carbono, como por exemplo, no sub-bosque, devido ao reduzido acesso à luz pelas plantas (Wise & Abrahamson 2005). Por outro lado, a hipótese de vigor da planta (Price 1991) prediz que a disponibilidade de recursos modifica as condições físicas da planta, que por sua vez determina a quantidade de herbivoria que o indivíduo experimenta. Plantas em clareira, com mais recursos, vão produzir mais folhas jovens (Chacon & Armesto 2006, Norghauer *et al.* 2008), e por isso receber maior ataque de herbívoros, já que folhas jovens normalmente possuem mais nitrogênio e menor quantidade de defesas mecânicas (Coley & Barone 1996).

A formação das clareiras naturais, que determina a distribuição das manchas de luz na floresta, é um processo dinâmico e condicionado por vários fatores, como vento, declividade do terreno, entre outros (Denslow & Hashtorn 1994), e que, inclusive podem estar relacionados com sua forma, extensão e impacto sobre a vegetação adjacente. Tamanho e forma das clareiras, por sua vez, devem influenciar fortemente o tipo de sucessão, crescimento dos indivíduos (Whitmore 1978, Hashtorn 1980), e a interação

entre regenerantes e herbívoros (Pearson *et al.* 2003) interferindo, portanto, no tempo de regeneração da vegetação (Denslow & Hashtorn 1994).

Talvez um dos principais efeitos da extração seletiva de madeira seja o aumento do número e tamanho de clareiras existentes na floresta (Vasconcelos *et al.* 2000, Pinard 2005). O uso de maquinaria pesada e abertura de trilhas de arraste aumentam ainda mais a incidência luminosa (direta ou indireta) em estratos que normalmente não receberiam tanta luz. Em função da maior abertura de dossel nas áreas de extração, seria esperado um rápido aumento no crescimento e abundância de folhas novas (Dirzo *et al.* 1992), seguidos por um aumento de insetos herbívoros (Coley 1987, Bongers & Popma 1990, Basset *et al.* 2001, Norghauer *et al.* 2008). Um aumento na riqueza e na abundância para alguns grupos de herbívoros tem sido verificado nas áreas de extração de madeira (Hill *et al.* 1995, Basset *et al.* 2001, Davis *et al.* 2001), mas ainda muito pouco se sabe sobre a influência da extração seletiva nas relações entre herbívoros e plantas. Deste modo, já que a luz deve resultar em incremento no crescimento, mas também na herbivoria, ainda não se tem claro qual o efeito final para a regeneração das espécies arbóreas nessas áreas exploradas,.

A exploração seletiva de impacto reduzido foi sugerida como forma de se conter o desmatamento, auxiliando a conservação das florestas tropicais (Putz *et al.* 2001, Zarin *et al.* 2005, Bandeira *et al.* 2010). Porém, a identificação de como os processos bióticos respondem a alteração provocada por essa exploração é necessária para se avaliar a efetividade dessas áreas como mantenedoras de processos biológicos. Nesse trabalho verificamos qual o efeito de um processo biológico (herbivoria) e um fator abiótico (luz), sobre o crescimento e a mortalidade de jovens de três espécies arbóreas, que estão entre as mais abundantes da comunidade. Avaliaremos ainda se os resultados encontrados diferem nas áreas com e sem exploração seletiva de madeira de baixo impacto. Nossa hipótese é de que o crescimento e a herbivoria aumenta nas áreas de clareiras, e nas áreas exploradas, em função de maior luminosidade encontrada nesses locais. Além disso, esperamos que a herbivoria gere diferenças na mortalidade e, conseqüentemente, na regeneração entre locais com diferentes aberturas de dossel.

MATERIAL E MÉTODOS

Áreas de estudo: Este trabalho foi conduzido entre abril de 2008 e agosto de 2009 nas áreas das Fazendas Dois Mil e Saracá (Km 226 da Rodovia AM-010, entre 2°43' e 3°04'S e entre 58°31' e 58°57'W), que compreendem as áreas de exploração e proteção da empresa Mil Madeireira Itacoatiara. Nosso experimento foi montado em uma área de proteção (área controle) dentro da madeireira, de aproximadamente 6000 ha e uma área que sofreu exploração seletiva de baixo impacto em 2005, de aproximadamente 8000 ha. Nessa madeireira, são retiradas aproximadamente 17m³/ha de madeira, equivalente a quatro ou cinco árvores (van Eldik 2005) e cerca de 7% da área é transformada em pátios para armazenamento de toras, trilhas de arraste e estradas (van Eldik 2005).

Espécies em estudo: Realizamos um experimento de transplante de plântulas com as espécies *Minquartia guianensis* (Olacaceae), *Protium hebetatum* (Burseraceae) e *Zygia racemosa* (Fabaceae), para avaliar alterações no crescimento e na interação dessas espécies com herbívoros invertebrados em ambiente de clareira e sub-bosque, nas áreas controle e exploradas. Essas espécies foram escolhidas porque são elementos dominantes nas florestas da Amazônia Central (Ribeiro *et al.* 1999) e produzem grande número de recrutas, de modo que se tornam muito abundantes entre os jovens presentes na floresta. As três espécies são tolerantes à sombra e de crescimento lento (Ribeiro *et al.* 1999) e podem ser caracterizadas como clímax. Duas são consideradas de dossel, *Z. racemosa* e *M. guianensis* (Ribeiro *et al.* 1999), e uma de sub-dossel, *P. hebetatum* (Vasquez 1997).

Modo de implementação do experimento e desenho experimental: Dez clareiras foram selecionadas no talhão explorado em 2005 e dez clareiras nas áreas sem exploração. Foram selecionadas clareiras de diversos tamanhos, mas abrangendo a mesma variação nas áreas de extração e controle, entre 300 e 900 m². Já que todas as clareiras utilizadas nas áreas de extração tiveram origem antrópica e datam de 2005, ou seja, no início do experimento tinham aproximadamente três anos, tentamos nas áreas sem extração, controlar a idade das clareiras em função da altura da vegetação regenerando no local.

Em cada clareira três tratamentos foram realizados. Primeiramente um indivíduo de cada espécie foi plantado e coberto por um “cubo” feito de tela de mosquiteiro, de 1,2 X 1,2 X 1,2 m, para excluir os herbívoros (sendo chamado agora PT, de proteção total).

Na mesma clareira, um indivíduo de cada espécie foi plantado com a armação e com tela de mosquiteiro apenas como um telhado, para servir de controle à entrada de luz direta, chamado agora de CT (Figura 1). Ainda, um indivíduo de cada espécie foi plantado apenas com a armação de arame para impedir a queda de folhas sobre as plântulas, sem obstruir a passagem de luz, chamado agora de SP. A 50 metros de cada clareira repetimos esses mesmos tratamentos em áreas de sub-bosque. Em todos os tratamentos limpamos a área a ser feita o transplante, para evitar efeito de competição com outras espécies. Periodicamente retirávamos folhas e galhos acumulados nos cubos e telhados de tela. Cada par de clareira e sub-bosque foi considerado um bloco, nas análises. Sendo assim, para cada área de exploração e sem exploração temos dez pares (blocos) de clareira e sub-bosque. A distância entre as clareiras foi de no mínimo 250 metros.

Uma foto hemisférica foi tirada de cada local (no meio de cada clareira e no sub-bosque pareado) e verificamos a abertura de dossel em cada um dos locais pela análise das fotos através do programa GLA (Frazer *et al.* 1999). Medidas do maior comprimento e da largura correspondente ao eixo perpendicular do maior comprimento foram tiradas de cada clareira. Variações relacionadas à abertura de dossel encontrada em cada um dos ambientes foram determinadas através de ANOVA de dois fatores, com exploração (explorado e não explorado) e estrutura de dossel (clareira e sub-bosque) como variáveis independentes. Os dados de proporção de abertura de dossel sofreram transformação angular (arcoseno da raiz quadrada da proporção) para as análises (Zar 1999). Para cada espécie, coletamos seis plântulas sob uma mesma árvore da espécie, de modo que cada uma fosse plantada em cada um dos três tratamentos na clareira e no sub-bosque pareado, sendo assim coletamos plântulas de 20 árvores. As plântulas foram transplantadas na segunda semana de abril de 2008 e a primeira medida foi realizada somente na primeira semana de junho de 2008, sendo cinquenta e cinco dias de intervalo entre o transplante e a primeira medida. Esse cuidado foi tomado para evitar qualquer efeito do transplante no experimento. Não houve diferenças em relação à altura, número de folhas e porcentagem de herbivoria entre os indivíduos nos diferentes tratamentos no início do experimento (dados não mostrados) e as plântulas utilizadas tinham de 10 a 22 cm de altura e em média 2 folhas (*M. guianensis*), 3 folhas (*Z. racemosa*) e 3 folhas (*P. hebetatum*). Cada folha foi marcada com caneta permanente para se verificar a ocorrência de folhas novas

durante o experimento. Em cada um desses indivíduos foram tiradas fotografias de todas as folhas do indivíduo sob fundo de papel milimetrado, para que se pudesse calcular a área de cada folha (Figura 2). A altura de cada indivíduo também foi medida, em centímetros. Visitas mensais até outubro de 2008 foram realizadas ao experimento com a finalidade de verificar possíveis danos e mortalidade dos indivíduos em função do transplante. Ao fim de catorze meses (agosto 2009) todas as plântulas foram novamente fotografadas, para se avaliar o efeito da luz e herbivoria no aumento ou diminuição de sua área foliar, comparando-se para cada folha, a área inicial e final, através de análise pelo programa Image J (Versão 1.38, Rasband 2007). A altura de todos os indivíduos vivos após o período do experimento foi remeida. Com esse programa digitalizamos todas as folhas e calculamos as áreas foliares totais potenciais de cada indivíduo e as áreas foliares consumidas pelos herbívoros, também para cada indivíduo.

Para a comparação do crescimento dos indivíduos entre os tratamentos, calculamos a taxa de crescimento relativo em área foliar (CRAF), em altura (CRALT) e em número de folhas (CRF), pelas fórmulas:

$CRAF = (LN(\text{área foliar total final}) - LN(\text{área foliar total inicial}))/t$, sendo considerada a área foliar total, como a soma da área com e sem dano e t como o tempo transcorrido em dias entre a foto tirada no fim e no início do experimento.

$CRALT = (LN(\text{altura final}) - LN(\text{altura inicial}))/t$

$CRF = (LN(\text{número de folhas final}) - LN(\text{número de folhas inicial}))/t$

Para a comparação da intensidade de herbivoria entre os tratamentos realizados, calculamos a taxa de herbivoria H através da fórmula $H = ((AEf/ATf) - (AEi/ATi))/t$. Onde AEF e AEi representam áreas com herbivoria finais e iniciais, respectivamente, e ATf e ATi áreas totais final e inicial, e t é o tempo transcorrido em dias entre a foto tirada no fim e no início do experimento (Kersh & Fonseca 2005). Esse índice foi calculado para cada indivíduo. Utilizamos a transformação $LN(1+1000H)$, para homogeneizar as variâncias relacionadas às medidas da taxa de herbivoria H (Pearson *et al.* 2003, Kersh & Fonseca 2005).

Para avaliar os efeitos das variáveis independentes, utilizamos um modelo misto de ANOVA fatorial, através do método REML (Residual/Restricted Maximum Likelihood). Consideramos como variáveis independentes a exploração (explorado, não

explorado), estrutura de dossel (clareira ou sub-bosque), e os tratamentos de exclusão de herbívoro (PT, CT, SP) realizados para avaliar os efeitos nas variáveis dependentes “crescimento relativo da área foliar”, “crescimento relativo em altura”, “crescimento relativo em número de folhas” e “taxa de herbivoria”. Cada par de clareira e sub-bosque foi considerado um bloco e avaliado como um efeito randômico. Análises prévias mostraram que não existem diferenças entre os resultados obtidos com os tratamentos em que somente existia um teto e sem proteção (dados não apresentados), indicando que a tela branca utilizada como teto não interferiu na quantidade/qualidade da luz recebida pelos indivíduos do experimento. Realizamos, portanto, as análises contrastando apenas os tratamentos com proteção total e com teto, já que assim, por termos menos níveis dentro da variável independente exclusão de herbívoros, não necessitaríamos de tantos testes *a posteriori*. Sendo assim, nosso controle passa a ser somente os indivíduos protegidos com teto, mas com livre acesso a herbívoros. Com relação aos testes *a posteriori*, em função das nossas hipóteses, realizamos comparações planejadas apenas dentro de cada tratamento de herbivoria, ou seja, somente entre os com proteção e somente entre os sem proteção. As comparações *a posteriori* foram realizadas através do teste Fisher LSD.

Para avaliar como a sobrevivência variou entre os tratamentos, utilizamos um modelo loglinear com efeito de exploração, estrutura de dossel (clareira x sub-bosque), exclusão de herbívoro e sobrevivência como variáveis independentes. Como nossa intenção era avaliar se a sobrevivência foi diferente entre cada nível dos tratamentos, nosso modelo foi composto pelas interações entre sobrevivência e efeito de exploração, sobrevivência e estrutura de dossel e, sobrevivência e exclusão de herbívoros.

Todas as análises foram realizadas através do programa Systat 11 (2004).

RESULTADOS

A incidência luminosa foi 41% maior nas áreas exploradas que nas áreas não exploradas (abertura de dossel média de 5,66% nas áreas exploradas e 3,96% nas áreas controle, Tabela 1) e 76% maior nas clareiras (6,20%) quando comparadas aos sub-bosques (3,54%, Tabela 1, Figura 3). A porcentagem de abertura do dossel foi maior nas clareiras presentes nas áreas exploradas do que em todas as outras áreas, inclusive

clareiras das áreas controle (Figura 3). Verificamos diferenças na intensidade luminosa entre sub-bosque e clareiras nas áreas controle (Figura 3). A abertura do dossel medida nos pontos de sub-bosque das áreas exploradas foi intermediária à encontrada no sub-bosque das áreas controle e clareiras das áreas controle (Figura 3) e não diferiu de nenhuma das duas, o que nos indica um aumento na luminosidade no sub-bosque das áreas exploradas.

Sobrevivência: A mortalidade, em geral, foi baixa para todas as áreas e espécies estudadas (Tabela 2). Nas áreas não exploradas, a taxa de mortalidade foi similar entre *Z. racemosa* e *P. hebetatum* (5% dos indivíduos, Tabela 2) e 70% maior para *M. guianensis* (8,3% dos indivíduos, Tabela 2). Nas áreas exploradas tivemos mortalidade similar entre *M. guianensis* e *P. hebetatum* (Tabela 2) que foi quase o dobro que a encontrada para *Z. racemosa* (Tabela 2). A grande maioria dos indivíduos mortos foi de tratamentos sem a proteção de herbívoros (10 de 12 indivíduos para *M. guianensis*, sete de 10 indivíduos para *P. hebetatum* e sete de sete para *Z. racemosa*).

Tanto para *P. hebetatum*, quanto para *Z. racemosa* a sobrevivência foi maior entre indivíduos com proteção que sem proteção (Tabela 3). Já para *M. guianensis* nenhum dos termos analisados em relação à sobrevivência foi significativo (Tabela 3).

Crescimento e herbivoria: O crescimento em área foliar para *M. guianensis* não diferiu entre os tratamentos (Tabela 4). No entanto, o crescimento em área foliar diferiu entre clareiras e sub-bosques das áreas exploradas e não exploradas (Tabela 4, Figura 4). Dentre os indivíduos protegidos de herbívoros, verificamos que os localizados nas clareiras da área explorada cresceram mais que todos os demais (Tabela 4, Figura 4). Dentre os indivíduos não protegidos verificamos que o crescimento foi similar para todos os tratamentos realizados (Figura 4). Nenhum efeito dos tratamentos no crescimento em altura ou número de folhas foi identificado para *M. guianensis* (Tabela 4, Figura 4).

A taxa de herbivoria foi maior nas áreas exploradas (independente de ser clareira ou sub-bosque) e nos indivíduos sem proteção (Tabela 4, Figura 4). Para os indivíduos não protegidos, as taxas de herbivoria encontradas no sub-bosque e na clareira da área explorada foram similares, e ambas foram maiores que a encontrada no sub-bosque da área controle (Figura 4). A taxa de herbivoria encontrada nas clareiras da área controle

não diferiu da encontrada no sub-bosque controle, nem das taxas encontradas na área explorada. (Figura 4).

Para *P. hebetatum*, o crescimento foi maior nas áreas de clareira em comparação com as de sub-bosque para as três medidas analisadas (altura, área foliar e número de folhas, Tabela 4). Os indivíduos localizados nas áreas exploradas cresceram mais em área foliar do que os localizados nas áreas controle (Tabela 4, Figura 4). Foi identificado ainda um maior crescimento nos indivíduos protegidos contra herbivoria (Tabela 4). Entre os indivíduos protegidos de herbívoros, apenas o crescimento dos indivíduos no sub-bosque da área controle foi menor que os demais. O crescimento encontrado para os indivíduos não protegidos foi similar em todos os tratamentos (Figura 4).

A produção de folhas novas e crescimento em altura foram maiores em clareiras em comparação com o sub-bosque, e nenhuma diferença foi encontrada entre indivíduos localizados nas áreas exploradas ou controle, ou entre os tratamentos de exclusão (Tabela 4, Figura 4).

Com relação à herbivoria, indivíduos de *P. hebetatum* tiveram maior área com dano nas áreas exploradas em comparação aos do controle (Tabela 4). Essa diferença também foi encontrada entre as áreas de clareira e sub-bosque (Tabela 4). Indivíduos com proteção tiveram área com dano menor do que indivíduos sem proteção (Tabela 4). A herbivoria encontrada nos indivíduos não protegidos localizados no sub-bosque das áreas controle foi menor que nas outras áreas (Tabela 4, Figura 4).

A espécie *Z. racemosa* apresentou diferenças no crescimento da área foliar entre indivíduos localizados nas áreas exploradas e controle, clareiras e sub-bosques, e também entre os tratamentos de exclusão (Tabela 4). Os indivíduos protegidos que apresentaram maior crescimento foram os que estavam localizados nas clareiras da área explorada e os indivíduos que apresentaram menor crescimento foram os localizados nas áreas de sub-bosque, tanto da área explorada, quanto da área controle (Figura 4). O crescimento verificado para as clareiras das áreas sem exploração não foi diferente das clareiras das áreas exploradas nem dos sub-bosques, sejam das áreas controle ou explorada (Figura 4). Já os indivíduos que ficaram expostos aos herbívoros não apresentaram diferenças no crescimento, em nenhuma das áreas estudadas (Figura 4).

O crescimento do número de folhas apresentou um comportamento diferente do crescimento da área foliar. Encontramos efeito da estrutura do dossel e exclusão de herbívoros em relação ao aumento do número de folhas, mas no entanto, nenhum efeito da exploração foi verificado (Tabela 4). Dentre os indivíduos protegidos, a produção de folhas novas foi menor unicamente no sub-bosque controle (Figura 4). Nenhuma diferença entre os fatores avaliados foi identificada em relação ao crescimento em altura para essa espécie (Tabela 4, Figura 4).

As taxas de herbivoria de *Z. racemosa* foram menores nos indivíduos que ficaram totalmente protegidos (Tabela 4). Também verificamos diferenças entre as taxas de herbivoria nas áreas exploradas e controle, e entre as clareiras e sub-bosque, sendo maior nas áreas exploradas e clareiras (Tabela 4, Figura 4). Dentre os indivíduos expostos aos herbívoros, a taxa de herbivoria encontrada para indivíduos do sub-bosque controle foi menor que a dos outros locais (Figura 4).

DISCUSSÃO

Tanto fatores físicos quanto bióticos influenciam a regeneração de espécies arbóreas das espécies tropicais (Brokaw 1985, Hubbell & Foster 1986). Os mecanismos (decorrentes de variáveis físicas ou de interações bióticas) que condicionam a regeneração ainda não são tão bem conhecidos. Nesse trabalho contribuímos para o conhecimento sobre como a interação entre herbívoros e plantas pode variar em função da estrutura de dossel.

A maior incidência de luz encontrada no sub-bosque das áreas exploradas deve ser resultado de danos na estrutura do dossel em função da exploração de madeira, seja por um efeito direto da queda de árvores, ou por trilhas de arraste localizadas nas áreas exploradas. As técnicas de exploração de impacto reduzido normalmente amortizam os danos ao dossel da floresta quando comparadas às de exploração convencional (Pereira Jr. *et al.* 2002, Asner *et al.* 2004), mas ainda assim geram alteração na estrutura do dossel, com o corte das árvores, implementação de trilhas de arraste, e o pré-arraste das toras até os pátios. A grande maioria dos trabalhos comparou o impacto ambiental causado entre exploração convencional e de impacto de reduzido (Johns *et al.* 1996, Pereira Jr. *et al.* 2002), e pouco foi investigado sobre diferenças no ambiente resultante

de técnicas de exploração de impacto reduzido em relação à áreas sem exploração. A maior abertura de dossel verificada no sub-bosque nas áreas exploradas, pode gerar aumento na temperatura e diminuição na umidade. Tais modificações no ambiente devem resultar em alterações na regeneração, nas interações planta-planta e também na dinâmica herbívoro-planta.

A luz tem sido considerada um recurso limitante para o crescimento da grande maioria das espécies tropicais (Popma & Bongger 1988, Fraver *et al.* 1998, Pearson *et al.* 2003, Chacon & Armesto 2006, Norghauer *et al.* 2008), e também influenciou o crescimento de *P. hebetatum* e *Z. racemosa*. Para *M. guianensis*, no entanto, nenhum efeito da luminosidade no crescimento foi verificado, contrariando nossas previsões. É possível que para essa espécie, outro recurso possa limitar o crescimento, tanto em áreas de clareira como de sub-bosque (Wise & Abrahanson 2005), e portanto, não percebemos um aumento do crescimento com a maior abertura de dossel.

Em nosso caso, as três espécies estavam localizadas nas mesmas clareiras e sub-bosques e sujeitas, conseqüentemente, aos mesmos herbívoros. As taxas de herbivoria encontradas foram bastante similares, indicando que nenhuma foi preferencialmente atacada em nenhum dos locais. Além disso, para as espécies de nosso estudo até o momento não foram identificados herbívoros específicos.

Nas áreas controle, a herbivoria foi maior nas clareiras em comparação ao sub-bosque, respondendo então ao aumento na luminosidade, conforme encontrado em diversos outros estudos realizados em florestas tropicais temperadas e úmidas (Chacon & Armesto 2006, Richards & Coley 2007, Norghauer *et al.* 2008). Ainda, nesses locais, a herbivoria aparentemente respondeu a maior produção de folhas, já que foi maior nos locais com maior crescimento, concordando então com a hipótese do vigor da planta, proposta por Price (2001).

No entanto, nas áreas exploradas, as taxas de herbivoria foram similares no sub-bosque e clareiras, sendo independente, portanto, da luminosidade. Vale ressaltar que as taxas de herbivoria encontradas nos dois habitats estudados nas áreas exploradas foram similares às encontradas nas clareiras da área controle. Tem sido frequentemente encontrado que ambientes com maior luminosidade, como os encontrados nas áreas exploradas, aumentam a densidade de herbívoros (Willott *et al.* 1999, Intachat *et al.*

1999, Vasconcelos *et al.* 2000, Basset *et al.* 2001) e acreditamos que o mesmo está ocorrendo nas áreas exploradas de nosso estudo. Isso, por sua vez, estaria aumentando as taxas de herbivoria nesses locais (Basset *et al.* 2001).

Temos, segundo a literatura, uma previsão de que o crescimento das espécies arbóreas é maior em áreas mais iluminadas, mas também que essa maior produtividade atrai mais herbívoros. O ambiente de clareiras tem sido considerado mais favorável a regeneração, mesmo com taxas de herbivoria mais elevadas (Chacon & Armesto 2006, Norghauer *et al.* 2008). Isso porque o maior crescimento dos indivíduos nas clareiras normalmente compensa a maior herbivoria (Chacon & Armesto 2006, Norghauer *et al.* 2008). Em nosso caso, os indivíduos jovens cresceram mais e apresentaram maior herbivoria nas clareiras, como verificado em outros estudos. No entanto, não temos indícios de que as clareiras favorecem a regeneração das espécies estudadas, já que o crescimento de indivíduos sem a proteção de herbívoros foi o mesmo nas áreas de clareira e sub-bosque. O mesmo raciocínio pode ser estendido às áreas exploradas, também mais iluminadas. Ainda, a mortalidade também foi a mesma, independente do habitat estudado.

Apesar de não termos identificado um "habitat ótimo" para a regeneração das espécies estudadas, aparentemente, o habitat em que o saldo entre crescimento e herbivoria parece mais desfavorável para a aptidão da planta é o de abertura de dossel intermediária, em nosso estudo, o sub-bosque da área explorada (Figura 5). Nesse local verificamos um crescimento pequeno, similar ao encontrado no sub-bosque pouco iluminado da área controle e uma herbivoria intensa, similar à encontrada nas clareiras estudadas. O mais interessante é que nesse caso, o aumento de herbivoria não se deve a um aumento na área foliar, conforme o proposto por Price (1991) e como tem sido sugerido para outros locais em que foi estudado a interação entre herbívoros e plantas em áreas de extração (Basset *et al.* 2001).

Pearson *et al.* (2003) encontraram maiores taxas de herbivoria nas áreas de borda entre clareiras e sub-bosque e sugeriram que esse ambiente de transição comporta tanto herbívoros comuns em clareiras quanto os de sub-bosque. Seguindo o mesmo raciocínio, podemos supor que o sub-bosque da área explorada, que é mais iluminado que o da área controle, pode ser um habitat usado tanto por herbívoros comuns em clareiras como no

sub-bosque. Isso poderia explicar a maior taxa de herbivoria no sub-bosque das áreas exploradas quando comparado ao das áreas controle, já que nesse caso a maior herbivoria não está relacionada com maior produção de folhas.

Verificamos nesse trabalho que as diferenças nas interações podem ocorrer com alterações bem sutis nos habitats (Figura 5). Aparentemente existe um limiar (em nosso caso, de luz, mas poderia ser qualquer outra variável abiótica) que condiciona o resultado das interações, limiar esse, que só pode ser percebido em escalas de análise mais finas. Considerando que a floresta é um continuum de intensidades luminosas, verificar variações somente entre condições muito distintas (como clareira e sub-bosque, no caso de nosso estudo) pode mascarar tais limiares, nos levando a conclusões grosseiras sobre os fenômenos analisados. Somente conseguimos identificar tal limiar porque as condições luminosas foram diferente entre clareiras e sub-bosques das áreas exploradas e controle.

A mortalidade entre as espécies não foi diferente para o efeito de estrutura de dossel (clareira e sub-bosque) ou exploração e, portanto, dentre as espécies estudadas, nenhuma apresenta maior aptidão para regeneração nos locais estudados. Somente para *P. hebetatum* e *Z. racemosa* a herbivoria teve importante papel modulador sobre a sobrevivência das plântulas, indicando que esse é um fator com influência na regeneração, conforme encontrado em outros estudos (Warner & Cushman 2002, Norghauer *et al.* 2008). No entanto, a herbivoria está condicionando a mortalidade do mesmo modo em todos os locais. Sendo assim, apesar de termos verificado maior taxa de herbivoria nas áreas mais iluminadas, essas devem estar sendo compensadas pela maior taxa de crescimento.

Considerando cada espécie separadamente, também não encontramos nenhum efeito de estrutura de dossel e exploração na mortalidade. Esse resultado se mostra contrário ao geralmente relatado na literatura de que as taxas de mortalidade seriam maiores no sub-bosque (Augsburger & Kelly 1984, Howe 1990, Turner 1990, Chacon e Armesto 2006, Norghauer *et al.* 2008). Num estudo com espécies tardias e tolerantes à sombra no Panamá, Fraver *et al.* (1998) encontraram taxas de mortalidade similares entre clareiras e sub-bosque. Assim, apesar de não ser comum na literatura, a ausência de relação entre luz e mortalidade pode ocorrer, pelo menos para algumas das diversas

espécies arbóreas das florestas tropicais, especialmente para espécies de crescimento lento.

Apesar de termos encontrado diferenças nas taxas de herbivoria e crescimento nos habitats estudados, tais diferenças não foram tão intensas de modo a influenciar as taxas de mortalidade. Deste modo, temos que as alterações ambientais causadas pela exploração seletiva de madeira apresentam efeitos na interação, mas aparentemente, tal efeito não deve condicionar a regeneração dos jovens das espécies arbóreas.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

ASNER GP, KELLER M & SILVA JNM. 2004. Spatial and temporal dynamics of forest gaps following selective logging in the eastern Amazon. *Global Change Biology* 10: 765-783.

AUGSPURGER CK & KELLY CK. 1984. Pathogen mortality of tropical trees: experimental studies of the effects of dispersal distance, seedling density, and light conditions. *Oecologia* 61: 211-217.

BANDEIRA R, VERISSIMO A, COSLOVSKY S, PEREIRA J, QUINTELLA R. 2010. Potencial econômico das florestas da calha norte: madeira e castanha-do-brasil. Relatório técnico IMAZON. Belém, BR.

BASSET Y, CHARLES E, HAMMOND DS & BROWN VK. 2001. Short-term effects of canopy openness on insect herbivores in a rain forest in Guyana. *Journal of Applied Ecology* 38: 1045-1058.

BONGERS F & POPMA J. 1990. Leaf dynamics of seedlings of rain forest species in relation to canopy gaps. *Oecologia* 82: 122-127.

BROKAW N. 1985. Gap-phase regeneration in a tropical forest. *Ecology* 66: 682-687.

CHACÓN P & ARMESTO JJ. 2006. Do carbon-based defenses reduce foliar damage? Habitat-related effects on tree seedling performance in a temperate rainforest of Chiloe Island, Chile. *Oecologia* 146: 555-565.

CHAZDON RL, PEARCY RW, LEE DW & FETCHER N. 1996. Photosynthetic responses of tropical forest plants to contrasting light environments. *Tropical Forest Plant Ecophysiology* (eds S.S. Mulkey, R.L. Chazdon & A.P. Smith), p. 5-55. Chapman & Hall, New York.

CLARK DB & CLARK DA. 1992. Life history diversity of canopy and emergent trees in a neotropical rain forest. *Ecological Monographs* 62: 315–344.

COLEY PD. 1987. Interspecific variation in plant anti-herbivore properties: the role of habitat quality and rate of disturbance. *New Phytologist* 106: 251-263.

COLEY PD & BARONE JA. 1996. Herbivory and plant defenses in tropical forests. *Annual Review of Ecology and Systematics* 27: 305-335.

CONNELL JH. 1971. On the role of natural enemies in preventing competitive exclusion in some marine animals and in rain forest trees. *Dynamics of Populations* (eds. P. J. den Boer & G. Gradwell), p. 298-312. Centre for Agricultural Publication and Documentation, Wageningen.

DAVIS AJ, HOLLOWAY JD, HUIJBREGTS H, KRIKKEN J, KIRK-SPRIGGS AH & SUTTON SL. 2001. Dung beetles as indicators of change in the forests of northern Borneo. *Journal of Applied Ecology* 38: 593-616.

DENSLOW J & HASHTORN GH. 1994. Tree fall gaps environments and forest dynamics processes. *La Selva* (eds. L. Mc Dade *et al.*). University of Chicago Press. Chicago.

DIRZO R, HORVITZ CC, QUEVEDO H & LÓPEZ MA. 1992. The effects of gap size and age on the understory herb community of a tropical Mexican rain forest. *Journal of Ecology* 80: 809-822

FINE PVA, MESONES I & COLEY PD. 2004. Herbivores promote habitat specialization by trees in Amazonian forests. *Science* 305: 663-665.

FRAVER S, BROKAW NVL & SMITH AP. 1998. Delimiting the gap phase in the growth cycle of a Panamanian forest. *Journal of Tropical Ecology* 14:673-681.

FRAZER GW, CANHAM CD & LERTZMEN KP. 1999. Gap Light Analyzer (GLA) Version 2.0: Imaging Software to Extract Canopy Structure and Gap Light Transmission Indices from True-Colour Fisheye photographs. User's Manual and Program Documentation. Simon Fraser University, Burnaby, Canada and the Institute of Ecosystem Studies, Millbrook, USA.

HASHTORN G. 1980. Neotropical forest dynamics. *Biotropica* 12: 23-30.

HILL JK, HAMER KC, LACE LA & BANHAN WMT. 1995. Effects of selective logging on tropical forest butterflies on Buru, Indonesia. *Journal of Applied Ecology* 32: 754-760.

HOWE HF. 1990. Survival and growth of juveniles *Virola-surinamensis*. Panama – effects of herbivory and canopy closure. *Journal of Tropical Ecology*: 259-280.

HUBBELL SP & R B FOSTER 1986. Canopy gaps and the dynamics of a tropical forest. *Plant ecology*. (ed. Crawley MJ), p 77-96. Blackwell Scientific Publications, Oxford.

INTACHAT J, HOLLOWAY JD & SPEIGHT MR. 1999. The impact of logging on geometroid moth populations and their diversity in lowland forests of Peninsular Malaysia. *Journal of Tropical Forest Science* 11: 61-78.

JANZEN DH. 1970. Herbivores and the number of tree species in tropical forests. *American Naturalist* 104: 501-528.

JOHNS JS, BARRETO P, UHL C. 1996. Logging damage during planned and unplanned logging operations in the eastern Amazon. *Forest Ecology and Management* 89: 59-71.

KERSCH MF & FONSECA CR. 2005. Abiotic factors and the conditional outcome of an ant-plant mutualism. *Ecology* 86: 2117-2126.

MARQUIS R. 2006. Herbivores rules. *Science* 305: 619-621.

NORGHAUER JM, MALCOLM JM & ZIMMERMAN BL. 2008. Canopy cover mediates interactions between a specialist caterpillar and seedlings of a neotropical tree. *Journal of Ecology* 96: 103-113.

PEARSON TRH, BURSLEM DFR, GOERIZ RE & DALLING JW. 2003. Interactions of gap size and herbivory on establishment, growth and survival of three species of neotropical pioneer trees. *Journal of Ecology* 91: 785-796.

PEREIRA JR. R, ZWEEDE J, ASNER GP, KELLER M. 2002. Forest canopy damage and recovery in reduced-impact and conventional selective logging in eastern Pará, Brazil *Forest Ecology and Management* 168:77-89.

PINARD M. 2005. Changes in plant communities associated with timber management in natural forests in moist tropics. In: *Biotic interactions in the tropics*. (eds DFRP Burslem, MA Pinard, SE Hartley). Cambridge University Press, Cambridge U.K.

POORTER L. 2005. Resource capture and use by tropical forest tree seedlings and their consequences for competition. In: *Biotic interactions in the tropics*. (eds DFRP Burslem, MA Pinard, SE Hartley) p 35-64. Cambridge University Press, Cambridge U.K.

POPMA J & BONGERS F. 1988. The effects of canopy gaps on growth and morphology of seedlings of rain-forest species. *Oecologia* 75: 625-632.

PRICE PW. 1991. The plant vigor hypothesis and herbivore attack. *OIKOS* 62: 244-251.

PUTZ EF, BLATÉ GM, REDFORD KH, FIMBEL R & ROBINSON J. 2001. Tropical forest management and conservation of biodiversity: an overview. *Conservation Biology* 15: 7-20.

RASBAND WS. 2007. Image J, version 1.38 q ed. National Institutes of Health, Bethesda, MD.

RIBEIRO JE, HOPKINS M *et al.* 1999. Flora da Reserva Ducke: guia de identificação das plantas vasculares de uma floresta de terra firme na Amazônia Central. Editora INPA, Manaus, Am.

RICHARDS LA & COLEY PD. 2007. Seasonal and habitat differences affect the impact of food and predation on herbivores: a comparison between gaps and understory of a tropical forest. *Oikos* 116: 31-40.

SYSTAT. 2004. Systat 11: Statistics I and II. SPSS Inc., Chicago, Illinois, USA.

TURNER IM. 1990. The seedling survivorship and growth of three *Shorea* species in a Malaysian tropical rain forest. *Journal of Tropical Ecology* 6: 469-478

VAN ELDIK T. 2005. Resumo Público do Plano de Manejo Florestal da Mil Madeireira Itacoatiara,
(http://www.preciouswoods.com/dmdocuments/pdf/Resumo_Publico_PWA.pdf)

VASCONCELOS HL, VILHENA JMS & CALIRI GJA. 2000. Responses of ants to selective logging of a central Amazonian forest. *Journal of Applied Ecology* 37: 508-514.

VASQUES MARTINEZ R. 1997. Florula de las reservas biológicas de Iquitos, Peru. Missouri Botanical Garden.

WARNER P & CUSHMAM JH. 2002. Influence of herbivores on a perennial plant: variation with life history stage and herbivore species. *Oecologia* 132: 77-85.

WHITMORE TC. 1978. Gaps in the forest canopy. *Tropical trees as living systems*. (eds PB Tomlinson & MH Zimmerman), p. 639-655. Cambridge University Press. Cambridge.

WILLOTT SJ. 1999. The effects of selective logging on the distribution of moths in a Bornean rainforest. *Philosophical Transactions of the Royal Society, Biological Sciences* 354: 1783-1790.

WISE MJ & ABRAHAMSON WG. 2005. Beyond the compensatory continuum: environmental resource levels and plant tolerance of herbivory. *Oikos* 109: 417-428.

ZAR J. 1999. Biostatistical analysis. 4th ed. Prentice Hall, New Jersey.

ZARIN D, ALAVALAPATI JRR, PUTZ J & SCHMINK M (ORG.). 2005. As florestas produtivas nos Neotrópicos: conservação por meio do manejo sustentável? Editora Peirópolis, São Paulo-SP

Tabela 1: Anova para verificar efeito das variáveis independentes exploração e estrutura de dossel (clareira e sub-bosque) na variável dependente abertura de dossel. GL são os graus de liberdade, QM os quadrados médios, F é a estatística de Fisher e p é significância.

Fonte de variação	GL	QM	F	P
Exploração	1	0,014	7,204	0,011
Estrutura do dossel	1	0,035	17,986	<0,001
Exploração*estrutura dossel	1	0,000	0,013	0,910
Resíduo	35	0,002		

Tabela 2: Número de indivíduos mortos durante os 16 meses do experimento realizado nas clareiras e sub-bosques das áreas exploradas e não exploradas. Número de indivíduos iniciais entre parênteses.

	Não Explorada		Explorada	
	Clareira	Sub-bosque	Clareira	Sub-bosque
<i>M. guianensis</i>	2 (30)	3 (30)	2 (30)	5 (30)
<i>P.hebetatum</i>	1 (30)	2 (30)	2 (30)	5 (30)
<i>Z. racemosa</i>	0 (30)	3 (30)	2 (30)	2 (30)

Tabela 3: Análise loglinear utilizada para avaliar o efeito das variáveis independentes exploração, estrutura do dossel (clareira e sub-bosque) e exclusão de herbívoros na sobrevivência das plântulas das espécies estudadas.

Espécie	Termo do modelo	gl	G	P
<i>M. guianensis</i>	Exploração * sobrevivência	1	0,040	0,841
	Estrutura de dossel * sobrevivência	1	1,671	0,196
	Exclusão * sobrevivência	1	2,763	0,096
	Exploração*estrutura de dossel* exclusão*sobrevivência	1	0,855	0,355
<i>P. hebetatum</i>	Exploração * sobrevivência	1	0,559	0,455
	Estrutura de dossel * sobrevivência	1	0,559	0,455
	Exclusão * sobrevivência	1	6,620	0,010
	Exploração*estrutura de dossel* exclusão*sobrevivência	1	1,228	0,268
<i>Z. racemosa</i>	Exploração * sobrevivência	1	0,031	0,860
	Estrutura de dossel * sobrevivência	1	0,298	0,585
	Exclusão * sobrevivência	1	5,676	0,017
	Exploração*estrutura de dossel* exclusão*sobrevivência	1	0,298	0,585

Tabela 4: Resumo das ANOVAs utilizadas para se avaliar o efeito das variáveis independentes exploração, estrutura do dossel (clareira e sub-bosque) e exclusão de herbívoros na performance das plântulas das espécies estudadas, medida através das variáveis dependentes altura, número de folhas, área foliar e herbivoria. Os graus de liberdade mostrados são do numerador nos modelos. Valores estatisticamente significativos marcados em negrito.

Espécie	Fonte de variação	g.l.	Altura		N. folhas		Área foliar		Herbivoria	
			F	p	F	p	F	p	F	p
<i>M. guianensis</i>	Exploração	1	0,046	0,831	0,001	0,975	0,820	0,370	4,925	0,031
	Estrutura de dossel	1	3,357	0,073	3,598	0,064	2,031	0,161	2,948	0,093
	Exclusão	1	0,096	0,758	0,156	0,695	1,944	0,170	84,527	0,000
	Exploração*estrutura de dossel	1	3,054	0,087	2,051	0,159	4,934	0,031	0,550	0,462
	Exploração*exclusão	1	1,147	0,290	0,020	0,888	2,342	0,625	5,935	0,019
	Estrutura de dossel*exclusão	1	1,106	0,298	0,144	0,706	0,243	0,624	2,545	0,117
	Exploração*estrutura de dossel*exclusão	1	0,181	0,672	0,195	0,661	0,006	0,939	1,265	0,267
<i>P. hebetatum</i>	Exploração	1	0,832	0,366	0,027	0,870	4,346	0,043	4,878	0,032
	Estrutura de dossel	1	4,070	0,049	9,103	0,004	5,345	0,025	9,370	0,004
	Exclusão	1	0,047	0,830	0,354	0,554	3,980	0,051	144,212	0,000
	Exploração*estrutura de dossel	1	0,018	0,894	0,112	0,739	0,455	0,503	2,186	0,146
	Exploração*exclusão	1	0,964	0,331	0,685	0,412	4,297	0,044	3,593	0,064
	Estrutura de dossel*exclusão	1	0,649	0,424	0,545	0,464	4,030	0,051	13,606	0,001
	Exploração*estrutura de dossel*exclusão	1	0,436	0,512	0,000	0,990	0,001	0,979	2,789	0,102
<i>Z. racemosa</i>	Exploração	1	0,632	0,429	0,046	0,831	5,010	0,030	4,660	0,034
	Estrutura de dossel	1	0,002	0,969	9,033	0,004	7,449	0,009	0,171	0,681
	Exclusão	1	0,415	0,522	7,821	0,007	16,696	0,000	123,523	0,000
	Exploração*estrutura de dossel	1	0,125	0,725	0,413	0,523	0,112	0,739	4,663	0,034
	Exploração*exclusão	1	0,373	0,544	0,216	0,643	0,216	0,644	2,219	0,141
	Estrutura de dossel*exclusão	1	0,255	0,615	2,449	0,122	1,590	0,213	1,137	0,290
	Exploração*estrutura de dossel*exclusão	1	0,125	0,724	3,199	0,078	1,378	0,246	0,001	0,973



Figura 1: Dois dos tratamentos do experimento herbivoria. (a) Plântulas totalmente protegidas de herbívoros e (b) plântulas acessíveis a herbívoros, mas com proteção à luz direta.



Figura 2: Fotografias dos indivíduos amostrados no experimento de herbivoria, (a) jovem de *Zygia racemosa*, (b) *Minquartia guianensis* e (c) *Protium hebetatum*.

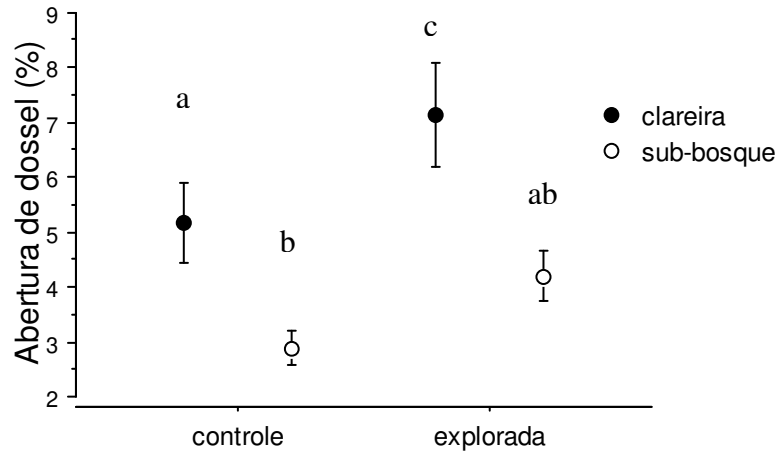
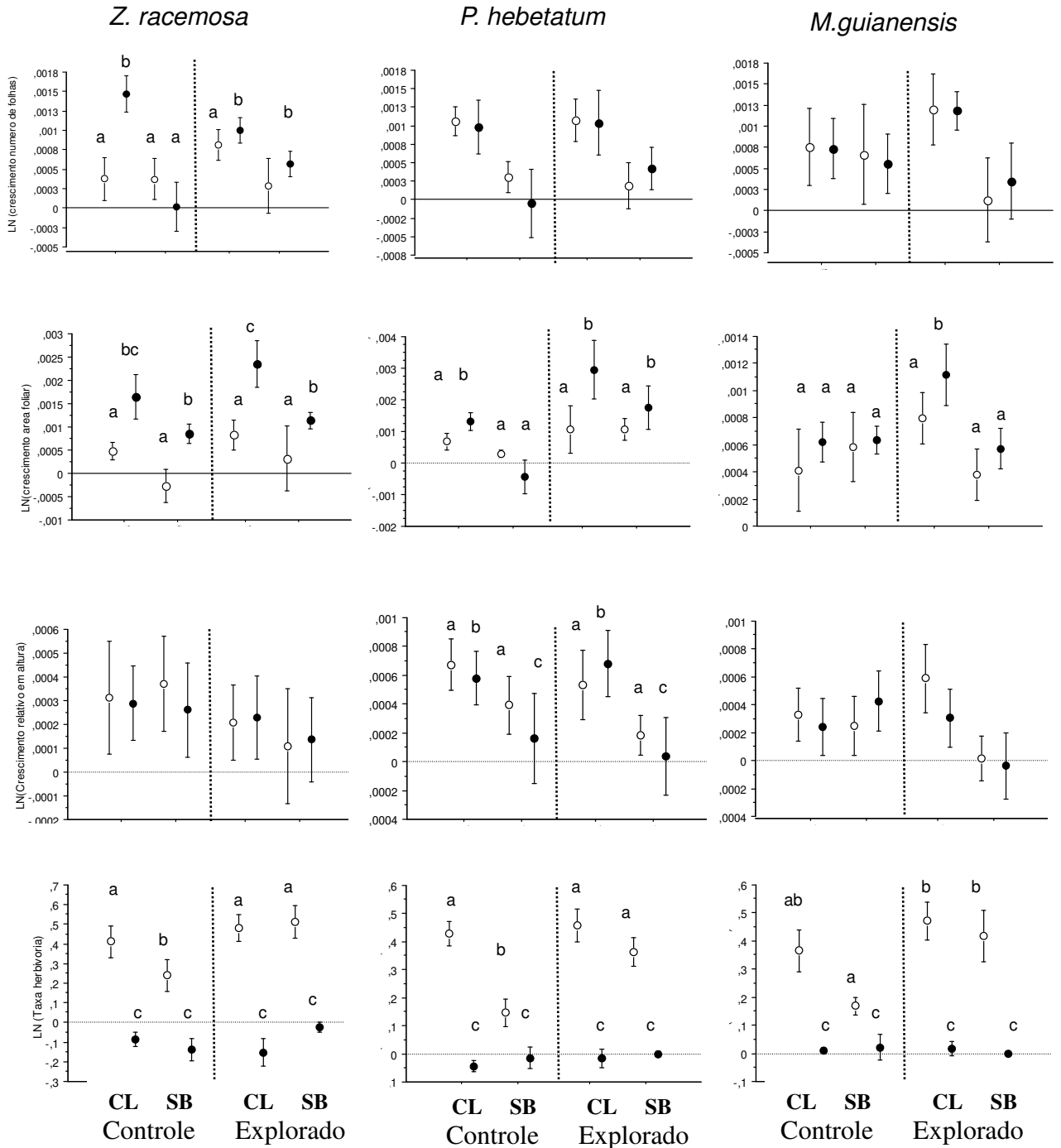


Figura 3: Porcentagem de abertura de dossel em clareiras e sub-bosque localizados nas áreas exploradas e não exploradas. Estão representados no gráfico médias e desvio padrão. Letras diferentes representam valores médios diferentes, segundo teste *pos-hoc* Fisher LSD (5%).



O sem exclusão ● com exclusão

Figura 4: Efeitos da exclusão de herbívoros no crescimento relativo em área foliar, altura, número de folhas e taxa de herbivoria em plântulas de *M. guianensis*, *P. hebetatum* e *Z. racemosa* de clareiras e sub-bosques localizadas nas áreas exploradas e não exploradas na Mil Madeireira. No gráfico estão representados médias e erro padrão. Letras diferentes representam médias diferentes segundo teste de Fisher LSD ($\alpha < 0.05$)

CL representam as clareiras e SB os sub-bosques

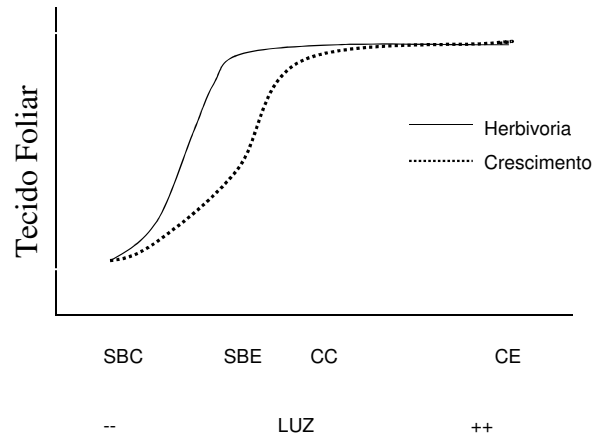


Figura 5: Modelo proposto considerando a resposta de crescimento e herbivoria relativo aos diferentes habitats estudados. SBC representa sub-bosque da área controle, SBE, sub-bosque da área explorada, CC clareira da área controle e CE clareira da área explorada. As distâncias entre os diferentes habitats no eixo X representam as diferenças em relação a abertura de dossel (e indiretamente luz) encontrados para cada um deles.

CONSIDERAÇÕES FINAIS

Longas coletas de dados sobre dinâmica e ecologia das espécies arbóreas são necessárias para que modelos possam nos indicar formas mais eficientes e sustentáveis, do que as atualmente empregadas, para o manejo de recursos florestais, como madeira. Nesse trabalho avaliamos aspectos da regeneração e da dinâmica de sete espécies arbóreas comuns na Amazônia Central. As espécies variaram muito na abundância de jovens e adultos, e em características como densidade da madeira, reprodução, tolerância à sombra, e por isso, nossas previsões se estendem a espécies com diversos atributos de vida. Esperamos assim, ter contribuído com dados ecológicos que possam ajudar a aprimorar planos de manejo em vigor no Brasil.

Dentro do Bioma Amazônia, existem muitos tipos de florestas (Veloso *et al.* 1991), com suas diversas particularidades. Provavelmente a dinâmica populacional e autoecologia das espécies deve variar entre essas diferentes florestas. Desta forma, alguns de nossos resultados devem ser olhados com cautela em relação ao alcance geográfico das predições realizadas, e considerados com mais segurança para Amazônia Central. Por exemplo, as taxas de crescimento dos indivíduos arbóreos em nossas áreas, independente do tamanho, devem ser menores que em outras florestas tropicais (Clark & Clark 1992, Vieira *et al.* 2005). Ainda, as taxas de mortalidade, especialmente para indivíduos pequenos, muitas vezes dependem de condições locais. Por outro lado, as relações entre os fatores abióticos e o crescimento foram as mesmas que as encontradas em outras florestas (Toledo *et al.* 2010). Os resultados relativos à (in)sustentabilidade dos ciclos de corte também concordaram com os verificados em outras locais da Amazônia, inclusive em estudos realizados com outros modelos e espécies (Schulze 2003, Gardinger *et al.* 2006, Fonseca 2007).

Alguns autores argumentam que a exploração madeireira deve acelerar a regeneração da floresta, já que em áreas exploradas é esperado um aumento na intensidade luminosa (via abertura do dossel) e na fertilidade do solo (via decomposição de matéria orgânica). Nossos resultados confirmam maiores intensidade da luz e fertilidade do solo em função

da exploração. O aumento para cada uma dessas variáveis abióticas, no entanto, apresentou padrão temporal diferente, já que a maior incidência de luz foi encontrada nas áreas com exploração mais recente e, maior fertilidade do solo nas áreas de exploração mais antiga, e desse modo portanto, ambos os fatores nunca atuaram juntos, acelerando a regeneração. Independente disso, as características solo não influenciaram o crescimento dos jovens, conforme seria esperado. A luz foi importante para o crescimento, mas em apenas um dos anos amostrados e somente no talhão de exploração mais recente. Já a maior mortalidade nas áreas exploradas foi constante em todos os talhões, independente da idade e deve ajudar a explicar (possivelmente junto com menor recrutamento, mas esse é um fator não estudado) o menor número de indivíduos jovens encontrados para algumas das espécies nas áreas exploradas. Com isso, temos indícios que a regeneração não deve ser favorecida e/ou acelerada nas áreas de exploração seletiva de madeira.

A herbivoria foi influenciada pela alteração de habitat, mas não tão profundamente de modo a causar efeitos na mortalidade e portanto, na regeneração. Isso nos indica que essa interação não deve ser um dos fatores responsáveis pela maior mortalidade encontrada nas áreas exploradas em relação às áreas controle (Capítulo I). É importante ressaltar que trabalhamos com jovens de espécies arbóreas bem comuns, e apesar de não termos verificado quais os principais herbívoros das espécies estudadas, acreditamos que devem ser herbívoros generalistas. Interações espécie-específicas costumam ser mais sensíveis a alteração de habitat que relações generalistas. Desse modo, mais estudos, considerando relações mais específicas entre herbívoros e plantas devem ser realizadas, para que possamos ter uma idéia melhor do quanto e de como as alterações físicas resultantes da exploração madeireira podem influenciar os processos biológicos.

Por fim, encontramos variação na dinâmica populacional das espécies nas áreas exploradas, e com exceção de *P. hebetatum*, todas as espécies exploradas apresentaram tendência a decréscimo populacional nas áreas exploradas. Aparentemente, a maior mortalidade dos jovens deve contribuir bastante para os menores λ s nas áreas exploradas. Encontramos, inclusive, uma resposta inesperada para *G. glabra*, que é uma espécie de dossel, porém considerada pioneira. Considerando estas características da história de vida da espécie, supomos que ela seria beneficiada com a extração. No entanto, a exploração apresentou forte impacto no crescimento populacional dessa espécie. Uma outra espécie

que merece destaque é *P. anomala*, que, apesar de não ser comercial, foi uma das mais afetadas pela alteração no habitat causada pela exploração.

A porcentagem máxima de extração permitida em cada um dos planos de manejo simulados apresentou forte efeito no λ . Com porcentagens reduzidas de exploração (como entre 20% e 40%, praticadas na Mil Madeireira) já verificamos efeitos negativos no crescimento populacional. As porcentagens máximas permitidas pelo FSC e Conama vão muito além disso, 60% e 90% respectivamente, e causaram efeitos ainda maiores no crescimento populacional. Maiores intensidades de perturbações normalmente são sentidas de modo diferente por populações de plantas, e nossos resultados concordaram com isso. Independente do plano de manejo analisado, nenhuma combinação de intensidade de exploração com o respectivo ciclo de corte, manteve a viabilidade das populações, e portanto, mais simulações devem ser realizadas, para que se possa verificar quanto tempo entre os cortes seria necessário para manter as populações viáveis com as atuais intensidades praticadas e/ou quanto poderia ser explorado, mantendo-se os ciclos de corte de 30 anos.

Muitos trabalhos têm mostrado que as técnicas utilizadas no manejo florestal de impacto reduzido são importantes para diminuir o impacto da exploração madeireira na estrutura da floresta (especialmente com relação às variáveis físicas) em comparação com as explorações sem nenhum planejamento, convencionalmente realizadas na Amazônia (Pereira Jr. *et al.* 2002). No entanto, segundo nossos resultados, tais medidas se mostraram insuficientes para garantir a exploração a longo prazo, o que também já foi verificado em outros trabalhos, realizados com populações ou com comunidades (Huth & Ditzer 2001, Gardinger *et al.* 2006, Fonseca 2007).

Zarin *et al.* (2007) sugerem que as medidas que poderiam garantir a sustentabilidade da produção (como ciclos mais longos que 30 ou 35 anos, ou menores volumes de madeira explorados por hectare) dificilmente seriam adotadas por empresas ou comunidades que possuem propriedades sob regime de extração seletiva de madeira, uma vez que tais medidas devem inviabilizar economicamente a produção. Ainda que isso seja um fato, segundo nossos resultados, mantendo-se os parâmetros de corte utilizados atualmente, sejam para áreas particulares (manejadas sob selo de certificadores, como FSC), ou para áreas públicas (que devem seguir o proposto pelo Conama), as populações

das espécies estudadas diminuem entre 5 e 30 % a cada ciclo de corte, dependendo da espécie e do tipo de manejo simulado. Deste modo, é esperado que no segundo ciclo de corte já se tenha uma redução no volume de madeira que possa ser retirado; e menor volume de madeira explorado significa menor lucro.

O problema da redução populacional com os sucessivos ciclos de corte, previstos em nossos modelos, se torna ainda mais grave ao considerarmos que, segundo a Lei de Gestão de Florestas, a cada fim do período do ciclo de corte deve ser feito um novo leilão para concessão das áreas públicas. Após três ciclos previmos uma diminuição de até 50% no número de árvores passíveis de corte. Isso certamente diminuirá o valor econômico dessa atividade e, conseqüentemente, o interesse pela manutenção dessas áreas como de exploração seletiva de madeira. Uma vez que já haverá infra-estrutura, como estradas, casas para trabalhadores, etc., existe a possibilidade dessas áreas se tornarem interessantes a outras atividades econômicas com maior impacto sobre a floresta, como pecuária ou agricultura. Deste modo, o manejo florestal de impacto reduzido não resolve o problema, e apenas o protela para as próximas gerações.

Outro ponto a ser considerado é que, se a Lei de Gestão de Florestas prevê que as áreas públicas devolutas e FLONAS (aproximadamente 40% da Amazônia Brasileira) podem ser destinadas à extração seletiva de impacto reduzido, temos que ter estimativas precisas e confiáveis do impacto desta extração, uma vez que se trata de uma área muito grande, e que pode determinar a gestão e o futuro do bioma em questão. Sendo assim, o governo deve estar muito seguro de que os parâmetros propostos para o manejo florestal atualmente podem garantir a manutenção das populações das espécies exploradas, ou a Lei de Gestão de Florestas não cumprirá a sua função, e na melhor das hipóteses, apenas adiará o desmatamento que porventura possa ocorrer nas áreas contempladas com a concessão florestal. Os resultados da maioria dos trabalhos que enfocaram esse assunto, incluindo esse, indicam que os parâmetros de corte atualmente utilizados e propostos pela Lei não garantem a exploração por muito tempo, nem a integridade da floresta.

Assim, verificamos que do modo como está atualmente regulamentada e sendo praticada, essa atividade não cumpre com seus preceitos básicos, seja o proposto pela certificadora, que frisa a sustentabilidade da atividade, seja pelo governo, que vê nessa atividade uma proposta de auxílio para a conservação na Amazônia. Deste modo, é

importante que o governo e as empresas certificadoras tomem conhecimento dos resultados dos trabalhos realizados (além deste) para que se possa propor melhorias nos planos de manejo utilizados atualmente.

Nesse trabalho verificamos que algumas atividades, como reduzir a mortalidade de jovens, devem apresentar impacto positivo no crescimento populacional das espécies arbóreas em áreas de manejo florestal. Ainda, outros trabalhos tem sugerido ciclos de corte mais longos e menores volumes de madeira retirados por hectare. A desculpa da inviabilidade econômica para que tais procedimentos não sejam adotados deve ser repensada, já que, se considerados os parâmetros atuais de exploração, no futuro também ocorrerá inviabilidade econômica, em função do reduzido número de árvores passíveis de serem exploradas nas áreas destinadas à exploração seletiva de madeira. Ou seja, o problema ecológico não resolvido de hoje representa, também, o problema econômico de amanhã. Assim, novos caminhos precisam ser pensados, com certa urgência, para que tanto a atividade econômica quanto a ecológica possam ser consideradas juntas.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

CLARK DB & CLARK DA. 1992. Life history diversity of canopy and emergent trees in a neotropical rain forest. *Ecological Monographs* 62: 315-344.

FONSECA MG. 2007. Ecologia populacional de três espécies madeireiras na Amazônia Oriental: implicações para o manejo. Tese de Doutorado, UNICAMP, Campinas.

GARDINGEN PL, 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.

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.

PEREIRA JR. R, ZWEEDE J, ASNER GP, KELLER M. 2002. Forest canopy damage and recovery in reduced-impact and conventional selective logging in eastern Pará, Brazil *Forest Ecology and Management* 168: 77-89.

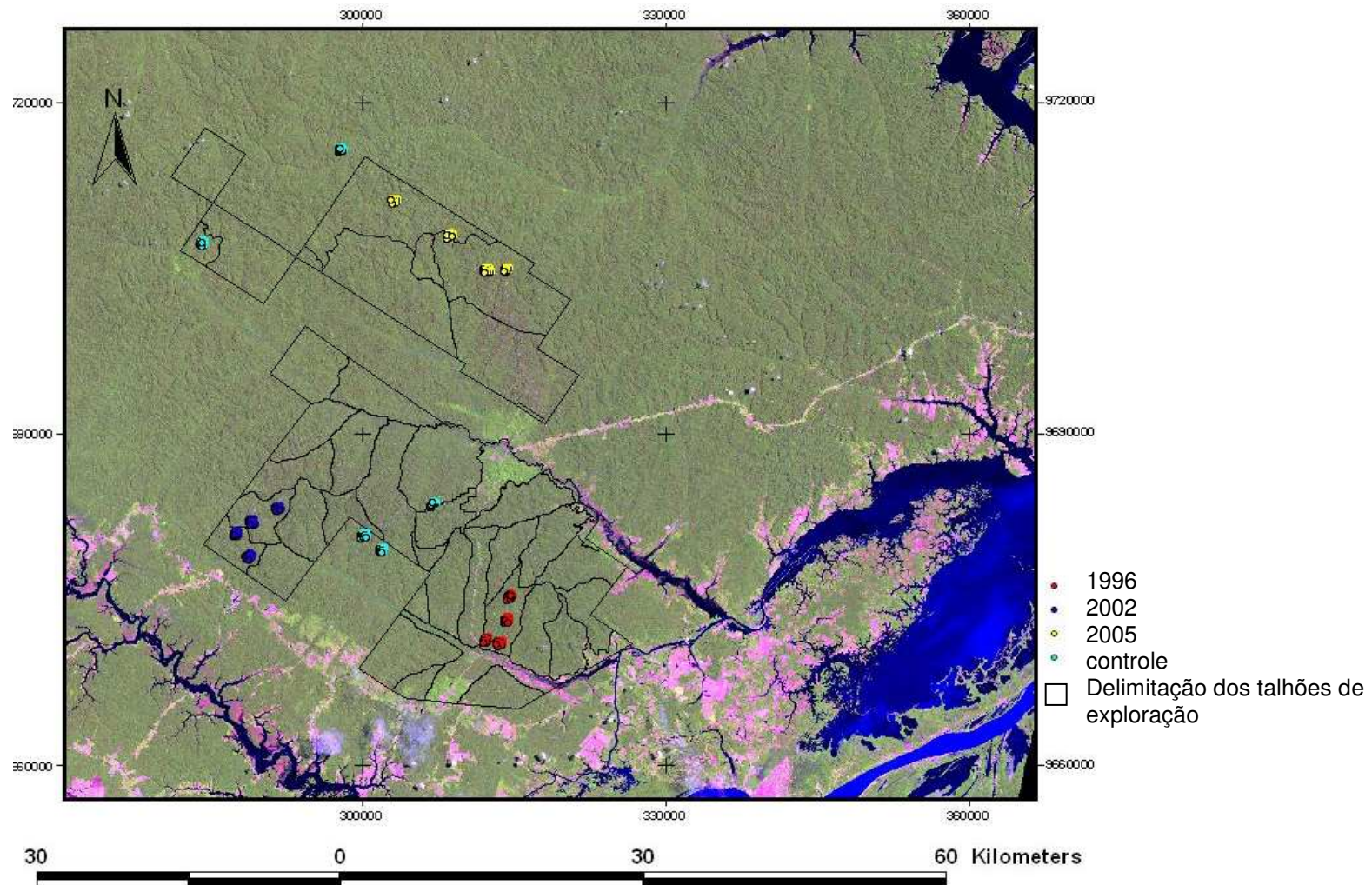
SCHULZE MD. 2003. Ecology and behaviour of nine timber tree species in Pará, Brasil; links between species life history and forest management and conservation. PhD Thesis. The Pennsylvania State University.

TOLEDO M, POORTER L, PENÃ-CLAROS M *et al.* 2010. Climate is a stronger driver of tree and forest growth rates than soil and disturbance. *Journal of Ecology* 99: 254-264.

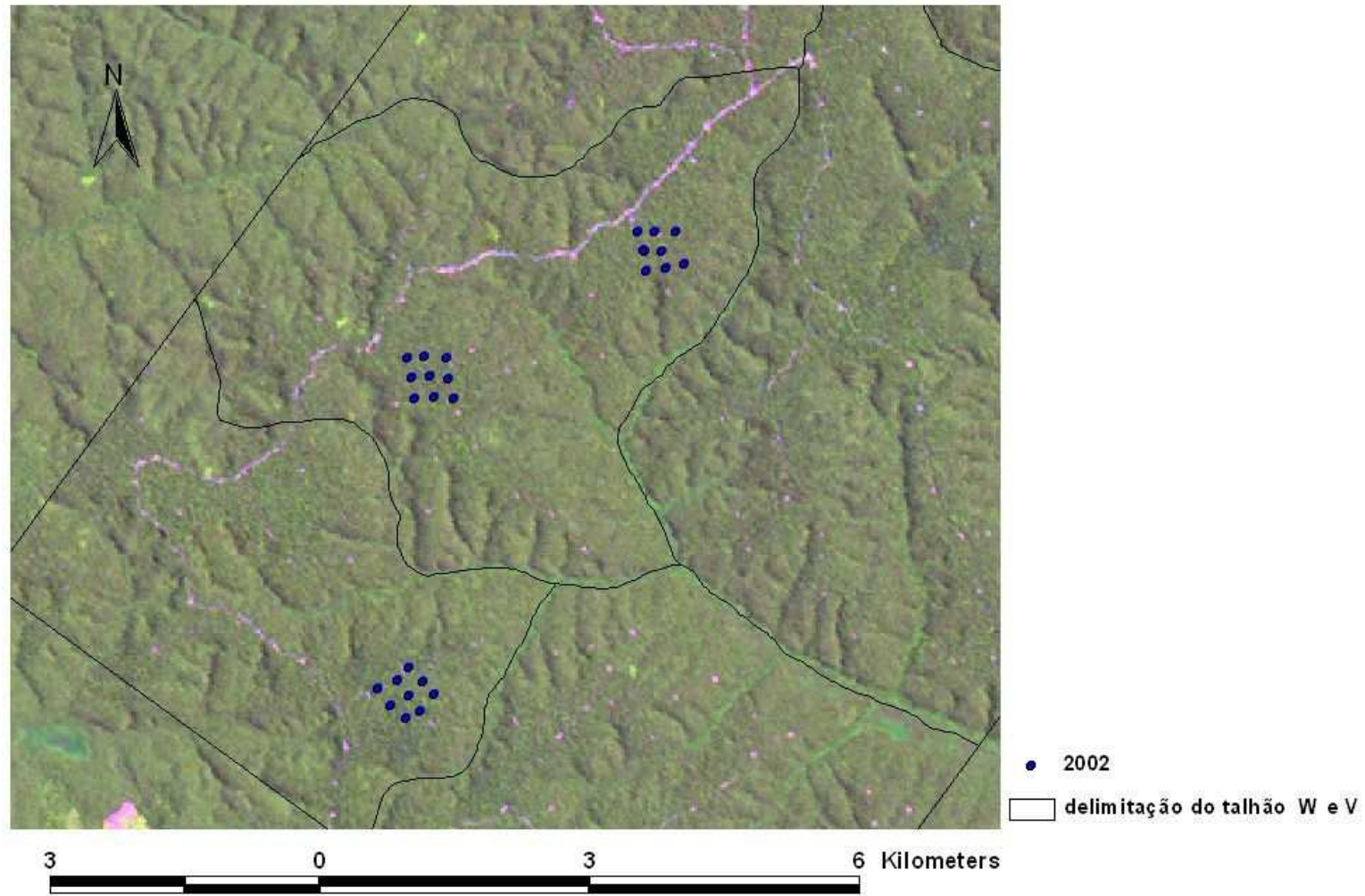
VIEIRA S, TRUMBORE S, CAMARGO PB, SELHORST D, CHAMBERS JQ, HIGUCHI N & MARTINELLI LA. 2005. Slow growth rates of Amazonian trees: Consequences for carbon cycling. *PNAS* 102: 18502-18507.

VELOSO H P, RANGEL FILHO ALR & LIMA JCA. 1991. Classificação da vegetação brasileira, adaptada a um sistema universal. Fundação Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística - IBGE. Rio De Janeiro, RJ.

ZARIN DJ, SCHULZE M, VIDAL E & LENTINI M. 2007. Beyond Reaping the First Harvest: Management Objectives for Timber Production in the Brazilian Amazon. *Conservation Biology* 21: 916-925



Anexo 1: Mapa das parcelas permanentes instaladas nas áreas da Mil Madeireira e Fazenda Aruanã. As cores representam as idades dos talhões e as áreas controle. Repare que as áreas controle apresentam-se distribuídas entre os diferentes talhões de exploração estudados.



Anexo 2: Mapa das parcelas instaladas no campo no talhão explorado em 2002.