

**UNIVERSIDADE DO AMAZONAS – UFAM**  
**INSTITUTO NACIONAL DE PESQUISAS DA AMAZÔNIA – INPA**

**Alterações na dinâmica e demografia de árvores tropicais após  
fragmentação florestal na Amazônia Central**

José Luís Campana Camargo

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

Manaus – AM  
2004

UNIVERSIDADE DO AMAZONAS – UFAM  
INSTITUTO NACIONAL DE PESQUISAS DA AMAZÔNIA – INPA

BIBLIOTECA DO INPA

**Alterações na dinâmica e demografia de árvores tropicais após  
fragmentação florestal na Amazônia Central**

José Luís Campana Camargo

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

Manaus – AM  
2004

T  
574 526/2  
C 172a  
ex 2

UNIVERSIDADE DO AMAZONAS – UFAM  
INSTITUTO NACIONAL DE PESQUISAS DA AMAZÔNIA – INPA

BIBLIOTECA DO INPA

**Alterações na dinâmica e demografia de árvores tropicais após  
fragmentação florestal na Amazônia Central**

José Luís Campana Camargo

Orientadora: Dra. Isolde Dorothea Kossmann Ferraz

Tese para doutorado apresentada ao Programa Integrado de Pós-Graduação em Biologia Tropical e Recursos Naturais do convênio INPA/UFAM, como parte dos requisitos para obtenção do título de Doutor em Ciências Biológicas, área de concentração em Ecologia.

Manaus – AM  
2004

José Luís Campana Camargo

Alterações na dinâmica e demografia de árvores tropicais após fragmentação florestal na Amazônia Central / José Luís Campana Camargo – Manaus, 2004.

144p.

Tese de (Doutorado) – INPA/UFAM

1. Dinâmica florestal. 2. Demografia de árvores tropicais. 3. Fragmentação florestal. 4. *Minquartia guianensis* Aubl.

#### **Sinopse:**

O objetivo principal deste estudo foi analisar como o processo de fragmentação florestal afeta a comunidade arbórea das 20 espécies mais abundantes das florestas de terra firme ao Norte de Manaus, Amazônia Central. Parâmetros demográficos e da dinâmica florestal destas espécies foram analisados em fragmentos florestais de 10 ha e comparados com áreas vicinais de florestas contínuas. A fragmentação afetou diferentemente as espécies, mas em geral parece estar havendo um hiperdinamismo em áreas fragmentadas, com crescimento populacional negativo e um "turnover" mais alto para a maioria das espécies. Projeções indicam que, para estas espécies, há pouca evidência de ocorrer extinção local, mas a estrutura da comunidade tenderá a mudar consideravelmente estas florestas, reduzindo a altura atual do dossel. Há necessidade de se conhecer melhor a história natural destas espécies para entender como e onde a fragmentação florestal desempenha um papel transformador. Neste trabalho, este aspecto foi abordado para *Minquartia guianensis* Aubl. (Olacaceae – acariquara-roxa) enfocando a dispersão e germinação de sementes e o estabelecimento e crescimento de plântulas.

**Palavras-chave:** fragmentação florestal, Amazônia, dinâmica florestal, demografia de árvores tropicais, *Minquartia guianensis*, sementes, modelos matriciais, projeção de crescimento.

*Dedico este trabalho à minha família e às  
pessoas queridas que nestes últimos anos  
ficaram em minhas memórias.*

## AGRADECIMENTOS

Ao companheirismo, confiança e orientação da Dra. Isolde Dorothea Kossmann Ferraz. A confiança depositada em mim e no meu trabalho me incentivou a continuar a trabalhar mesmo nas muitas horas difíceis que caminharam paralelamente com as atividades acadêmicas e profissionais.

Ao Dr. Miguel Martínez-Ramos pela co-orientação e ensinamentos na arte da demografia de plantas. Ao apoio da Dra. Julieta Benítez-Malvido pela ajuda acadêmica e crítica, paciência e apoio logístico em minha estadia em Morelia, México.

À colaboração direta dos Srs. Cosmo Fernandes da Silva (Toxiba); João de Deus Fragata Farias, Alexandro Elias dos Santos (Alex), José Francisco Tenaçol Andes Júnior (Jr.) e José Ribamar Marques de Oliveira (Farol) que ajudaram a coletar os dados de campo e como homens da floresta me ensinaram e dividiram experiências e conhecimentos deste mundo complexo e instigante; como também da colaboração direta de companheiros de doutorado e estagiários que eventualmente ajudaram na coleta de campo e pela colaboração indireta de todos os assistentes de campo que com muita dedicação e paciência fizeram companhia e dividiram as dificuldades e alegrias da nossa vida na floresta.

Ao trabalho logístico e burocrático dos funcionários do PDBFF que, mesmo com todas as dificuldades, conseguem nos dar o apoio para operacionalizarmos nossas atividades. Aos companheiros de trabalho que em

um encontro ou outro no campo ou nos corredores do PDBFF contribuem, através do conhecimento e crítica, a moldar nossos pensamentos direcionando-os às soluções de nossos problemas. Aos meus co-irmãos de doutorado que sempre dividiram a certeza que a frase famosa “não vai dar tempo” representa na vida de cada um de nós.

À Ana Andrade, José Eduardo Ribeiro, Luiz Coelho, João de Deus Fragata Farias e Alexandro Elias dos Santos pela dedicação ao me ajudar na criação da coleção de referência botânica criada para este estudo e aos ensinamentos metódicos na identificação das plantas realizada na coleção de referência botânica do PDBFF e no herbário do INPA.

Este trabalho não seria possível sem o apoio financeiro do INPA, através da concessão de uma bolsa DTI; posteriormente do CNPq, concedendo uma bolsa de doutorado; do PDBFF, através dos seus inúmeros colaboradores, que me apóia desde há muito tempo em minhas investidas no campo acadêmico e da Rede Latino-americana de Botânica que concedeu uma bolsa e cobriu as despesas de viagem para aperfeiçoar meus conhecimentos na Universidade Autônoma do México.

Aos meus amigos e amigas que com a amizade cultivada por meses ou anos me deram equilíbrio emocional e um norte, propiciando a sensação de nunca me sentir sozinho e solto pelo mundo.

À minha família que criou seus filhos com amor e liberdade, permitindo o desgarrar e o estar presente de coração e alma. Mesmo distantes, os sinto todas as horas.

## ÍNDICE

Resumo	xiv
Abstract	xv
Introdução geral	1
Organização desta tese	7
Capítulo 1: Efeito da fragmentação florestal na dinâmica e demografia das espécies arbóreas da Amazônia Central	10
Introdução	10
Material e métodos	14
Área de estudo	14
Histórico fitodemográfico na área de estudo	15
Delineamento amostral: seleção de áreas	16
Delineamento amostral: seleção de espécies	17
Organização e avaliação dos dados	17
Tratamento estatístico	22
Resultados	23
Densidade, crescimento e alterações na estrutura populacional	24
Crescimento em tamanho	29
Sobrevivência	31
Recrutamento e reposição populacional	32
Índice de instabilidade populacional	35
Discussão	39



## ÍNDICE

Resumo	xiv
Abstract	xv
Introdução geral	1
Organização desta tese	7
Capítulo 1: Efeito da fragmentação florestal na dinâmica e demografia das espécies arbóreas da Amazônia Central	10
Introdução	10
Material e métodos	14
Área de estudo	14
Histórico fitodemográfico na área de estudo	15
Delineamento amostral: seleção de áreas	16
Delineamento amostral: seleção de espécies	17
Organização e avaliação dos dados	17
Tratamento estatístico	22
Resultados	23
Densidade, crescimento e alterações na estrutura populacional	24
Crescimento em tamanho	29
Sobrevivência	31
Recrutamento e reposição populacional	32
Índice de instabilidade populacional	35
Discussão	39

Material e métodos	80
Área de estudo	80
Delineamento experimental	82
Estudos com sementes	84
Produção de frutos e acompanhamento de propágulos	84
Dispersão experimental de sementes	84
Acompanhamento das sementes no campo	85
Germinação de sementes no viveiro	86
Estudos das plântulas e indivíduos jovens	87
Levantamento das plântulas naturais	87
Acompanhamento das plântulas experimentais	87
Herbivoria	87
Crescimento	87
Análises estatísticas	89
Resultados	90
Produção de frutos e o destino dos propágulos	90
Dispersão experimental de sementes	93
Predação	93
Apodrecimento	96
Germinação	96
Germinação no viveiro	98
Plântulas – levantamento de plântulas de regeneração natural	99

Plântulas originadas da dispersão experimental	102
Herbivoria	104
Crescimento de plântulas	106
Simulação de crescimento de plântulas	108
Crescimento e idade dos indivíduos de <i>Minquartia guianensis</i> Aubl.	112
Discussão	116
Conclusão geral	126
Bibliografia	132

## LISTA DE FIGURAS

### Introdução geral

- Figura 1. Diagrama dos principais problemas do ciclo reprodutivo e estabelecimento de plântulas de árvores tropicais em um cenário de fragmentação florestal. 6

### Capítulo 1

- Figura 1. Mapa de localização das áreas de estudo ao Norte de Manaus, Amazônia Central. 19
- Figura 2. Mudança da densidade arbórea entre florestas contínuas e após fragmentação florestal das 20 espécies mais abundantes ao Norte de Manaus. 25

Figura 3.	Taxa anual de crescimento populacional (%) das 20 espécies arbóreas mais abundantes ao Norte de Manaus em ambientes de floresta contínua e fragmentos florestais.	26
Figura 4.	Estrutura populacional, após fragmentação florestal, das 20 espécies arbóreas mais abundantes ao Norte de Manaus.	28
Figura 5.	Crescimento médio anual em tamanho das 20 espécies arbóreas mais abundantes ao Norte de Manaus em florestas contínuas e fragmentos florestais.	30
Figura 6.	Sobrevivência de árvores em florestas contínuas e fragmentos florestais.	33
Figura 7.	A. Recrutamento anual de indivíduos com DAP > 10 cm em florestas contínuas e fragmentos florestais. B. Recrutamento de indivíduos com DAP entre 1 e 10 cm em florestas contínuas e fragmentos florestais das 20 espécies mais abundantes ao Norte de Manaus.	34
Figura 8.	Reposição populacional ("turnover") das 20 espécies arbóreas mais abundantes ao Norte de Manaus em florestas contínuas e após a fragmentação florestal.	37
Figura 9.	Mudança na instabilidade populacional das 20 espécies mais abundantes ao Norte de Manaus.	38

## Capítulo 2

- Figura 1. Padrão de fecundidade utilizado para a simulação de progressão populacional das 19 espécies arbóreas mais abundantes ao Norte de Manaus. 55
- Figura 2. Taxa finita de crescimento populacional ( $\lambda$ ) de 19 espécies arbóreas abundantes ao Norte de Manaus em populações de florestas contínuas e fragmentos florestais. 57
- Figura 3. Previsão de mudança na estrutura populacional das 19 espécies arbóreas abundantes ao Norte de Manaus em: A. ambientes de floresta contínua e B. fragmentos florestais. 60

## Capítulo 3

- Figura 1. Detalhes do fruto, processo germinativo, plântulas, tronco e árvores de *Minquartia guianensis* Aubl. (Olacaceae – acariquara roxa). 72

## Capítulo 4

- Figura 1. Padrão geral do destino das sementes de *Minquartia guianensis* Aubl. em florestas contínuas e fragmentos florestais, após a dispersão primária experimental. 94
- Figura 2. Proporções médias das sementes de *Minquartia guianensis* Aubl. que foram predadas, germinaram, apodreceram e formaram plântulas comparando florestas contínuas e fragmentos florestais, em diferentes posições no banco de sementes: acima da serrapilheira; no meio da serrapilheira e enterradas no solo. 95

Figura 3.	A. Pluviosidade mensal no Distrito Agropecuário da Zona Franca de Manaus entre agosto de 2001 e agosto de 2002. B. Freqüência proporcional de germinação das sementes de <i>Minquartia guianensis</i> Aubl. após a dispersão em agosto de 2001.	97
Figura 4.	Freqüência proporcional de germinação das sementes de <i>Minquartia guianensis</i> Aubl. com e sem endocarpo após a semeadura em condições de viveiro.	100
Figura 5.	Morfologia da germinação de <i>Minquartia guianensis</i> Aubl.	101
Figura 6.	Sobrevivência de <i>Minquartia guianensis</i> Aubl. no primeiro e segundo ano após a formação das plântulas, comparando florestas contínuas e fragmentos florestais.	103
Figura 7.	Proporção de plântulas de <i>Minquartia guianensis</i> Aubl. que sofreram herbivoria em florestas contínuas e fragmentos florestais. B. Proporção das plântulas danificadas por herbívoros em categorias de intensidade de danos.	105
Figura 8.	Mortalidade das plântulas na fase inicial do estabelecimento distinguindo morte por herbivoria de dessecamento e/ou patógenos, em florestas contínuas e fragmentos florestais.	107
Figura 9.	Incremento em altura de plântulas de <i>Minquartia guianensis</i> Aubl. em florestas contínuas e em fragmentos florestais no primeiro e no segundo ano após a germinação.	109

Figura 10.	Freqüência proporcional do incremento anual da altura das plântulas de <i>Minquartia guianensis</i> Aubl. em florestas contínuas e fragmentos florestais.	110
Figura 11.	Correlação entre o primeiro e o segundo ano do incremento em tamanho anual de indivíduos de <i>Minquartia guianensis</i> Aubl. em florestas contínuas e fragmentos florestais.	111
Figura 12.	Projeção do crescimento de plântulas de <i>Minquartia guianensis</i> Aubl. ao longo do tempo em ambientes de florestas contínuas e fragmentos florestais.	113
Figura 13.	Correlação entre altura e DAP dos indivíduos de <i>Minquartia guianensis</i> Aubl. presentes em florestas contínuas e fragmentos florestais.	114

## LISTA DE TABELAS

### Capítulo 1

Tabela 1.	Lista das 20 espécies arbóreas selecionadas nas florestas ao Norte de Manaus, organizadas pela ordem de abundância que apresentaram nas áreas de estudo.	20
-----------	--	----

### Capítulo 2

Tabela 1.	Taxa finita de crescimento populacional de 19 espécies arbóreas abundantes ao Norte de Manaus em populações de florestas contínuas e fragmentos florestais.	58
-----------	---	----

## Capítulo 4

- Tabela 1. Acompanhamento dos propágulos dispersos naturalmente abaixo das árvores de *Minquartia guianensis* Aubl. em ambientes de floresta contínua e fragmentos florestais. 92
- Tabela 2. Projeção da idade de plantas de *Minquartia guianensis* Aubl. ao alcançar 10 cm de DAP. 115



## RESUMO

Alterações na dinâmica e demografia de árvores tropicais após a fragmentação florestal na Amazônia Central.

O desmatamento na Amazônia voltou a crescer nos últimos anos, transformando florestas contínuas em campos agrícolas, pastagens e fragmentos florestais. Em poucos anos, muitas destas áreas são abandonadas e iniciam naturalmente um processo de regeneração florestal. Por sua vez, fragmentos florestais remanescentes iniciarão mudanças na demografia e na dinâmica da comunidade de árvores, processos conhecidos por uma série de estudos; contudo, pouco se sabe sobre mudanças que podem ocorrer ao nível espécie-específico. Este estudo, em uma abordagem ampla comparou a demografia e a dinâmica das 20 espécies arbóreas mais abundantes em florestas contínuas e em três fragmentos florestais de 10 ha ao Norte de Manaus, após 16 anos de isolamento. Um crescimento populacional negativo foi verificado para a maioria das espécies estudadas em ambos os ambientes. Porém, um hiperdinamismo foi registrado nas áreas fragmentadas, com aumento nas taxas de mortalidade e recrutamento, resultando em uma reposição populacional maior. Uma modelagem da dinâmica populacional associada ao efeito da fragmentação foi aplicada para os próximos sete mil anos. Os resultados não indicaram alguma tendência à extinção local para as 20 espécies selecionadas. Mas, estimou-se uma mudança substancial na estrutura das florestas fragmentadas, com uma redução da altura do dossel. Em uma abordagem mais específica, este estudo enfocou o efeito da fragmentação florestal na ecologia das sementes e plântulas de *Minquartia guianensis* Aubl. (Olacaceae – acariquara-roxa). A dispersão primária dos propágulos, promovida pelas aves, parece ser essencial para a germinação das sementes e a predação de sementes exerceu um papel diferenciador entre os ambientes estudados. Nos fragmentos, a predação foi intensa e não poupou nem sementes inconspícuas. O crescimento das plântulas foi lento e no segundo ano foi maior nos fragmentos, provavelmente devido à maior oferta de luz. A simulação do crescimento das plântulas de acariquara-roxa revelou que para alcançar 10 cm de DAP, leva-se entre 30 e 150 anos. As informações geradas por este estudo podem ser úteis para a conservação da biodiversidade, o manejo de áreas florestais fragmentadas e a sustentabilidade da exploração florestal.

## ABSTRACT

Alterations on the dynamic and demography of tropical tree species after forest fragmentation in Central Amazon, Brazil.

Deforestation in the Brazilian Amazon is still increasing, transforming areas covered once by continuous forest in agricultural fields, pastures and patched forests. Few years after clearance, a large part of these areas will be abandoned and a natural re-vegetation will take place. In forest remnants, changes in the demography and dynamics of these isolated tree communities will start immediately, known by a series of studies on a large range of subjects, however less is known about changes on the species-specific level of the trees. This study, in a general approach, was focused on the demography and dynamics of the 20 most abundant tree species occurring in continuous forests and three 10 ha forest fragments North of Manaus, Brazil, 16 years after isolation. In both environments, a negative population growth was verified for most of the selected species. In fragmented forests, a hyper-dynamism was registered characterized by an increase in mortality and recruitment and consequently an increase in turnover. A population modeling applied for the next seven thousand years did not indicate any local extinction for these abundant specie in both environments, however did preview a substantial change in the structure of the forest fragments with a reduction in the canopy height. In a more specific approach, this study looked at the effect of forest fragmentation on seed and seedling ecology of the selected species *Minquartia guianensis* Aubl. (Olacaceae – black manwood). Seed dispersal by birds seemed to be crucial for germination success and seed predation was higher in fragmented forests. Seedling growth in height was extremely slow and in the second year after germination mean increment was higher in fragmented forests, probably due to lighter environment. The growth simulation for a *Minquartia guianensis* seedling revealed that would be necessary 30 to 150 years for one individual to reach 10 cm DBH. Results provided by this study may be useful for conservation of biodiversity, management of forest fragments and achievement of forest exploitation sustainability.

## INTRODUÇÃO GERAL

As atividades econômicas nas últimas décadas incentivaram o corte e a queima da floresta de terra firme na Amazônia, convertendo grandes áreas em pastagens (Fearnside 1987) e transformando um sistema, antes de grandes extensões de floresta, em áreas de remanescentes florestais. A ausência de sustentabilidade ecológica, econômica e social destas atividades é observada na prática pelo atual abandono destas áreas (Fearnside 1997, Rice *et al.* 1997, Uhl *et al.* 1997). As taxas de desmatamento na Amazônia não diminuíram na década de 1990. Entre 1993-1997, desmatou-se quase 38 mil km<sup>2</sup> (INPE 1997), não incluindo as áreas exploradas através do corte seletivo de madeira sem manejo adequado. Nepstad e colaboradores (1999), adicionaram aos valores oficiais, apenas para os anos de 1996 e 1997, mais 10 a 15 mil km<sup>2</sup> de área que sofreram este tipo de exploração. Segundo o Instituto Nacional de Pesquisas Espaciais (INPE 2004), as informações para os primeiros anos do século 21 não são animadoras; da virada do século aos meados da década atual, a área anual desmatada partiu de cerca de 18 para 23 mil km<sup>2</sup> nos últimos dois anos (2001/02 e 2002/03) e desta vez, além da exploração madeireira, o grande incentivador de práticas de derrubada de florestas foi à expansão dos campos de soja, principalmente no estado do Mato Grosso (região sudeste da Bacia Amazônica). Na última avaliação, a metade do desmatamento, registrado pelas técnicas de sensoriamento remoto, ocorreu neste estado, coincidentemente um estado governado pelo maior produtor de soja do mundo. Os estados de Mato Grosso, Pará e Rondônia, estados do Sul e Leste da Amazônia e servidos por infra-estrutura

viária, juntos, foram responsáveis por 89% do desmatamento na Bacia Amazônica em 2002/03. Informações provenientes do INPE (2004) também apontam que ao menos um terço destas áreas desmatadas tendem a ser abandonada logo após a exploração madeireira, e um pouco mais do que isto, nos casos de implantação de lavouras em áreas com solos pobres.

Estes números são mais perturbadores ainda porque as taxas de desmatamento que estavam sendo consideradas estáveis por especialistas, de fato, voltaram a apresentar uma alta real. Antes, aumentos assim eram mais relacionados com crescimento nos índices econômicos nacionais e certa estabilidade econômica, como ocorrido em 1994/1995 com a tendência à estabilidade surgida pelo Plano Real (Fearnside 2000), mas os aumentos recentes ocorreram enquanto o Brasil passava por uma recessão e certa instabilidade prevista por economistas e empresários. Assim, os últimos anos atípicos não podem ser explicados então pelas flutuações econômicas nacionais e sim pelo comércio atual e especulações futuras de grandes negócios propiciados pela cultura da soja e pela valorização da madeira no mercado externo.

Infelizmente não há uma avaliação sistemática para a Amazônia da taxa de fragmentação florestal causada por estas frentes de expansão da agricultura. Porém, observando imagens de satélite, pode-se observar o grande mosaico de vegetação remanescente, fragmentada entre campos de soja, pastagens e terras abandonadas. O destino dos remanescentes florestais de todas as formas e tamanhos e o futuro destas áreas, como campos agrícolas, reservas legais ou vestígios da ainda maior cobertura vegetal tropical do mundo ninguém se arriscou a prever. Os fragmentos

florestais, mesmo perdendo a conectividade com uma floresta contínua, devem ser considerados importantes, entre outros aspectos, porque se caracterizam por constituírem um "pool" genético para muitas espécies. Esta reserva gênica será essencial para auxiliar na recuperação das áreas degradadas que serão deixadas pela exploração desordenada da terra.

A perturbação originada pelo desmatamento e o corte seletivo de madeira causam grandes alterações nos remanescentes florestais e florestas exploradas. Tais alterações, conhecidas também por efeito de borda são intensas e contínuas (Kapos 1989, Camargo & Kapos 1995) e tendem a modificar, ao longo do tempo, a estrutura e a composição dos fragmentos florestais. Estas modificações e suas conseqüências para a conservação da biodiversidade amazônica, além da recuperação das áreas degradadas, poucos anos após o uso, tornaram-se o foco de muitos estudos nos últimos anos (ver, por exemplo, Laurance & Bierregaard 1997).

Após a criação de um fragmento florestal, a taxa de mortalidade das árvores, localizadas na borda ou próximas dela, aumenta devido, entre outros fatores, aos danos mecânicos causados pelo vento (Ferreira & Laurance 1997). A queda de árvores intensifica conseqüentemente, a criação de clareiras perto das bordas (Wandelli 1990), mudando além da estrutura da vegetação, também o microclima. Este conjunto de alterações, causado pela fragmentação é complexo, varia em espaço e tempo e pode definir mudanças nos padrões microclimáticos, ecofisiológicos, fitossociológicos entre outros de um sistema. Considerando um gradiente horizontal no sentido borda interior da floresta, as mudanças estruturais da comunidade de árvores e os aspectos microclimáticos se correlacionam linearmente logo após a criação

da borda: a região da borda florestal apresenta uma menor umidade e maior temperatura que o interior da floresta (Kapos 1989, Williams-Linera 1990). Ao longo do tempo, esta relação tende a se modificar e depender em grande parte da re-estruturação da vegetação secundária que se desenvolve nestas áreas (Camargo & Kapos 1995).

Temperatura mais alta e umidade do ar mais baixa, aumentam o déficit de pressão de vapor (DPV) e possibilita, mesmo em uma região tropical, em períodos mais secos do ano, a ocorrência de um déficit hídrico em áreas com solos arenosos e maior declive, afetando diretamente a vegetação (Camargo 1993). Ao longo da história evolutiva, algumas espécies provavelmente passaram por longos períodos de estresse hídrico (entre outros) e conseguiram sobreviver devido a adaptações, mas nem todas as espécies possuem uma alta plasticidade e são resistentes a um determinado estresse e/ou à sua intensidade e período. A falta de aclimatação das espécies, após a fragmentação, pode ser considerada uma segunda causa de mortalidade das árvores (Ferreira & Laurance 1997). Esta mortalidade, devido à sua especificidade altera, portanto, a composição florística e favorece o recrutamento de determinadas espécies (Laurance *et al.* 1998) associadas à sucessão florestal e formam assim as florestas secundárias, comumente conhecidas como capoeiras. Por sua vez, a floresta secundária formada principalmente na interface borda florestal e entorno dos fragmentos podem auxiliar a frear o efeito de borda (Camargo & Kapos 1995).

Esta resposta adaptativa pode ser considerada como uma plasticidade da espécie diante das novas condições. Uma dicotomia extremamente simplificada entre espécies plástica e não-plástica relacionada

com a perturbação causada pela fragmentação florestal, ilustra o diagrama a seguir (ver Fig. 1). Apesar de haver uma variabilidade genética de cada indivíduo em uma população, este diagrama simplificado considera que o componente arbóreo é constituído de árvores com baixa e alta plasticidade. Indivíduos com baixa plasticidade morrem ao serem expostos a uma determinada perturbação e os de alta plasticidade persistem. Contudo, mesmo em indivíduos mais resistentes podem surgir limitações, nas diversas fases da vida, que comprometem os processos-chave, como polinização, reprodução, produção de sementes viáveis, dispersão, germinação, estabelecimento de plântulas; processos que podem afetar a regeneração natural das espécies e levá-las à condição de "espécies fantasma", termo utilizado por técnicos que trabalham com conservação biológica (Silva & Tabarelli 2000). Possíveis problemas que podem ocorrer nas diversas fases da vida de uma espécie são mostrados na figura 1.

Associada à conservação das espécies com baixa plasticidade, pelo menos três implicações podem ser listadas: (1) as espécies apresentam uma alta probabilidade de extinção local, que afetará as relações ecológicas que elas mantêm com outras espécies da fauna e da flora; (2) tais espécies, sem estudos prévios, não devem ser indicadas para qualquer uso econômico em ambientes com características diferenciadas do seu habitat original e menos ainda indicadas para a reabilitação de áreas degradadas e; (3) considerando um planejamento regional para definir o manejo adequado destas espécies, devem ser criadas nas áreas de entorno das unidades de conservação, impreterivelmente, uma zona tampão.

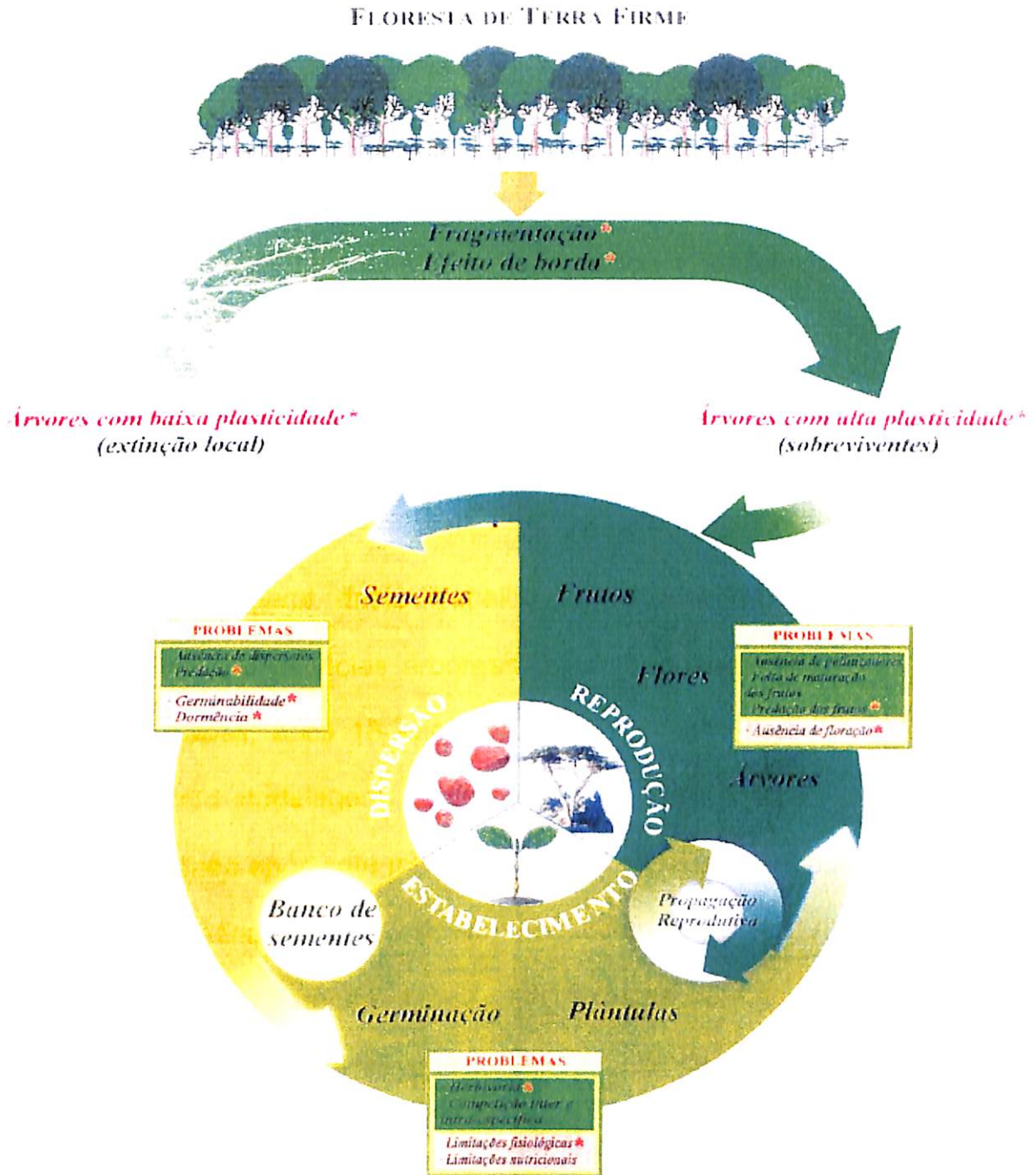


Figura 1. Diagrama hipotético dos principais problemas do ciclo reprodutivo e estabelecimento de plântulas de árvores tropicais em um cenário de fragmentação florestal.



Para este estudo, uma pequena porção dos efeitos complexos que podem causar a fragmentação florestal foi abordada para espécies que compõem a comunidade arbórea. As atividades investigativas se concentraram apenas em temas relacionados com a fitodemografia das 20 espécies arbóreas mais abundantes na comunidade e em uma escala menor na auto-ecologia de uma destas espécies: *Minquartia guianensis* Aubl., enfocando os processos da fase inicial do ciclo de vida, como a predação e dispersão de frutos e sementes, a germinação e o estabelecimento de plântulas.

O objetivo geral deste trabalho foi estudar as alterações fitodemográficas das 20 espécies arbóreas mais abundantes em florestas de terra firme causadas, após 16 anos, pela fragmentação florestal. Verificar também, utilizando modelagem, como o efeito da fragmentação afetará esta comunidade arbórea após sete mil anos. Além disso, enfocando apenas uma destas espécies, *Minquartia guianensis* Aubl., contrastando indivíduos que se localizam em florestas fragmentadas com florestas contínuas, verificar se ocorrem alterações fenológicas que podem se manifestar na produção de frutos e sementes desta espécie e entender se a fragmentação afeta o estabelecimento, sobrevivência e desenvolvimento de plântulas desta espécie.

## ORGANIZAÇÃO DESTA TESE

A tese está dividida em quatro capítulos que tratam do efeito da fragmentação florestal em diferentes escalas de abordagem. Os primeiros

dois capítulos abrangem a comunidade arbórea das espécies mais abundantes nas florestas de terra firme ao Norte de Manaus e os dois últimos capítulos enfocam a história natural e a auto-ecologia de apenas uma destas espécies.

O primeiro capítulo apresenta, comparativamente, vários aspectos populacionais das 20 espécies arbóreas mais abundantes em florestas contínuas e cerca de 16 anos após o isolamento dos remanescentes florestais. Vale ressaltar que provavelmente as populações de cada uma destas espécies faziam parte de um mesmo "grande" conjunto de populações antes da fragmentação. Hoje, desconectadas, as populações de cada uma das espécies estudadas podem se desenvolver em futuras sub-populações (Hamilton 1999).

O segundo capítulo aborda, com modelagens matriciais, a dinâmica populacional das mesmas espécies estudadas no primeiro capítulo, em uma projeção futura. Este exercício indicou as probabilidades destas espécies em persistirem em ambientes fragmentados, ou seja, com uma fonte de perturbação constante ou sucumbirem e entrarem em um processo de extinção local.

Após os dois primeiros capítulos, a tese parte de uma abordagem mais geral, da ecologia florestal, para uma abordagem auto-ecológica de uma espécie selecionada do grupo apresentado anteriormente. O terceiro capítulo relata o conhecimento da história natural de *Minquartia guianensis* Aubl. (Olacaceae), conhecida popularmente como acariquara-roxa, reunindo informações obtidas por uma revisão bibliográfica e dados inéditos.

O quarto e último capítulo explora particularidades de *Minquartia guianensis*, enfocando a dinâmica populacional da espécie, desde a dispersão de seus propágulos até a formação de suas plântulas e como o processo de fragmentação florestal pode intervir nesta primeira fase do ciclo de vida da espécie. A abordagem se concentrou, portanto, na faixa etária "esquecida" pelos grandes projetos fitodemográficos que começam a considerar os organismos quando estes já são facilmente medidos, com um diâmetro à altura do peito (DAP)  $\geq$  a 10 cm e, provavelmente, já com uma idade avançada.

Os dois últimos capítulos tiveram também a intenção de enfatizar a importância de estudos auto-ecológicos de espécies em uma tentativa de evidenciar que, para um bom entendimento da dinâmica de uma floresta, não há como deixar de concentrar esforços nas particularidades de algumas espécies dentro da comunidade.

*Minquartia guianensis* foi escolhida para a segunda etapa desta tese, dentre outros motivos, porque resultados de um estudo anterior, comparativo entre ambientes de floresta contínua e fragmentos florestais, mostraram que a densidade de plântulas reduziu 2,5 vezes em fragmentos (Camargo & Ferraz 2001). O resultado instigou a busca do entendimento do por que alterações como esta, relacionadas com a fragmentação, influenciaram o ciclo de vida inicial desta espécie.

## CAPÍTULO 1

# EFEITO DA FRAGMENTAÇÃO FLORESTAL NA DINÂMICA E DEMOGRAFIA DAS ESPÉCIES ARBÓREAS ABUNDANTES DA AMAZÔNIA CENTRAL

## INTRODUÇÃO

O desmatamento na maior floresta tropical, a Floresta Amazônica, está aumentando. Nos últimos números divulgados, a taxa de desmatamento anual saltou de 18 para 23 mil km<sup>2</sup> (INPE 2004). Este aumento foi surpreendente, porque o país passou, durante este período, por uma recessão econômica. No passado, altas taxas de desmatamento estiveram associadas com crescimento e estabilidade econômica (Fearnside 2000). Mas, por outro lado, os dados de 2004 se mostraram coerentes, pois houve um maior “incentivo” para a expansão da cultura da soja e para o aumento da exploração madeireira no período e ambos os produtos têm uma política de preços controlada principalmente pelo mercado internacional.

Embora não haja números oficiais e anuais para traçar um perfil dos novos remanescentes florestais que surgem com o desmatamento crescente na Bacia Amazônica, como visto para outras regiões (Gascon *et al.* 2000), sabe-se que a expansão da frente agrícola, vem transformando a floresta contínua em fragmentos. O papel destes fragmentos parece ser fundamental

na preservação de um banco genético de espécies; que no futuro, entre outras coisas, será útil para reabilitar áreas degradadas. Pois, a fertilidade pífia de boa parte dos solos amazônicos inviabiliza investimentos econômicos e após alguns anos consecutivos de produção agrícola estas terras são geralmente abandonadas.

No entanto, entre as parcelas florestais permanentes estabelecidas no cinturão de florestas tropicais do mundo e que visam estudos de longo termo, poucas foram planejadas com o intuito de pesquisar o efeito da fragmentação florestal. Entre as investigações conduzidas há 20 anos em quatro continentes, em cerca de 17 projetos coordenados pela Rede de Parcelas Permanentes do CTFS (sigla em Inglês para "Center for Tropical Forest Service"), apenas um, localizado na Reserva Natural de Bukit Timah em Singapura, se dedica a pesquisar o efeito da fragmentação na comunidade como um todo. Mesmo assim, a área estudada é de apenas dois hectares situados na área central de uma reserva um pouco maior do que 100 ha (Ercelawn 1997). Os outros projetos foram geralmente situados dentro de Parques Nacionais ou outras unidades de conservação que se caracterizam por extensas áreas de floresta contínua.

Considerando outras redes de pesquisas, como a RAINFOR, por exemplo, as parcelas permanentes estudadas também se localizam impreterivelmente em grandes extensões de floresta contínua da Bacia Amazônica. As parcelas permanentes do Projeto Dinâmica Biológica de Fragmentos Florestais (PDBFF), parceria entre o Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia e Instituto Smithsonian (INPA – SI), que faz parte da RAINFOR, pode ser considerado a única exceção, pois desenvolve

pesquisas em um conjunto de reservas ao Norte de Manaus com áreas de florestas contínuas e florestas fragmentadas. Mas, apenas as informações coletadas sobre as árvores localizadas em florestas contínuas foram analisadas pelo RAINFOR, porque as informações florestais vindas das áreas fragmentadas obviamente não cumpriam as premissas necessárias para analisar mudanças na estrutura e dinâmica florestal (Lewis *et al.* 2004); nas taxas de reposição populacional (Phillips *et al.* 2004) e no incremento de biomassa (Baker *et al.* 2004), sem considerar a perturbação causada pela fragmentação florestal.

Estudos anteriores sobre a comunidade de árvores em florestas fragmentadas do PDBFF enfocaram, principalmente, em como o efeito de borda (Rankin-de-Mérona & Hutchings 2001; Laurance *et al.* 2001) e como os tipos de borda (Mesquita *et al.* 1999) afetaram os remanescentes florestais. Mudanças entre comunidades de árvores em bordas florestais e bosques maduros foram associadas com alterações climáticas globais, principalmente causadas pelo fenômeno "El Niño". A seca atípica desencadeada por este fenômeno assolou a Amazônia Central em 1997, aumentando a taxa de mortalidade de árvores médias (20-30cm de DAP) e grandes (>60cm de DAP), principalmente as que se localizavam mais próximas das bordas florestais (Williamson *et al.* 2000; Laurance *et al.* 2000; Laurance *et al.* 2001) e estas mudanças ambientais acabaram favorecendo uma substituição local da flora (Laurance 2001).

Outros estudos desenvolvidos no PDBFF, enfocaram em como a fragmentação florestal vem afetando a dinâmica da comunidade de plântulas. Logo após a criação de uma borda, a taxa de mortalidade de plântulas não foi

alterada, mas houve um aumento no surgimento de plântulas de espécies pioneiras (Sizer & Tanner 1999). Por outro lado, ao criar uma borda, ocorre um aumento na taxa de mortalidade de árvores e a probabilidade de morte por danos físicos aumenta para as plântulas (Scariot 2000). Com o passar do tempo, em áreas fragmentadas, a taxa de mortalidade parece ser maior que a de recrutamento, porque uma diminuição na abundância de plântulas foi observada após a fragmentação florestal (Benítez-Malvido 1998), além de um declínio da riqueza de espécies, causando um empobrecimento na comunidade de plântulas (Benítez-Malvido & Martínez-Ramos 2003). Conseqüentemente, estas mudanças alterarão a futura comunidade arbórea.

Devido à falta de informação sobre a história natural das espécies, muitos fatores que afetam uma população pela fragmentação não são muitas vezes conhecidos. Predação, germinação, crescimento, herbivoria podem ajudar a explicar mudanças na estrutura demográfica (Bruna & Kress 2002). Experimentos com plantas herbáceas, por exemplo, mostraram que o menor número de indivíduos em fragmentos foi muitas vezes causado por limitações de condições ideais para a germinação do que por diferenças na intensidade de predação (Bruna 2002).

O conjunto de reservas do PDBFF permite a oportunidade de comparar fragmentos florestais com grandes extensões de floresta madura vicinais. O objetivo deste estudo foi comparar as alterações ocorridas após a fragmentação florestal do início da década de 1980, na dinâmica e demografia das espécies arbóreas mais abundantes ao Norte de Manaus e inferir nas conseqüências que a fragmentação pode ter na conservação destas populações.

O Distrito Agropecuário da Zona Franca de Manaus é coberto por um mosaico de vegetação. A cobertura da vegetação é predominantemente florestal, composta por florestas de terra firme com um dossel de 25-30 m de altura e árvores emergentes que podem atingir até 40 m de altura (Lovejoy *et al.* 1984). Estas florestas têm de três a quatro estratos de vegetação bem definidos (sub-bosque, sub-dossel, dossel e emergentes) com uma alta diversidade de árvores (entre 1200 e 1500 spp., Oliveira 1997; Ribeiro *et al.* 1999). O sub-bosque pode ser denso e é caracterizado pela presença de muitas palmeiras acaulescentes. Entre os compartimentos geomorfológicos do relevo (baixios, vertentes e platôs), a estrutura e a composição destas florestas são distintas. Em áreas que foram desmatadas para a abertura das fazendas no início da década de 1980, encontram-se atualmente florestas secundárias (capoeiras) com dossel formado por plantas do gênero *Cecropia* ou *Vismia*, dependendo do histórico da área (Mesquita *et al.* 2001), além de pequenas áreas de antigas pastagens. O isolamento dos fragmentos florestais de 10 ha deste estudo é mantido através do corte eventual da capoeira e do plantio de capim no entorno destas reservas.

*Histórico fitodemográfico na área de estudo:* Desde o início da década de 1980, o sub-projeto fitodemográfico do PDBFF realiza censos que buscam informações sobre a dinâmica da comunidade de árvores. Estas informações geraram um banco de dados que é composto por cerca de 60 mil árvores monitoradas, em muitos casos, por mais de duas décadas.

Um total de 66 ha; distribuídos entre reservas florestais isoladas (39 ha) e florestas contínuas (27 ha) foram delimitados com piquetes a cada 20



m; cada piquete recebeu uma identificação que combinou letras e números baseado em um sistema cartesiano. Dentro dos hectares demarcados, todas as árvores  $\geq 10$  cm de diâmetro à altura do peito (DAP) receberam uma etiqueta metálica com um número e foram coletadas para identificação botânica. Até a presente data, a identificação foi possível para todos os indivíduos ao nível de família e um pouco mais que 85% ao nível de espécie.

Nos primeiros anos, os censos não seguiram um ritmo regular, apenas a partir de meados da década de 1990 chegou-se a uma periodicidade de fazê-lo a cada 5 anos. Em cada censo, verifica-se a sobrevivência das árvores e o DAP é novamente medido. Árvores que atingem os 10 cm de DAP entram no inventário e são consideradas recrutadas. Também o material botânico destes recrutadas é coletado e as árvores são marcadas e incluídas no banco de dados.

*Delineamento amostral – seleção de áreas:* Este estudo avaliou somente uma sub-amostra do banco de dados do sub-projeto fitodemográfico. Parcelas permanentes em três áreas de fragmentos florestais de 10 ha e áreas correspondentes em duas áreas de floresta contínua foram selecionadas. Tomou-se o cuidado em considerar o tempo de monitoramento similar entre as áreas, principalmente o intervalo entre o primeiro e o último censo.

As reservas de florestas isoladas selecionadas foram: Dimona, localizada na Fazenda Dimona, ao longo da BR-174 (Manaus – Boa Vista); Porto Alegre, localizada na Fazenda Porto Alegre com acesso pelo km 7 da estrada vicinal ZF-03 e Colosso, localizada na Fazenda Esteio, acesso pelo

km 23 da ZF-03. Os hectares em florestas contínuas selecionados foram da reserva Florestal, localizada em um extremo da Fazenda Esteio e os da reserva Gavião, localizada no extremo oposto da mesma fazenda, acesso pelo km 28 da ZF-03 (Fig. 1).

O número de hectares estudados em cada área diferiu devido à disponibilidade dos dados. Nos fragmentos florestais, os dados de 17 ha: Dimona (3 ha); Porto Alegre (5 ha) e Colosso (9 ha) foram analisados e comparados com os dados provenientes de 15 ha localizados em florestas contínuas: Florestal (9 ha) e Gavião (6 ha).

*Seleção de espécies:* Duas premissas foram definidas para a seleção das espécies: 1) as espécies mais abundantes do levantamento fitodemográfico e 2) que ocorressem em todas as reservas. Desta maneira, espécies pioneiras que após a fragmentação florestal "invadiram" áreas fragmentadas não foram consideradas neste estudo, pois sua abundância está associada apenas a estas reservas. A lista das espécies selecionadas e a ordem de abundância nas áreas consideradas por este estudo e algumas outras características de interesse encontram-se na Tabela 1.

*Organização e avaliação dos dados:* Os dados provenientes de cada espécie e de cada área foram organizados de uma forma que permitisse o cálculo de diversos parâmetros fitodemográficos, como se segue:

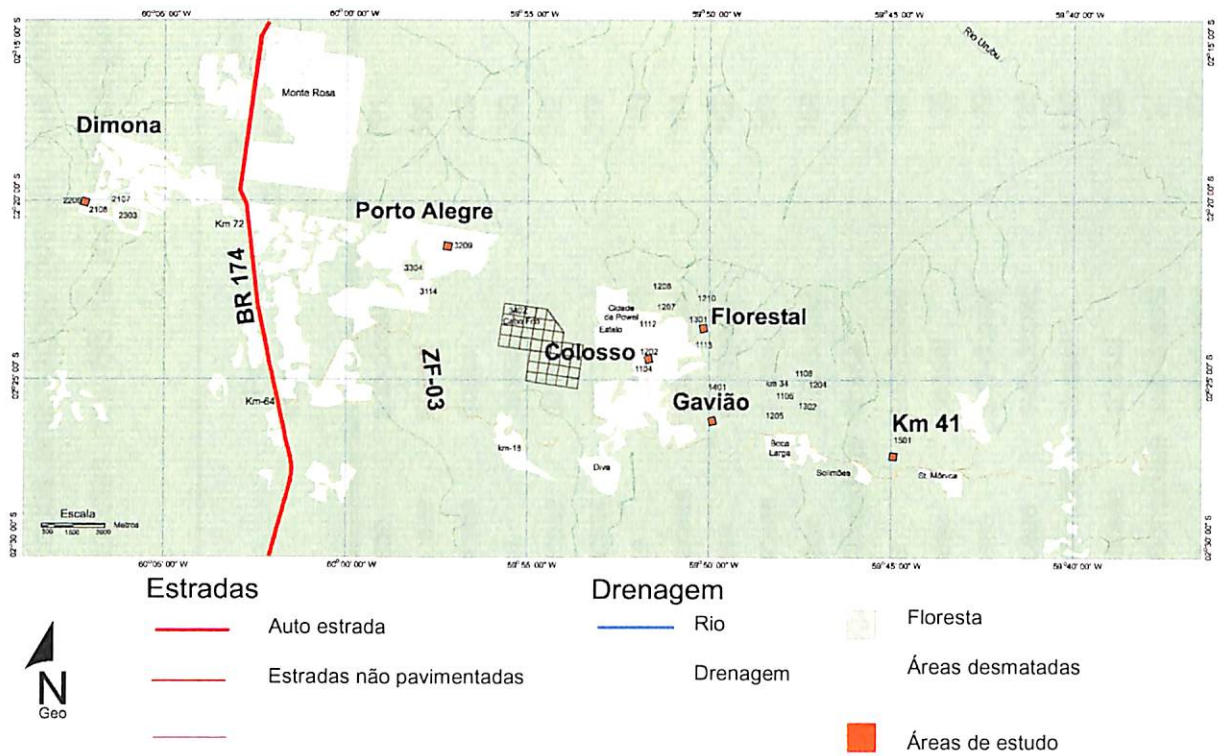
- Mudança na densidade de árvores: Em cada área de floresta contínua (FC) e fragmento florestal (FF) e para cada espécie foram calculadas a densidade inicial ("Di" – número de indivíduos por ha no primeiro

censo) e a densidade final ("Df" – número de indivíduos por ha no último censo). O resultado da razão Df/Di, quando diferente de um (1), indicou uma alteração na densidade com o tempo. A diferença dos valores médios possibilitou uma comparação entre as áreas de FC e FF.

- Crescimento populacional: O cálculo da taxa de crescimento populacional relativo e anual (CPR) foi baseado na densidade, seguindo a equação:  $CPR = (Df - Di / Di * t) * 100$  para cada espécie.

- Estrutura populacional: Baseado no diâmetro à altura do peito (DAP) e em observações de campo; as espécies selecionadas foram divididas em dois grupos: a) espécies de dossel e emergentes (chamadas a *posteriori* "espécies de dossel") e b) espécies de sub-dossel. Para as espécies de dossel, os indivíduos foram divididos em quatro classes diamétricas: 10-14,9; 15-29,9; 30-59,9 e > 60 cm de DAP. Para as espécies de sub-dossel, os indivíduos foram divididos em cinco classes diamétricas: 10-12,9; 13-15,9; 16-19,9; 20-24,9 e > 25 cm de DAP. Para cada uma destas classes foi calculada a abundância média relativa dos indivíduos no primeiro e no último censo para as áreas de FC e FF.

- Crescimento médio relativo em tamanho: A taxa de crescimento médio relativo anual (TCR) foi calculada para todas as espécies de dossel e de sub-dossel dentro de cada classe diamétrica, seguindo a equação:  $TCR = (\log DAP_{t2} - \log DAP_{t1}) / t2 - t1$ , onde o DAP t2 foi o DAP medido para cada indivíduo no último censo e DAP t1 foi o DAP medido para cada indivíduo no primeiro censo (equação adaptada de Crawley 1986).



Fonte: INPE Landsat TM 5,4,3 - RGB, 1995. Elaborado em junho de 1998 por Venticinquê, E. M. e Fernandes, T. L. N.

Figura 1. Mapa das áreas de estudo do complexo de reservas estudadas pelo Projeto Dinâmica Biológica de Fragmentos Florestais (PDBFF) no Distrito Agropecuário da Zona Franca de Manaus, Amazônia Central.

Tabela 1: Lista das 20 espécies arbóreas selecionadas para este estudo. As espécies estão organizadas por ordem de abundância nos 32 ha estudados. Família botânica; número de indivíduos analisados; posição que estas espécies ocupam no estrato arbóreo; abundância relativa e ordem de abundância das espécies nos 66 ha monitorados pelo PDBFF também são apresentados.

Ordem de abundância neste estudo (32 ha)	Espécies	Família	Posição no estrato arbóreo	No. de indivíduos (em 32 ha)	Abundância relativa (%) (em 32 ha)	Ordem de abundância no PDBFF (66 ha)
1	<i>Protium hebetatum</i> Daly	Burseraceae	sub-dossel	791	17,6	1
2	<i>Eschweilera wachenheimii</i> (Benoist) Sandw.	Lecythidaceae	dossel	566	12,6	2
3	<i>Eschweilera coriacea</i> (A. DC.) Mori	Lecythidaceae	dossel	435	9,7	5
4	<i>Minquartia guianensis</i> Aubl.	Olcaceae	dossel	283	6,3	7
5	<i>Eschweilera truncata</i> A. C. Smith	Lecythidaceae	dossel	282	6,3	4
6	<i>Scleronema micranthum</i> (Ducke) Ducke	Bombacaceae	dossel	237	5,3	6
7	<i>Oenocarpus bacaba</i> Mart.	Arecaceae	sub-dossel	193	4,3	9
8	<i>Mabea caudata</i> Pax & K. Hoffm.	Euphorbiaceae	sub-dossel	164	3,7	19
9	<i>Ecclinusa guianensis</i> Eyma	Sapotaceae	emergente	162	3,6	15
10	<i>Eschweilera romeu-cardosoi</i> Mori	Lecythidaceae	dossel	161	3,6	8
11	<i>Protium apiculatum</i> Swart	Burseraceae	sub-dossel	150	3,3	13
12	<i>Paramachaerium ormosioides</i> (Ducke) Ducke	Leg. Papilionoideae	dossel	147	3,3	17
13	<i>Naucleopsis caloneura</i> (Huber) Ducke	Moraceae	sub-dossel	143	3,2	12
14	<i>Protium altsonii</i> Sandw.	Burseraceae	dossel	135	3,0	24
15	<i>Protium decandrum</i> (Aubl.) March.	Burseraceae	sub-dossel	129	2,9	38
16	<i>Theobroma sylvestre</i> Mart.	Sterculiaceae	sub-dossel	120	2,7	25
17	<i>Swartzia reticulata</i> Ducke	Leg. Papilionoideae	dossel	110	2,4	14
18	<i>Hevea guianensis</i> Aubl.	Euphorbiaceae	dossel	106	2,4	16
19	<i>Bocoa viridiflora</i> (Ducke) Cowan	Leg. Papilionoideae	sub-dossel	91	2,0	21
20	<i>Rinorea guianensis</i> Aubl. var. <i>subintegrifolia</i> (Aubl.) Kuntze	Violaceae	sub-dossel	87	1,9	30
			total	4,492	100,0	

- Sobrevivência e mortalidade: A sobrevivência ( $s$ ) das árvores foi observada para cada ambiente, classe diamétrica e espécie, considerando a razão dos indivíduos presentes no último censo ( $N_f$ ) pelos indivíduos presentes no primeiro censo ( $N_i$ ). Em algumas análises esta razão foi ponderada por ano e ficou  $s=(N_f/N_i)^{1/t}$ . A mortalidade ( $m$ ) foi calculada como:  $m=1 - (N_f/N_i)^{1/t}$  (Sheil & May 1996).

- Recrutamento de indivíduos  $\geq$  a 10 cm de DAP: Todos os indivíduos que atingiram 10 cm de DAP foram considerados recrutados e ingressaram no inventário fito-demográfico. Os valores médios de recrutados por hectare e por ano foram calculados para os ambientes de FC e FF para cada uma das espécies estudadas.

- Levantamento de indivíduos "jovens" de 1 a 10 cm de DAP: Em cada área de estudo foram sorteadas oito parcelas de 200 m<sup>2</sup> (4x50 m). Todos os indivíduos presentes nestas parcelas foram marcados, mapeados e medidos. Em um primeiro momento, todos os indivíduos foram identificados ao nível de família. Em seguida, todas as plantas das 11 famílias botânicas deste estudo (ver Tab. 1) foram coletadas e identificadas ao nível de espécie pela comparação com espécimes depositadas na coleção de referência do PDBFF e quando necessário, com as coleções depositadas no herbário do INPA. Baseado nos resultados deste levantamento, calculou-se a quantidade dos juvenis de cada espécie estudada por hectare em FC e FF. O número de juvenis representa apenas o potencial de recrutamento para a classe de tamanho  $\geq$  10 cm de DAP; por ter sido coletado apenas uma vez, estes dados não fornecem informação sobre a dinâmica dos indivíduos que pertencem a esta classe de tamanho da população.

- Taxa de reposição populacional ("turnover"): A reposição populacional ( $r$ ) foi calculada para cada espécie e em cada um dos ambientes estudados, seguindo a equação:  $r = (\text{taxa de mortalidade} + \text{taxa de recrutamento})/2$  (Laurance *et al.* 1998a). Considerando que as taxas de mortalidade e recrutamento foram ponderadas ao ano e por hectare e os recrutados foram os indivíduos que ingressaram no inventário fitodemográfico ao atingirem 10 cm de DAP.

*Tratamento estatístico:* Testes *t-Student* verificaram se os valores médios de densidade entre FC e FF diferiram de zero, condição de equilíbrio, ou seja, quando não houve mudança de densidade entre os ambientes para cada espécie. As mesmas análises também foram feitas para contrastar se o crescimento populacional anual; o recrutamento de indivíduos e a reposição populacional ("turnover") para cada espécie diferiram entre FC e FF. Também, através de testes *t-Student* foi verificado se a média de crescimento em tamanho para cada classe diamétrica diferiu significativamente entre os ambientes de FC e FF para cada grupo de espécies. Os valores encontrados foram comparados com os valores críticos de uma distribuição *t-Student*.

Para verificar se a estrutura populacional alterou com a fragmentação florestal, as "classes diamétricas" (variável resposta) foram comparadas entre os fatores ambientes e tempo (variáveis explanatórias) e suas respectivas interações, utilizando-se modelos lineares através do programa GLIM ("generalized linear modelling"). A sobrevivência dos indivíduos para cada classe diamétrica também foi comparada entre ambientes pelo programa GLIM (Crawley 1993).

## RESULTADOS

O monitoramento fito-demográfico dos 66 hectares do PDBFF até o presente foi feito para cerca de 60 mil árvores com DAP  $\geq$  10 cm por um período médio de 16 anos ( $\pm$  0,6 anos). Nos 32 hectares trabalhados por este estudo encontram-se cerca de 20 mil árvores, sendo 4.492 indivíduos ou 22,5 % do total pertencente às espécies abundantes selecionadas para este estudo, indicando que as florestas de terra firme ao Norte de Manaus apresentam uma alta incidência de espécies raras ou esparsamente distribuídas.

As 20 espécies selecionadas serão chamadas de espécies mais abundantes. No entanto, 18 espécies, de fato, estão entre as 20 mais abundantes no cômputo geral de todos os hectares monitorados pelo sub-projeto fito-demográfico e apenas *Rinorea guianensis* var. *subintegrifolia* e *Protium decandrum*, que embora estejam entre as 20 espécies mais abundantes deste estudo, aparecem na 30ª. e 38ª. posições respectivamente na listagem geral das espécies levantadas pelo sub-projeto fito-demográfico.

Na Tabela 1, as espécies selecionadas estão listadas pela abundância apresentada por este estudo, pela abundância das espécies no total de hectares monitorados e pelo número de indivíduos que participaram das análises apresentadas. Também constam na tabela, as respectivas famílias botânicas e a posição que ocupam no perfil florestal: emergentes, dossel, sub-dossel e sub-bosque.



*Densidade, crescimento e alterações na estrutura populacional:* A razão entre as diferenças de densidade final e inicial [ $D_f$  (~1997)/ $D_i$  (~1981)] está registrada (em %) na Figura 2, para cada uma das espécies abundantes. As espécies foram ordenadas do menor para o maior valor e podem ser divididas em três grupos: espécies onde a diferença em  $FF > FC$  (valores negativos); espécies que não apresentaram mudanças significativas de densidade entre os dois momentos ( $FF = FC$ ) e espécies que a diferença em  $FF < FC$  (valores positivos; ver Fig. 2). A densidade da maioria das espécies, mesmo considerando apenas um curto intervalo de tempo, sofreu mudanças evidenciando possíveis alterações no balanço entre sobrevivência e recrutamento de indivíduos. A fragmentação florestal pode ter sido uma das principais causas que afetaram a densidade da maioria das espécies estudadas, que variou de -2% para um pouco mais de 3% dos valores que haviam sido registrados no primeiro censo. Ao longo do período, somente para seis espécies, não houve alteração, ou seja, a densidade delas permaneceu em equilíbrio. De todas as espécies estudadas, a densidade se tornou menor para seis e maior para oito espécies em áreas de florestas contínuas (Fig. 2).

Contudo, baseado na densidade de cada uma das espécies, o crescimento populacional pode fornecer o direcionamento da dinâmica que estas populações apresentarão no futuro. A taxa anual de crescimento (em %), para cada espécie e ambiente é mostrada na Figura 3. A ordem de apresentação das espécies segue da menor para a maior taxa de crescimento ocorrido em FC (área controle). Com poucas exceções, o crescimento populacional da maioria das espécies se mostrou negativo em

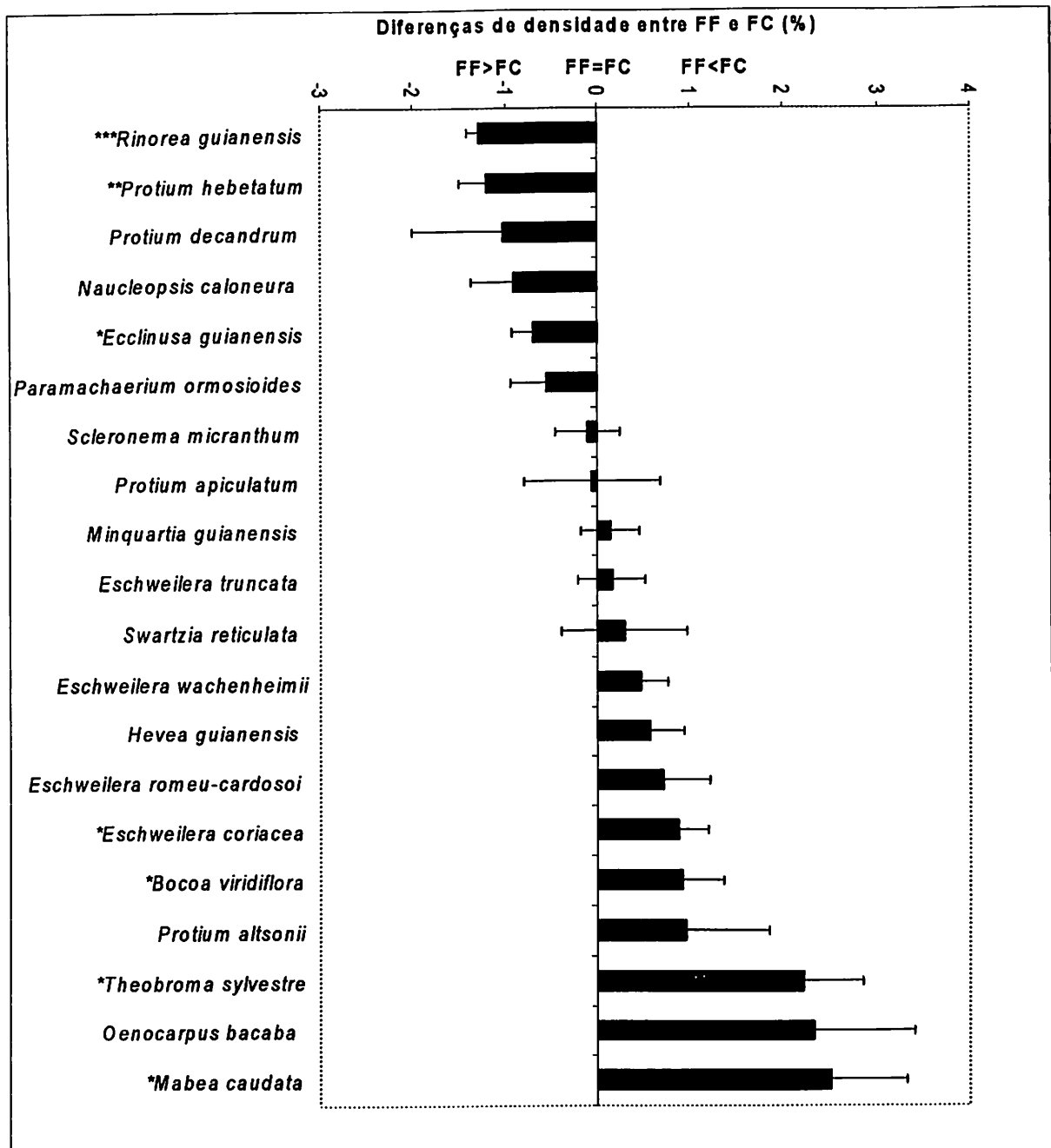


Figura 2. Mudança da densidade entre florestas contínuas (FC) e após a fragmentação florestal (FF) das 20 espécies arbóreas mais abundantes ao Norte de Manaus (valores médios;  $\pm 1ep$ ). Sem diferença de densidade FF=FC (equilíbrio); densidade em FF>FC (diferenças negativas) e densidade em FC>FF (diferenças positivas). Asteriscos representam diferenças significativas em níveis distintos: \*\*\*,  $p \leq 0,0001$ ; \*\*,  $p \leq 0,01$  e \*,  $p \leq 0,05$ .

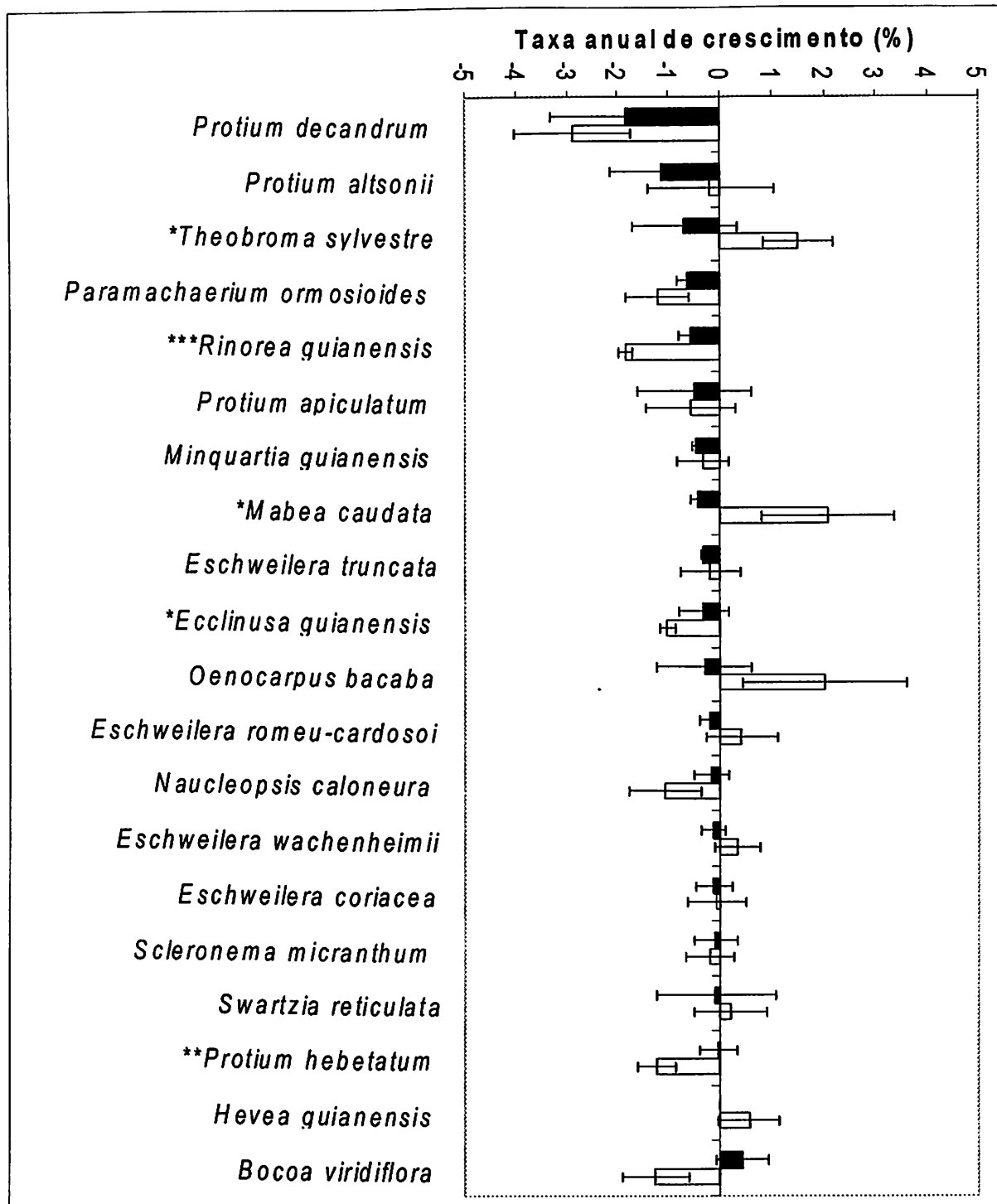


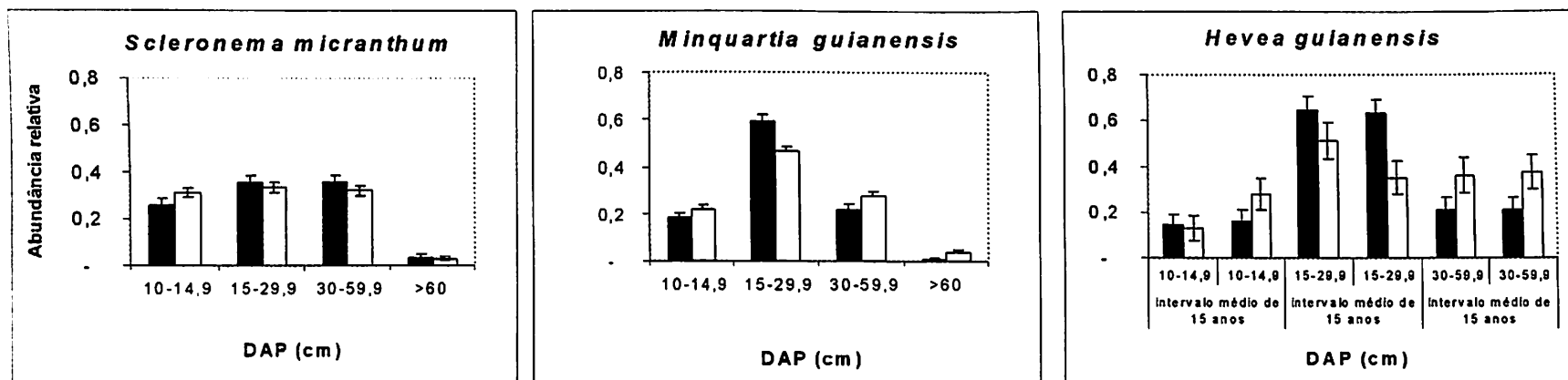
Figura 3. Taxa anual de crescimento populacional (%) das 20 espécies arbóreas mais abundantes ao Norte de Manaus em ambientes de florestas contínuas (barras pretas) e fragmentos florestais (barras brancas). Valores médios;  $\pm 1ep$ . Asteriscos representam diferenças significativas em níveis distintos: \*\*,  $p \leq 0,01$  e \*,  $p \leq 0,05$ .

FC e FF. Apenas para cinco espécies: *Theobroma sylvestre*, *Rinorea guianensis*, *Mabea caudata*, *Ecclinusa guianensis* e *Protium hebetatum*, a diferença das taxas de crescimento entre FC e FF foram significativas (Fig. 3).

Em geral, está havendo um declínio no crescimento populacional das espécies mais abundantes destas florestas e este declínio, com raras exceções, não parece estar diretamente relacionado com a fragmentação florestal. No caso específico do *Protium decandrum*, por exemplo, houve um declínio populacional, com taxas anuais de crescimento negativas (no mínimo -3%), tanto para FF como para FC. Em contrapartida, algumas espécies parecem ter encontrado vantagens com a fragmentação florestal e revelaram um crescimento populacional positivo em FF, embora apresentassem um crescimento populacional negativo em FC, como por exemplo: *Mabea caudata* (3%); *Oenocarpus bacaba* (3%); *Theobroma sylvestre* (2%) e *Hevea guianensis* (1%).

Observando a estrutura populacional, as espécies podem ser divididas em três grupos: Grupo 1: Espécies que não apresentaram mudanças na estrutura com o processo de fragmentação (FC=FF); grupo 2: Espécies que apresentaram mudanças que estão relacionadas apenas com a fragmentação (FC≠FF) e grupo 3: Espécies que apresentaram mudanças na estrutura populacional (FC≠FF) explicadas pela combinação entre fragmentação e o tempo entre os dois censos analisados (ver Fig. 4).

As mudanças ambientais advindas da fragmentação florestal não afetaram a estrutura populacional de 65% das espécies estudadas (Fig. 4).



**Espécies do grupo 1:**

- *Ecclinusa guianensis*
- *Eschweilera coriacea*
- *Eschweilera romeu-cardosoi*
- *Eschweilera truncata*
- *Eschweilera wachenheimii*
- *Mabea caudata*
- *Naucleopsis caloneura*
- *Paramachaerium ormosioides*
- *Protium altsonii*
- *Rinorea guianensis*
- ***Scleronema micranthum***
- *Swartzia reticulata*
- *Theobroma sylvestre*

**Espécies do grupo 2:**

- ***Minquartia guianensis***
- *Oenocarpus bacaba*
- *Protium apiculatum*
- *Protium hebetatum*

**Espécies do grupo 3:**

- *Bocopa viridiflora*
- ***Hevea guianensis***
- *Protium decandrum*

Figura 4. Estrutura populacional (abundância relativa em valores médios,  $\pm 1ep$  por classes de DAP) após fragmentação florestal das 20 espécies arbóreas mais abundantes ao Norte de Manaus. As espécies foram separadas em grupos: Grupo 1: Espécies que não apresentaram mudanças estruturais com a fragmentação florestal. Grupo 2: Espécies que apresentaram mudanças estruturais, comparando florestas contínuas (barras pretas) e fragmentos florestais (barras brancas) e Grupo 3: Espécies que apresentaram mudanças estruturais nos dois ambientes e ao longo do tempo.

Em contrapartida, o grupo 2 com quatro espécies: *Minquartia guianensis*, *Oenocarpus bacaba*, *Protium apiculatum* e *P. hebetatum* apresentou diferenças estruturais entre FC e FF e o grupo 3, com apenas três espécies: *Bocoa viridiflora*, *Protium decandrum* e *Hevea guianensis* apresentou mudanças entre FC e FF associadas com o tempo que estas populações se encontram isoladas. Apenas 16 anos de isolamento explicou boa parte da fonte de variação entre as populações destas espécies em FC e FF. As sete espécies que compõem os grupos 2 e 3 apresentaram diferenças em classes diamétricas distintas que parecem ser mais ou menos vulneráveis à mortalidade ou ao crescimento, conforme o caso, devido à fragmentação, causando uma alteração na abundância relativa de determinados segmentos da população (ver Fig. 4).

*Crescimento em tamanho:* O crescimento em DAP (mm/ano) para as diferentes classes diamétricas é mostrado na Figura 5 para espécies de dossel e emergentes e para as espécies de sub-dossel. Ao analisar o incremento em tamanho das espécies estudadas, verificou-se em geral um crescimento médio maior e significativo nos indivíduos que se localizam nos fragmentos florestais (Fig. 5). Porém, ao analisar como este crescimento se distribuiu entre as classes diamétricas, decidiu-se separar as espécies em dois grupos: espécies de dossel (incluindo também a única espécie emergente: *Ecclinusa guianensis*) e as de sub-dossel. Árvores de dossel e emergentes são mais tolerantes a um ambiente micro-climático mais seco, mais quente e com incidência de luz direta do que as espécies de sub-dossel. Estas diferenças fisiológicas podem refletir também em diferenças no

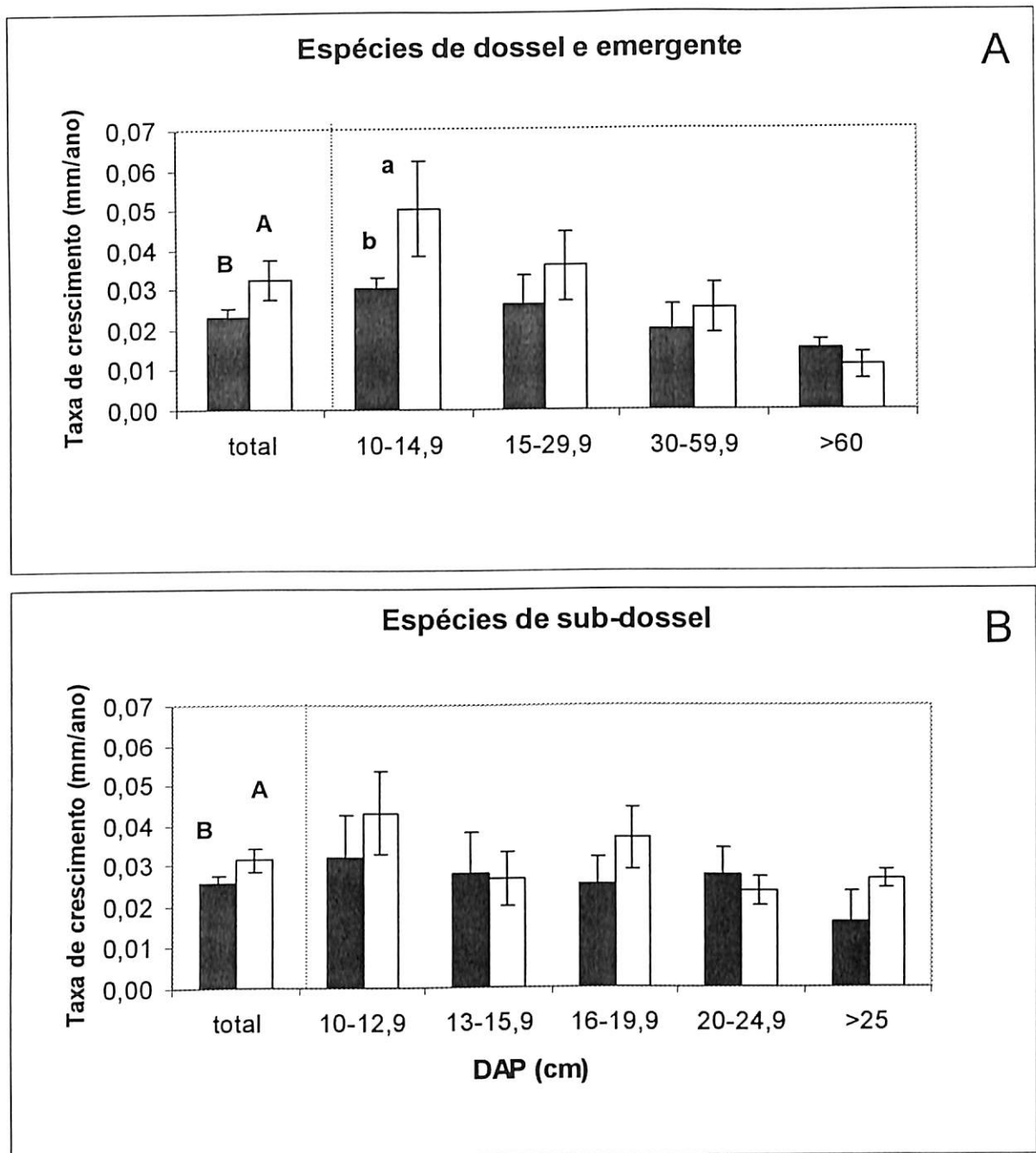


Figura 5. Crescimento anual em tamanho (valores médios,  $\pm 1ep$ ) das 20 espécies arbóreas mais abundantes ao Norte de Manaus em florestas contínuas (barras pretas) e fragmentos florestais (barras brancas). As espécies foram agrupadas em A: Espécies de dossel e emergente (n=11) e B: Espécies de sub-dossel (n=9). Letras diferentes representam diferenças significativas entre o crescimento das árvores.

crescimento destas espécies. Árvores de dossel, em média, cresceram mais em ambientes fragmentados, principalmente pelo crescimento dos indivíduos menores (até 15 cm de DAP).

Este padrão melhor definido para espécies de dossel não foi o mesmo encontrado para as espécies de sub-dossel. Em geral, estas espécies também cresceram mais nos fragmentos florestais, mas a diferença de crescimento entre FC e FF não foi significativa entre as classes diamétricas. Em linhas gerais, um maior crescimento médio em FF pode indicar que apesar de uma adaptação a uma menor intensidade de luz, as espécies de sub-dossel parecem levar vantagem quando a estrutura do dossel se torna menos contínua e permite uma maior entrada de luz nos estratos arbóreos inferiores.

*Sobrevivência:* A Figura 6 mostra a proporção de sobreviventes entre o primeiro e último censo, por classe diamétrica, para as áreas de FC e FF, considerando novamente as espécies de dossel (incluindo árvores emergentes) e de sub-dossel. Especificamente, para as espécies de dossel e emergentes, a sobrevivência foi ligeiramente menor em ambientes fragmentados e a diferença foi mais acentuada na classe diamétrica maior, no qual os indivíduos já devem ter alcançado o tamanho máximo dentro do perfil florestal. Provavelmente, com a fragmentação, os indivíduos maiores se tornaram mais susceptíveis a danos causados por vento e descargas elétricas. Enquanto, para as espécies de sub-dossel, a diferença entre a sobrevivência em FC e FF foi mais acentuada e correlacionada ao aumento



da classe diamétrica (ver Fig. 6), sendo que apenas ca. de 30 % e 65 % das árvores > 25 cm de DAP sobreviveram respectivamente em FF e FC.

*Recrutamento e reposição populacional:* Os resultados sobre recrutamento mostrados na Figura 7, consideraram os recrutas como os indivíduos que alcançaram um DAP  $\geq$  a 10 cm entre o primeiro e o último censo (painel A), ou seja, novos indivíduos para o levantamento florestal; mas também os indivíduos que estão na faixa de tamanho de 1 a 10 cm de DAP (painel B) para FC e FF.

Em cada um dos painéis apresentados, as espécies foram ordenadas a partir do maior número de recrutas encontrados nas áreas de FC. Informações sobre a dinâmica de recrutas na área de estudo existe apenas para os indivíduos que alcançaram 10 cm de DAP. O recrutamento de apenas duas espécies: *Protium hebetatum* e *Eschweilera coriacea* foi maior em FC, porém não significativo. Todas as demais espécies apresentaram um maior número de recrutas em FF e dentre elas, em apenas cinco, o valor foi significativamente diferente: *Eschweilera romeu-cardosoi*, *Protium apiculatum*, *Naocleopsis caloneura*, *Theobroma sylvestre* e *Miquartia guianensis*.

Considerando todas as espécies juntas e o mesmo período entre censos, foi registrada uma taxa de mortalidade dos recrutas de 6% em FF e 2,9% em FC. Apesar de não ter sido uma diferença significativa, o dobro de mortalidade encontrada em FF não ofuscou o registro de um maior ingresso de recrutas neste ambiente. O maior número de recrutas em FF demonstrou haver um incremento maior e mais rápido em DAP nestas áreas.

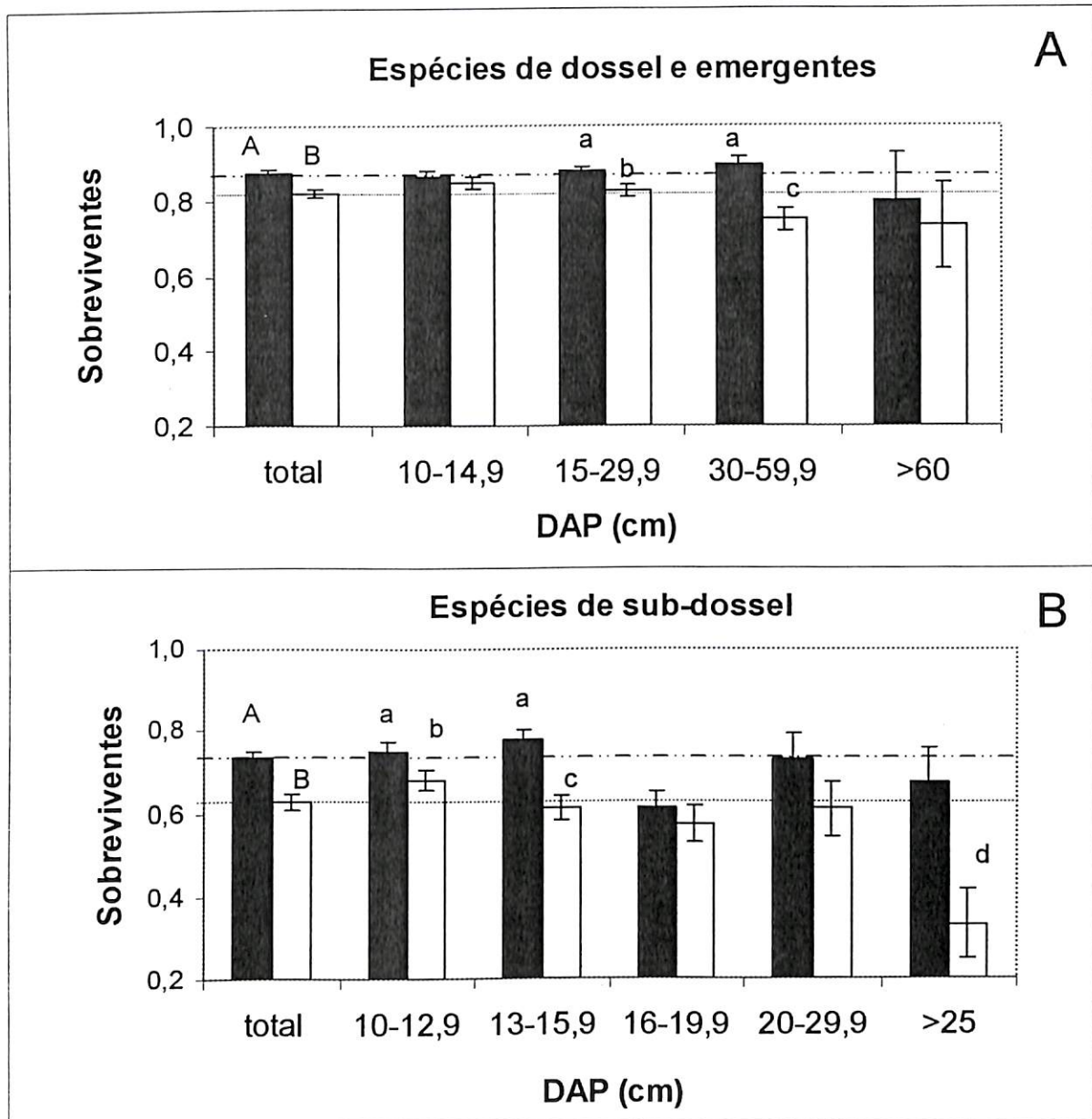


Figura 6. Sobrevivência de árvores (valores médios;  $\pm 1ep$ ) em florestas contínuas (barras pretas) e fragmentos florestais (barras brancas). A: Espécies de dossel e emergente e B: Espécies de sub-dossel. Letras diferentes indicam diferenças significativas entre médias.

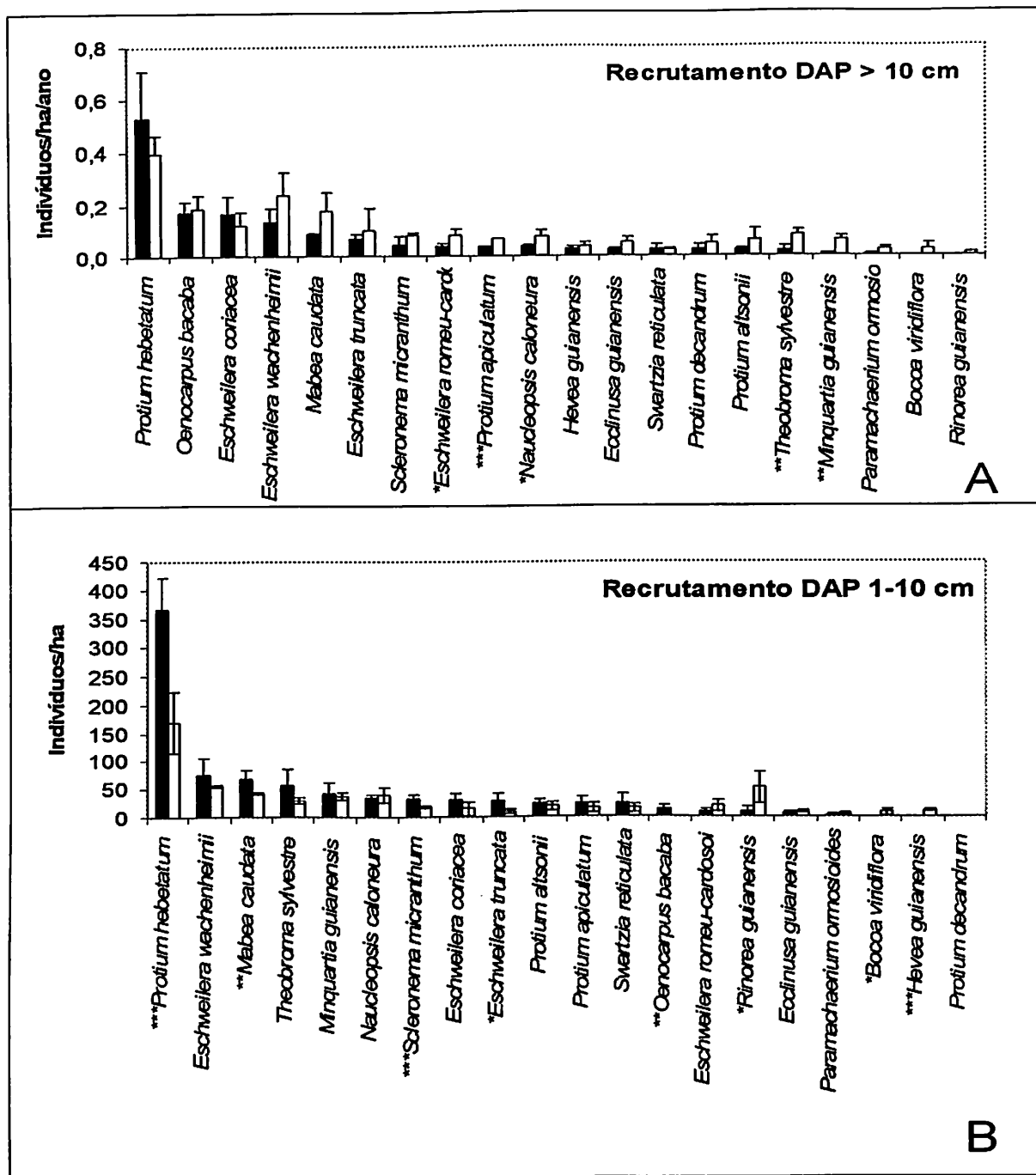


Figura 7. A. Recrutamento anual médio ( $\pm 1ep$ ) de indivíduos com DAP  $\geq 10$  cm por ha. B. Recrutamento de indivíduos com DAP entre 1 e 10 cm por ha das 20 espécies mais abundantes ao Norte de Manaus. Em ambos os painéis, barras pretas representam ambientes de florestas contínuas e barras brancas ambientes de fragmentos florestais. Asteriscos representam diferenças significativas em níveis distintos: \*\*\*,  $p \leq 0,001$ ; \*\*,  $p \leq 0,01$  e \*  $p \leq 0,05$  entre ambientes.

O censo para indivíduos com DAP entre 1 e 10 cm foi realizado apenas uma vez em 2003, durante a execução deste trabalho, não permitindo uma análise da dinâmica populacional dentro desta faixa de tamanho; mas, permitiu inferir sobre o potencial recrutamento destas espécies na classe de DAP  $\geq$  a 10 cm. Houve praticamente uma inversão no padrão apresentado anteriormente. O maior recrutamento, para a maioria das espécies e significativo para cinco delas foi em FC (Fig. 7B). Em contrapartida, somente seis espécies mostraram o mesmo padrão do grupo anterior (Fig. 7A), mostrando um ingresso maior em FF: *Naocleopsis caloneura*, *Eschweilera romeu-cardosoi*, *Ecclinusa guianensis*, *Rinorea guianensis*, *Bocoa viridiflora* e *Hevea guianensis*, mas apenas para as três últimas espécies esta relação foi significativa.

A Figura 8 mostra a reposição populacional representada em números de indivíduos por hectare e ano. Estas informações agregam os dados de recrutamento e mortalidade de indivíduos que alcançaram um DAP  $\geq$  a 10 cm entre o primeiro e o último censo. As espécies foram ordenadas pela maior reposição populacional ocorrida em FC. Apenas duas espécies: *Protium hebetatum* e *Eschweilera coriacea* mostraram uma reposição populacional maior em FC; todas as outras mostraram reposições populacionais maiores em FF e dentre elas, sete apresentaram um aumento significativo, caracterizando um maior dinamismo nestes ambientes (Fig. 8).

*Índice de instabilidade populacional:* O crescimento populacional negativo demonstrou ter havido um decréscimo populacional para a maioria das espécies estudadas tanto em FF como em FC. De outro lado, a

reposição populacional foi maior em FF para a maioria das espécies, indicando um aumento na dinâmica de processos básicos após a fragmentação florestal.

Estimar um índice de instabilidade populacional para cada espécie em FC e FF é sugerido por este estudo, ao somar os valores de crescimento (direção) e reposição populacional (intensidade) para cada espécie e ambiente. Os resultados deste cálculo (em %) estão registrados na Figura 9. Cada espécie está ordenada do maior ao menor valor do índice de instabilidade. A diferença deste índice entre FC (controle) e FF, gerou valores positivos, indicando uma maior instabilidade populacional ocorrida para as espécies em ambientes de FC ( $FF < FC$ ); valores neutros ( $FF = FC$ ), indicando estabilidade populacional e valores negativos, indicando uma maior instabilidade populacional ocorrida em FF ( $FF > FC$ ).

O índice de instabilidade foi maior em FC apenas para cinco espécies: *Protium hebetatum*; *Eschweilera coriacea*, *Protium decandrum*, *Rinorea guianensis* e *Paramachaerium ormosioides*. Oito espécies apresentaram um índice de instabilidade populacional em FF: *Scleronema micranthum*, *Eschweilera romeu-cardosoi*, *Protium altsonii*, *Minuartia guianensis*, *Oenocarpus bacaba*, *Theobroma sylvestre*, *E. wachenheimii* e *Mabea caudata*. As populações de outras sete espécies parecem estar estáveis e não foram muito afetadas pela fragmentação florestal nestes últimos anos, pois apresentaram valores do índice próximos à zero, ou seja, a dinâmica populacional destas espécies responde similarmente em ambos ambientes. São elas: *Bocoa viridiflora*, *Naucleopsis caloneura*, *Ecclinusa*

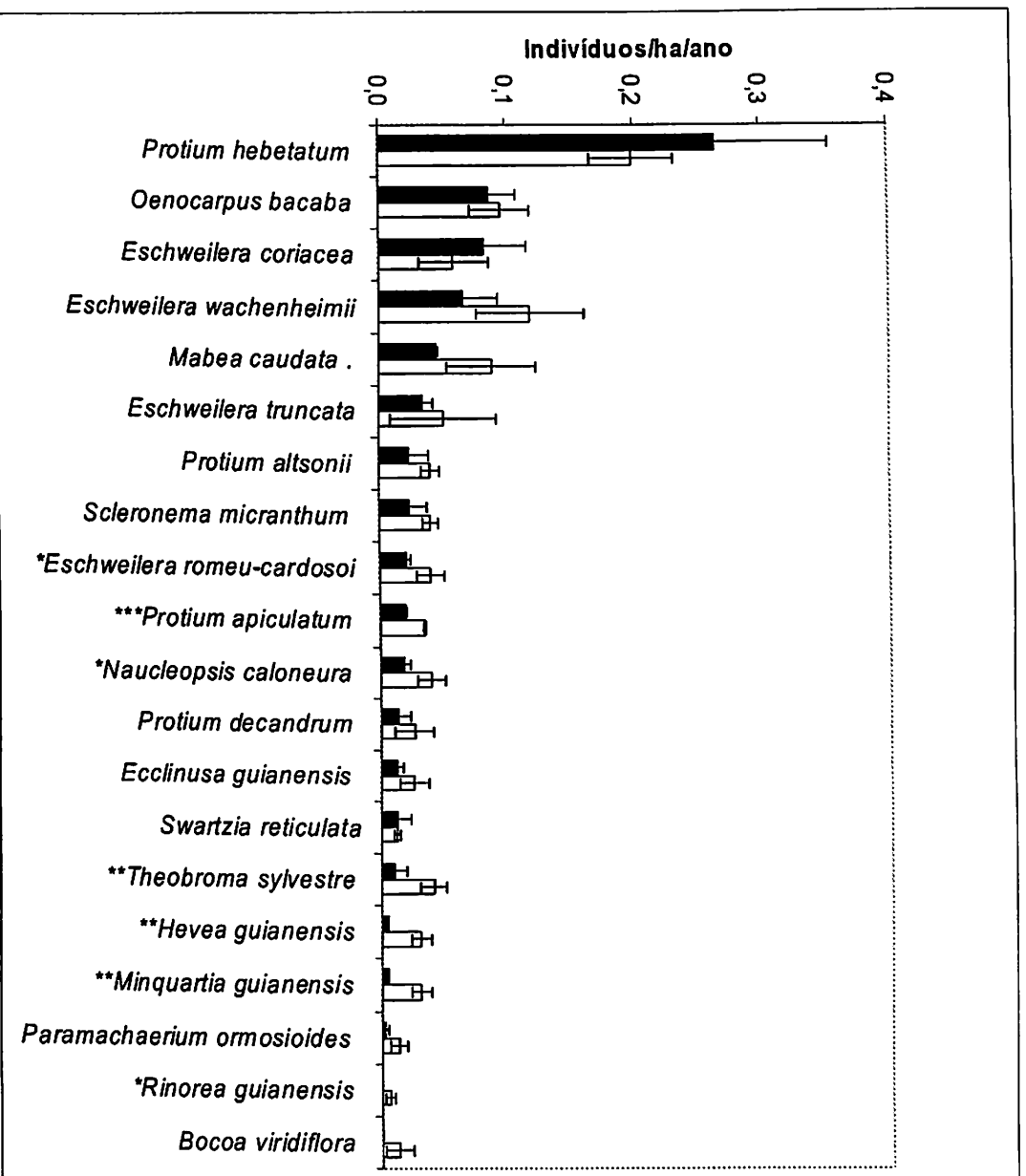


Figura 8. Reposição populacional (valores médios,  $\pm 1ep$ ) das 20 espécies arbóreas mais abundantes ao Norte de Manaus em florestas contínuas (barras pretas) e após a fragmentação florestal (barras brancas). Asteriscos representam diferenças significativas em níveis distintos: \*\*\*,  $p \leq 0,001$ ; \*\*,  $p \leq 0,01$  e \*,  $p \leq 0,05$  entre ambientes.

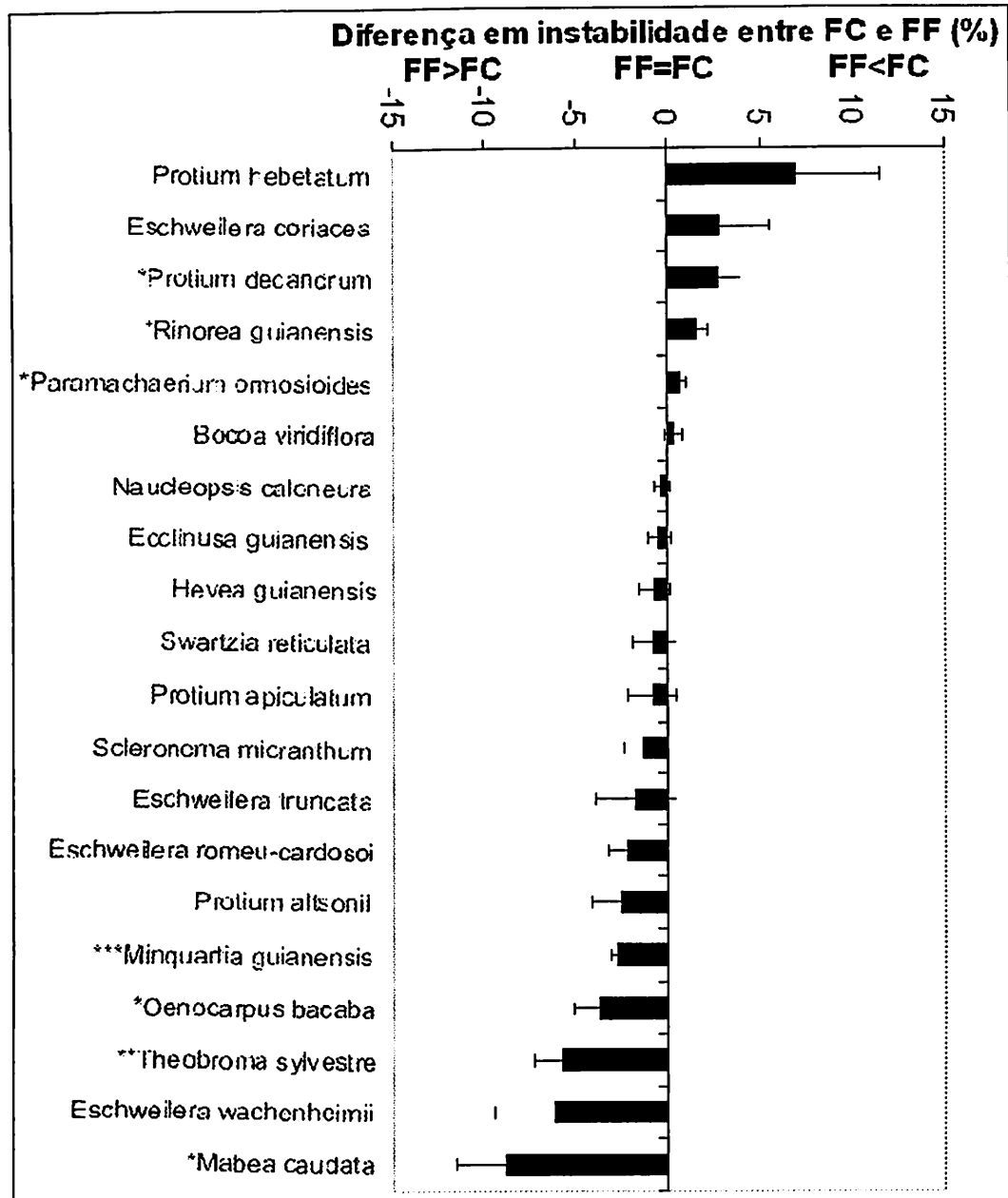


Figura 9. Mudança na instabilidade populacional (valores médios,  $\pm 1ep$ ) das 20 espécies arbóreas mais abundantes ao Norte de Manaus. Populações estáveis FF=FC (equilíbrio); instabilidade em FF>FC (diferenças negativas) e instabilidade em FC>FF (diferenças positivas). Asteriscos representam diferenças significativas em níveis distintos: \*\*\*,  $p \leq 0,0001$ ; \*\*,  $p \leq 0,01$  e \*,  $p \leq 0,05$  entre ambientes.

*guianensis*, *Hevea guianensis*, *Swartzia reticulata*, *Eschweilera truncata* e *Protium apiculatum*.

## DISCUSSÃO

A fragmentação florestal, em quase duas décadas de monitoramento, afetou diferentemente e não surpreendentemente as 20 espécies de árvores mais abundantes em florestas de terra firme ao Norte de Manaus. Houve um decréscimo populacional mais intenso em áreas fragmentadas de até 4% ao ano para seis espécies. A estrutura das populações de um grupo de sete espécies foi alterada pela fragmentação e indicou que indivíduos maiores são mais afetados. Espécies de sub-dossel parecem acumular mais biomassa, nas classes de menor tamanho e pela agregação de novos recrutas (indivíduos que alcançam  $\geq 10$  cm de DAP) às suas populações. Conseqüentemente, taxas de reposição populacional ("turnover") foram maiores em áreas fragmentadas. Porém, baseado no potencial de recrutamento de juvenis (1 – 10 cm DAP), haverá mudanças no futuro próximo, pois a densidade de indivíduos desta classe de tamanho vem sofrendo um declínio em áreas fragmentadas.

Os efeitos observados na demografia e dinâmica das 20 espécies selecionadas pela fragmentação podem ser comparados com o efeito de borda e com os estudos realizados em uma escala mais regional que consideraram a dinâmica de florestas tropicais contínuas. Afinal, um fragmento florestal de 10 ha, com um formato quadrado de 330 m de lado pode ser inteiramente influenciado pelos efeitos de borda (Camargo & Kapos



1995, Kapos *et al.* 1997, Laurance *et al.* 1998 e Mesquita *et al.* 1999). Obviamente há um gradiente e o centro de um fragmento é menos afetado do que as bordas. Os resultados aqui apresentados podem ser considerados como uma representação média das mudanças que ocorrem em todo fragmento.

A fragmentação florestal altera as condições microclimáticas e a estrutura dos remanescentes florestais (Camargo & Kapos 1995). Um aumento de 5-30% na mortalidade de árvores foi observado nos primeiros anos após a fragmentação (Laurance 2001) e esta taxa continua alta após mais de uma década; enquanto que taxas de mortalidade em florestas contínuas giram em torno de 1-2% ao ano (Phillips & Gentry 1994). A menor densidade encontrada em fragmentos para algumas espécies deste estudo, pode estar diretamente ligada ao aumento da mortalidade inicial e um tempo maior que estas espécies necessitam para recrutar um número de indivíduos que estavam originalmente presentes antes da fragmentação.

Laurance e colaboradores (1997) registraram um colapso de biomassa, ou seja, uma perda de biomassa sem uma reposição rápida nas áreas fragmentadas deste estudo e previram que provavelmente os valores de biomassa nunca atingirão o mesmo nível característico das florestas contínuas vizinhas. Árvores de porte grande e médio, sem considerar o sistema radicular, acumulam 13,4% e 46,7% da biomassa seca de uma floresta respectivamente (Nascimento & Laurance 2002). Com a morte mais freqüente destas árvores em áreas fragmentadas (Laurance *et al.* 2000), ocorre uma substituição por indivíduos de espécies pioneiras. Embora árvores pioneiras apresentem um crescimento rápido, possuem baixa

densidade de madeira e conseqüentemente acumulam menos biomassa seca.

Enquanto áreas fragmentadas passam por uma mortalidade acentuada e uma perda de biomassa, contribuindo para a emissão de gases metano e dióxido de carbono, ambos os gases de efeito-estufa; há registros de aumento da biomassa, mesmo com ressalvas metodológicas (Clark 2002), na ordem de  $1,22 \pm 0,43$  Mg/ha/ano (Phillips *et al.* 2002; Baker *et al.* 2004) para florestas maduras da Bacia Amazônica. Este acúmulo da biomassa, registrado para árvores  $\geq 10$  cm de DAP, parece se confirmar também para indivíduos menores, através do registro de um maior recrutamento (Phillips *et al.* 2004) e conseqüentemente uma maior densidade (Lewis *et al.* 2004).

As discussões sobre as causas deste aumento ainda estão no terreno especulativo, mas algumas explicações plausíveis relacionam mudanças globais com a concentração de CO<sub>2</sub> atmosférico e com uma maior radiação solar que a região amazônica parece estar recebendo (Wielicki *et al.* 2002 in Phillips *et al.* 2004). A combinação destes fatores tende a aumentar a produtividade primária bruta destas florestas.

Contudo, esta tendência geral para a floresta como um todo, observada também na região de Manaus, não reflete no comportamento das espécies abundantes destas florestas. Independente da fragmentação florestal, estas espécies apresentaram em sua grande maioria taxas negativas de crescimento populacional, sendo ainda mais severas em áreas fragmentadas. Tais declínios, parecem estar relacionados com fenômenos de maior escala e que afetam uma região geográfica mais abrangente do que a estudada aqui. Oscilações climáticas, como secas atípicas associadas com o

fenômeno "El Niño" (Laurance *et al.* 2004) podem ser uma das causas que aumentam a mortalidade e subsidiariam os valores negativos de crescimento encontrados aqui. Porém, as oscilações climáticas não estão necessariamente associadas com a morte de indivíduos de maior porte (Williamson *et al.* 2000) ou de certas espécies. Mas, ao deixar as especulações sobre as populações de espécies raras de lado, pois não foram consideradas neste estudo; sabe-se que a probabilidade de registrar a morte de indivíduos considerados abundantes é alta (mortalidade dependente da densidade ou devido ao grande número de indivíduos na população aumentando assim a probabilidade de ocorrer mortes). Tais registros poderiam apoiar as especulações apontadas por Laurance e colaboradores (2004), as quais consideram que florestas da Amazônia Central podem estar ainda se recuperando de antigas perturbações.

Mais informação sobre ganho de biomassa, considerando diferenças entre espécies, como densidade da madeira e taxa de crescimento é necessária. Mudanças na composição florística florestal podem afetar significativamente a interpretação dos dados. Neste estudo, o crescimento das espécies de dossel e de sub-dossel diferiram substancialmente em relação à fragmentação. Árvores de dossel, adaptadas às condições de luz direta, foram favorecidas com a entrada de mais luz causada pela maior incidência de criação de clareiras nos fragmentos florestais; enquanto que espécies de sub-dossel, que passam todo o ciclo de vida à sombra de árvores maiores, foram desfavorecidas com a fragmentação e, de fato, foram prejudicadas através do aumento da mortalidade.

Ambientes que outrora eram caracterizados por luz difusa e passou a receber luz direta, uma mudança causada pela ruptura do dossel em áreas de FF, parecem ter oferecido um ambiente vantajoso para o crescimento dos indivíduos da comunidade arbórea, mas parecem também ter promovido um ambiente mais estressante, afinal a sobrevivência dos indivíduos em FF foi menor do que em FC.

Mesmo havendo uma maior mortalidade em ambientes fragmentados, a mortalidade não foi distribuída homogeneamente entre as classes de tamanho. Árvores de maior porte, de dossel ou sub-dossel sobreviveram menos, como documentado também por Laurance e colaboradores (2000) que registraram um aumento três vezes maior na mortalidade de árvores grandes perto de bordas do que no interior de florestas. Entretanto, indivíduos jovens de espécies de sub-dossel, também morreram mais em ambientes fragmentados, provavelmente devido ao estresse provocado por um ambiente mais quente, seco e com maior incidência de luz direta.

A mortalidade diferenciada por classe de tamanho pode ser um indício de um problema futuro e grave. Mudanças estruturais ao nível populacional de uma determinada espécie, podem se refletidas para toda comunidade. Indivíduos de grande porte, com maior probabilidade de mortalidade, podem ser também os responsáveis pela maior produção de propágulos viáveis, porém nada sabemos sobre a fecundidade das espécies que compõem este estudo. Bruna & Kress (2002), registraram uma mudança na estrutura etária de *Heliconia acuminata* e uma floração mais expressiva em florestas contínuas, mas não notaram uma alteração na produção de

sementes. A menor densidade de indivíduos de *H. acuminata* nos fragmentos, aparentemente esteve associada com problemas de germinação destas sementes (Bruna 2002).

Neste estudo, o recrutamento de indivíduos  $\geq 10$  cm de DAP foi maior em ambientes fragmentados, o que parece não estar de acordo com taxas germinativas diferenciadas por ambiente. Entretanto, estes dados têm que ser interpretados com cautela. Com a fragmentação, houve uma maior entrada de luz o que deve ter propiciado um ambiente favorável ao incremento em tamanho e o limite mínimo de entrada das árvores, considerado pelos inventários florísticos, fosse alcançado mais rápido. Provavelmente, poucos destes indivíduos não estavam presentes antes da fragmentação destas áreas. Ao organizar os dados de recrutamento de juvenis (1 a 10 cm de DAP), a situação se inverteu. Um menor número de recrutas foi encontrado em fragmentos e em contraste com o grupo anterior, especula-se que uma maior proporção destes indivíduos germinou e se estabeleceu após a fragmentação.

Embora estes dados ainda não forneçam informações sobre a dinâmica dos indivíduos desta classe de tamanho, por terem sido coletados apenas uma vez, eles indicam que o potencial de recrutamento para a próxima classe (DAP  $\geq 10$  cm) vai diminuir nos próximos censos e em ambientes fragmentados para as espécies estudadas. Esta mudança de padrão poderia ser entendida como resposta das espécies a um ambiente mais estressante que não permite locais apropriados para o estabelecimento e desenvolvimento de plântulas. Como também, para as plantas juvenis, mesmo que estabelecidas, poderia ocorrer uma menor probabilidade de

sobreviver nestes ambientes, causando assim uma mortalidade diferenciada. Estas conclusões, ainda especulativas, terão que esperar um segundo censo para se entender melhor a dinâmica desta primeira fase do estabelecimento de plantas.

Atualmente, o que se observa é que as taxas de reposição populacional ("turnover") foram maiores em ambientes fragmentados para praticamente todas as espécies estudadas. Altas taxas, tanto de mortalidade como de recrutamento elevam o "turnover". Este hiperdinamismo pode ser uma das características de ambientes em desequilíbrio (Laurance 2002). Mesmo para parcelas permanentes de floresta madura ao longo da Bacia Amazônica, os valores de "turnover" calculados para as três últimas décadas vêm aumentando; porém, não como nos fragmentos (Phillips *et al.* 2004). Contudo, talvez poucas décadas de observação ainda não sejam suficientes para entender a dinâmica da floresta como um todo. No caso dos ambientes fragmentados da região de Manaus, estes resultados parecem ter advindo de um reflexo direto da grande perturbação ocorrida após o desmatamento. O hiperdinamismo talvez diminua no futuro, como um reflexo da diminuição do recrutamento e a mortalidade massiva que pode ser freada com o microclima propiciado por uma floresta secundária estabelecida nas bordas dos fragmentos.

Ao observar o índice de instabilidade, uma combinação entre mortalidade e "turnover", calculado para as 20 espécies estudadas; a maioria delas apresentou maior instabilidade em ambientes fragmentados. Algumas não apresentaram sinais de instabilidade e poucas parecem instáveis em ambientes de floresta contínua, incluindo o *Protium hebetatum*, a espécie

mais abundante nesta floresta. Neste caso, pode-se considerar a possibilidade desta espécie estar sofrendo mortalidade dependente da densidade. As taxas negativas de crescimento adicionadas às taxas altas de recrutamento talvez consigam caracterizar um estado de desequilíbrio do sistema que passou por fragmentação.

As espécies, em geral, parecem estar envolvidas em um processo de hiperdinamismo onde há um aumento na taxa de mortalidade, diminuição da densidade e mudança na estrutura da vegetação causada por um crescimento diferenciado. Os indivíduos crescem mais rápido perto de clareiras que por sua vez são mais freqüentes em áreas fragmentadas.

Obviamente, nem todas as espécies respondem igualmente ao processo de fragmentação, algumas levaram "vantagens" e aumentaram a dominância entre as espécies da comunidade. Há indícios de que no futuro haverá uma substituição de algumas espécies nos fragmentos, havendo uma mudança estrutural e uma redução da biodiversidade nestas áreas. Por exemplo, as espécies *Mabea caudata* e *Hevea guianensis*, ambas da família Euphorbiaceae, parecem ser espécies que estão impulsionando estas mudanças de dominância dentro da comunidade de árvores.

A perda de indivíduos reprodutivos e condições ambientais que não favorecem o estabelecimento de novos indivíduos estão gerando uma floresta com um crescimento populacional negativo e uma queda na densidade de árvores das espécies abundantes. Em contrapartida, o aumento no número de indivíduos de espécies pioneiras parece propiciar um cenário de empobrecimento da diversidade arbórea e da complexidade destas áreas fragmentadas. O papel de reservas florestais para conservar a biodiversidade

e manter um banco genético deve ser repensado para áreas menores ou iguais a 10 ha ou que possuem uma relação área e borda desproporcional.

Vale lembrar que o grupo de espécies selecionado para este estudo responde por mais de 20% do total de árvores e são as espécies mais abundantes em uma floresta caracterizada pela raridade e alta diversidade (Oliveira & Daly 1999). Em outras palavras, poderia se esperar que o processo de fragmentação não afetasse a comunidade destas árvores de uma maneira significativa, que de uma maneira ou outra, através de estratégias evolutivas ao longo do tempo, estas espécies alcançaram o patamar da abundância e talvez assim sejam algumas das espécies com grande plasticidade. Entretanto, não foi isso que os resultados mostraram.

Portanto, embora esteja fora das pretensões deste estudo, poder-se-ia questionar: Se a fragmentação florestal exerce um papel importante na dinâmica e demografia das espécies abundantes; então, como se comportariam as populações de espécies raras, diante da mesma perturbação? Esta pergunta é de difícil resposta, principalmente porque muitas técnicas analíticas procuram detectar alterações demográficas e para isto necessitam de um número mínimo de indivíduos que, caracteristicamente, estas espécies não possuem. Considerando uma espécie rara como  $\leq 1$  ind./ha, pode-se prever facilmente que a probabilidade de ocorrer extinção local e/ou inviabilidade populacional desta espécie em ambientes fragmentados deve ser muito alta. Portanto, com um cenário de aumento da fragmentação florestal na Amazônia e o intuito de conservar a alta diversidade regional, deve-se aumentar urgentemente a preocupação em conservar populações viáveis das árvores raras, ou seja, há a necessidade



de proteger grandes extensões de áreas e somente assim será possível manter a alta biodiversidade.

No mínimo, um maior investimento em estudar a auto-ecologia e fisiologia deve ser feito com as espécies consideradas chaves para o sistema, porque apenas desta maneira pode-se chegar ao nível de conhecimento que pode auxiliar na intervenção quando alterações substanciais ocorrem nos sistemas tropicais. Através dos estudos auto-ecológicos e eco-fisiológicos entender-se-ão as causas que levam à diminuição e talvez até a extinção local destas espécies. Os capítulos posteriores enfocam uma simulação do futuro destas populações e estudos auto-ecológicos de uma das espécies abundantes: *Minuartia guianensis* Aubl.

## CAPÍTULO 2

### PREVISÕES SOBRE A DINÂMICA E A ESTRUTURA DOS REMANESCENTES FLORESTAIS NA AMAZÔNIA CENTRAL

#### INTRODUÇÃO

A dinâmica populacional das espécies arbóreas abundantes ao Norte de Manaus foi analisada no capítulo anterior considerando inventários demográficos realizadas em parcelas permanentes desde o início da década de 1980. Mesmo após este período relativamente curto, foi possível verificar mudanças substanciais na dinâmica das populações destas espécies.

Um declínio populacional foi registrado para a maioria das espécies, tanto em ambientes de floresta contínua, como em ambientes de florestas fragmentadas. Para os ambientes de floresta contínua, este declínio parece ser a consequência de um aumento na taxa de mortalidade e um recrutamento de novos indivíduos que não acompanhou o mesmo ritmo. Para ambientes fragmentados, tanto a mortalidade como o recrutamento de indivíduos  $\geq 10$  cm de DAP foram grandes, consequentemente também foi registrado um aumento acentuado do "turnover" das populações dos fragmentos florestais. As alterações destas taxas foram provavelmente causadas por mudanças ambientais nos fragmentos. Uma maior frequência de criação de clareiras (Wandelli 1990), como uma das consequências do

efeito de borda (Camargo & Kapos 1995; Kapos *et al.* 1997), permitiu a maior entrada de luz (Kapos 1989), que por sua vez estimulou o crescimento de árvores já estabelecidas, fazendo-as atingir um DAP  $\geq 10$  cm em um período de tempo mais curto (ver capítulo 1). Provavelmente, estes indivíduos já estavam estabelecidos nestas áreas antes da criação do fragmento florestal.

Estas mesmas condições ambientais diferenciadas entre os ambientes, provavelmente prejudicaram indivíduos mais jovens, pois o estabelecimento de novos indivíduos ( $\leq 10$  cm de DAP) para a maioria das espécies diminuiu (ver capítulo 1), refletindo indiretamente em uma maior mortalidade ou uma limitação no estabelecimento destes indivíduos.

Mas, para prever se ocorrerão alterações no crescimento populacional das espécies arbóreas abundantes ou se estas populações poderiam sofrer extinção local devido à fragmentação; é preciso conhecer as taxas de crescimento populacional ( $\lambda$ ) destas espécies e comparar se ocorrem diferenças entre populações em florestas contínuas e em fragmentos florestais.

Através de modelos matriciais de progressão populacional, que são gerados por parâmetros populacionais, como as taxas de recrutamento, mortalidade, fecundidade e o tamanho de uma determinada população, pode-se acessar a taxa intrínseca de crescimento populacional ( $\lambda$ ). Esta taxa, sendo um dos parâmetros demográficos mais importantes, pode inferir se uma população manterá seu tamanho constante ( $\lambda=0$ ), diminuirá ( $\lambda<1$ ) ou aumentará ( $\lambda>1$ ) com o tempo (ver Crawley 1986; Watkinson 1986; Martínez-Ramos & Alvarez-Buylla 1998). A taxa de crescimento intrínseco de uma população varia conforme mudanças nas taxas de nascimento e mortalidade

destas populações que por sua vez são variáveis no tempo e no espaço e são sensíveis às mudanças ambientais. O efeito do ambiente é comumente diferente entre as espécies e está relacionada com a plasticidade ou possibilidade de aclimação destas espécies (Alvarez-Buylla *et al.* 1996).

O presente estudo tem por objetivos calcular as taxas intrínsecas de crescimento populacional ( $\lambda$ ) das espécies arbóreas mais abundantes nas florestas ao Norte de Manaus. Verificar se os valores de  $\lambda$  foram sensíveis às mudanças ambientais causadas pela fragmentação florestal e avaliar quais as conseqüências que a fragmentação florestal poderia provocar ao futuro destas populações.

## MATERIAL E MÉTODOS

*Área de estudo:* Este estudo foi conduzido no complexo de reservas florestais do Projeto Dinâmica Biológica de Fragmentos Florestais – PDBFF, ao Norte de Manaus (ver descrição da área de estudo no capítulo 1). Três reservas em áreas de floresta contínua, denominadas de “Florestal”, “Gavião” e “Km 41”, separadas ao menos por 7 km de distância uma das outras, localizadas na Fazenda Esteio foram escolhidas como réplicas de ambiente de floresta contínua e três fragmentos florestais com tamanho de 10 ha, denominados Colosso, situado também na Fazenda Esteio, Porto Alegre e Dimona, situados nas fazendas com os mesmos nomes, foram escolhidas como réplicas de ambientes fragmentados (ver mapa, pág. 19).

*Seleção de espécies:* Os critérios empregados para a seleção de espécies foram os mesmos apresentados no capítulo 1. Portanto, as espécies analisadas neste estudo são as mesmas estudadas anteriormente (ver Tab. 1, pág. 20), com exceção da espécie *Rinorea guianensis* Aubl. var. *subintegrifolia* que foi excluída deste estudo devido à ausência de registros de recrutas nas áreas de floresta contínua durante o intervalo de tempo considerado.

Neste estudo, entende-se como recrutamento, as árvores que alcançaram 10 cm de DAP durante o intervalo de tempo analisado e passaram a fazer parte do levantamento fito-demográfico. O intervalo de tempo entre o primeiro e o último censo foi de 15 anos, para as reservas do Florestal, Porto Alegre e Dimona; para as outras três áreas estudadas, este intervalo foi maior do que 15 anos em duas áreas e menor para uma área e foi padronizado em 15 anos. O conjunto dos indivíduos  $\geq 10$  cm de DAP de cada espécie por área foi considerado como réplicas populacionais para cada um dos ambientes estudados. A população de cada espécie foi estruturada em categorias de tamanho: 10-14,9; 15-29,9 e  $>30$  cm de DAP.

*Probabilidades de sobrevivência e crescimento:* Para cada espécie, a probabilidade de sobrevivência durante os 15 anos foi calculada para cada categoria de tamanho. Assim como, a probabilidade de cada indivíduo passar de uma classe de tamanho para outra através do crescimento em diâmetro. As médias dos valores de sobrevivência e crescimento de cada uma das áreas estudadas foram calculadas para cada ambiente.

*Fecundidade:* Neste estudo, entende-se como fecundidade o número de recrutas que ingressaram no inventário fito-demográfico no período de 15 anos. Este número, de fato, representa o sucesso no estabelecimento destes indivíduos e reflete a fecundidade das espécies de uma maneira indireta. Especificamente, foi adotado um padrão teórico que considera que indivíduos pequenos, que comporiam uma primeira classe de tamanho, ainda não são reprodutivos. Depois, quanto maior o indivíduo, maior a probabilidade de ele ser fecundo, até atingir um tamanho que limitaria a fecundidade. A representação gráfica do padrão define um platô (Fig. 1). O padrão, portanto, forneceu probabilidades teóricas de fecundidade para cada classe etária da população. As probabilidades multiplicadas pelo número médio de recrutas para cada espécie definiram o valor de importância que cada classe de tamanho representaria na fecundidade geral da população em cada ambiente.

*Elaboração das matrizes:* Para cada ambiente e espécie, probabilidades de sobrevivência, fecundidade e da transição dos indivíduos de uma faixa etária para outra dependente da idade dos indivíduos foram organizadas, seguindo as mesmas premissas para a elaboração de matrizes de Leslie (ver Crawley 1986). As matrizes foram transferidas para o programa Matriz de MonteCarlo, em uma versão desenvolvida pelo Centro de Pesquisas em Ecossistemas da Universidade Autônoma do México (UNAM), o qual simula a progressão populacional de uma espécie por um tempo estipulado utilizando um vetor hipotético constante. Neste estudo, o programa calculou a transição matricial da estrutura populacional inicial por 478

intervalos de tempo; como visto antes, um intervalo de tempo corresponde a 15 anos. Os cálculos geraram informações sobre a taxa de crescimento ( $\lambda$ ) para cada espécie em ambientes de floresta contínua e em fragmentos florestais, o tempo necessário para a população atingir um  $\lambda$  estável e as mudanças que a estrutura da população apresentaria quando atingisse estabilidade. O número total de intervalos de tempo foi uma decisão subjetiva e deveria ser estendido caso os dados gerados não fossem conclusivos.

Com os valores gerados de  $\lambda$ , também foi possível calcular o valor máximo de crescimento intrínseco de uma população ( $r_{\max}$ ), através da fórmula:  $r_{\max} = \log_e \lambda$ . Este parâmetro é importante para analisar o potencial de resiliência em que uma população se recupera de uma perturbação (Crawley 1986) e para evitar um efeito ampliado, foi calculado apenas para as populações que não sofreram o impacto do isolamento provocado pela fragmentação florestal.

*Tratamento estatístico:* As variações das taxas intrínsecas de crescimento ( $\lambda$ ) para populações da mesma espécie, mas em diferentes ambientes, foram contrastadas através de testes *t-Student*. Diferenças apresentadas na estrutura da população entre o tempo atual e o futuro também foram verificadas estatisticamente através de ANOVA (Data Desk 6.1).

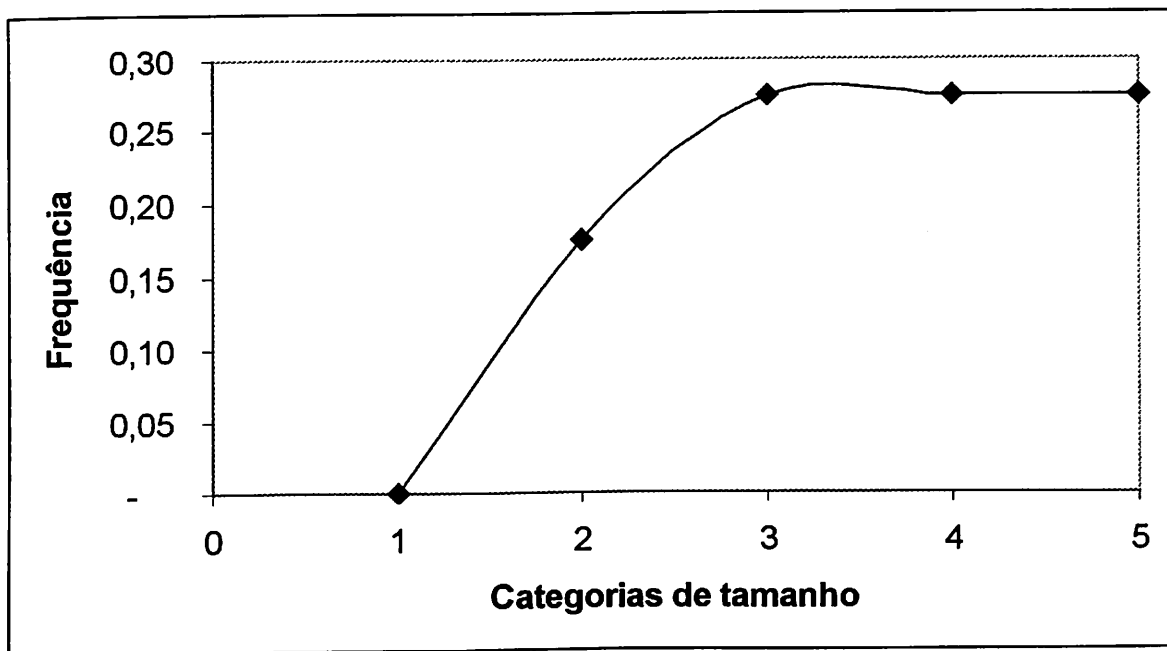


Figura 1. Padrão teórico de fecundidade adotado para estimar, pelo modelo matricial, a progressão populacional das 19 espécies arbóreas mais abundantes ao Norte de Manaus.



## RESULTADOS

A maioria das populações, em ambos ambientes, apresentou o  $\lambda \geq 1$ , caracterizando um crescimento ou estabilidade populacional. A taxa de crescimento populacional ( $\lambda$ ) foi maior em florestas fragmentadas para todas as espécies estudadas, exceto para *Swartzia reticulata* (Leg: Papilionoideae). Entretanto, apenas para *Eschweilera wachenheimii* (Lecythidaceae) houve uma diferença significativa do  $\lambda$  ( $p \leq 0,05$ ) em ambiente de floresta contínua em comparação ao valor do  $\lambda$  encontrado em fragmentos florestais, prevendo que poderá haver uma mudança efetiva na dinâmica populacional desta espécie, causada pela fragmentação florestal. Valores de  $\lambda < 1$ , independente da fragmentação florestal, foram encontrados apenas para *Swartzia reticulata*, *Bocoa viridiflora* (ambas Leg: Papilionoideae), *Protium decandrum* (Burseraceae) e *Oenocarpus bacaba* (Arecaceae), indicando que as populações destas espécies tenderão a ter um decréscimo no tamanho populacional (Fig. 2 e Tab. 1).

Ao observar a taxa máxima de aumento intrínseco ( $r_{max}$ ), calculada apenas para ambientes de floresta contínua (Tab. 1), pode-se observar que as populações possuem ainda uma ampla margem de crescimento populacional em potencial. Os valores de  $\lambda$  das populações em ambientes fragmentados são inferiores aos valores de  $r_{max}$  obtidos para florestas contínuas. Isto pode significar que as populações em florestas fragmentadas ainda estão em fase de re-adaptação ou recuperação das mudanças causadas pela fragmentação, indicando também que as espécies apresentam alta plasticidade.

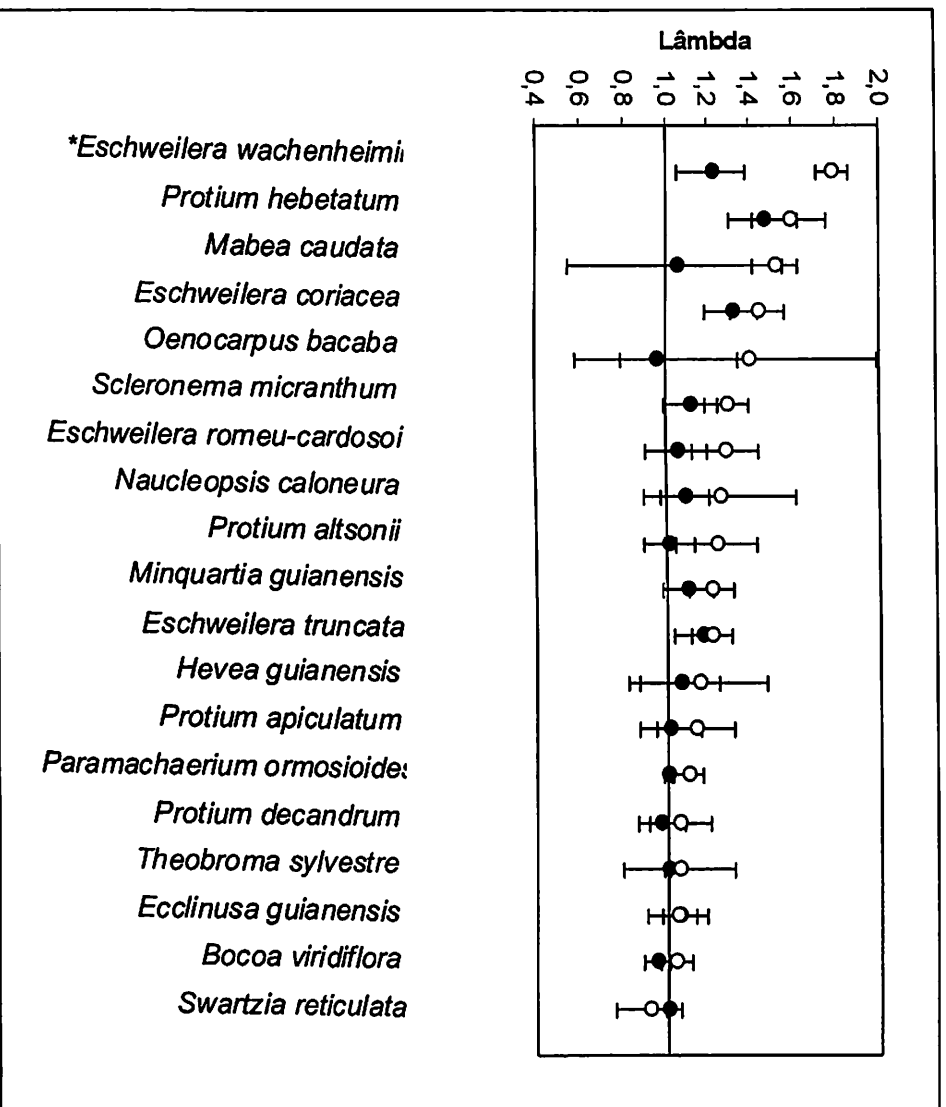


Figura 2. Taxa finita de crescimento populacional:  $\lambda$  (lâmbda; média,  $\pm 1ep$ ) de 19 espécies arbóreas abundantes ao Norte de Manaus em populações de florestas contínuas (FC, círculos pretos) e fragmentos florestais (FF, círculos brancos). Asterisco indica diferença significativa ( $p \leq 0,05$ ) entre o valor médio de  $\lambda$  entre FC e FF.

Tabela 1. Taxa finita de crescimento populacional  $\lambda$  (média,  $\pm 1ep$ ) de 19 espécies arbóreas abundantes ao Norte de Manaus em populações de florestas contínuas e fragmentos florestais; tempo necessário (anos) para o  $\lambda$  se estabilizar; tendência da progressão populacional de cada espécie: C – crescimento; D – decréscimo e E – estabilidade e, taxa máxima de aumento intrínseco ( $r_{max}$ ) para as populações que não sofreram que não foram afetadas pela fragmentação florestal.

Espécies	Família	Florestas Contínuas				Fragmentos Florestais			
		$\lambda$ (média; $\pm ep$ )	tempo para estabilizar $\lambda$ (anos)	tendência	$r_{max}$	$\lambda$ (média; $\pm ep$ )	tempo para estabilizar $\lambda$ (anos)	tendência	
<i>Bocoa viridiflora</i> (Ducke) Cowan	Leg.: Papilionoideae	0,9515 ( $\pm 0,064$ )	1770	D	2,589	1,0388 ( $\pm 0,074$ )	255	E	
<i>Ecclinusa guianensis</i> Eyma	Sapotaceae	1,0595 ( $\pm 0,079$ )	135	E	2,885	1,0484 ( $\pm 0,139$ )	45	E	
<i>Eschweilera coriacea</i> (A. DC.) Mori	Lecythidaceae	1,3139 ( $\pm 0,130$ )	195	C	3,721	1,4369 ( $\pm 0,124$ )	240	C	
<i>Eschweilera romeu-cardosoi</i> Mori	Lecythidaceae	1,0544 ( $\pm 0,143$ )	330	E	2,870	1,2829 ( $\pm 0,156$ )	225	C	
<i>Eschweilera truncata</i> A. C. Smith	Lecythidaceae	1,1712 ( $\pm 0,137$ )	210	C	3,226	1,2118 ( $\pm 0,098$ )	225	C	
<i>Eschweilera wachenheimii</i> (Benoist) Sandw.	Lecythidaceae	1,2189 ( $\pm 0,159$ )	420	C	2,887	1,7850 ( $\pm 0,072$ )	165	C	
<i>Hevea guianensis</i> Aubl.	Euphorbiaceae	1,0604 ( $\pm 0,184$ )	390	E	3,383	1,1479 ( $\pm 0,329$ )	615	C	
<i>Mabea caudata</i> Pax & K. Hoffm.	Euphorbiaceae	1,0550 ( $\pm 0,502$ )	930	E	2,872	1,5206 ( $\pm 0,106$ )	360	C	
<i>Minquartia guianensis</i> Aubl.	Oleaceae	1,1011 ( $\pm 0,117$ )	465	C	3,007	1,2122 ( $\pm 0,103$ )	180	C	
<i>Naucleopsis caloneura</i> (Huber) Ducke	Moraceae	1,0905 ( $\pm 0,117$ )	345	E	2,976	1,2567 ( $\pm 0,359$ )	240	C	
<i>Oenocarpus bacaba</i> Mart.	Arecaceae	0,9630 ( $\pm 0,383$ )	195	D	2,619	1,3953 ( $\pm 0,600$ )	225	C	
<i>Paramachaerium ormosioides</i> (Ducke) Ducke	Leg.: Papilionoideae	1,0020 ( $\pm 0,016$ )	1050	E	2,724	1,0977 ( $\pm 0,068$ )	165	E	
<i>Protium altsonii</i> Sandw.	Burseraceae	1,0135 ( $\pm 0,119$ )	210	E	2,755	1,2422 ( $\pm 0,193$ )	270	C	
<i>Protium apiculatum</i> Swart	Burseraceae	1,0160 ( $\pm 0,145$ )	75	E	2,762	1,1338 ( $\pm 0,187$ )	105	C	
<i>Protium decandrum</i> (Aubl.) March.	Burseraceae	0,9695 ( $\pm 0,110$ )	210	D	2,638	1,0610 ( $\pm 0,144$ )	105	E	
<i>Protium hebetatum</i> Daly	Burseraceae	1,4645 ( $\pm 0,160$ )	90	C	4,325	1,5871 ( $\pm 0,169$ )	105	C	
<i>Scleronema micranthum</i> (Ducke) Ducke	Bombacaceae	1,1196 ( $\pm 0,128$ )	210	C	3,064	1,2920 ( $\pm 0,104$ )	120	C	
<i>Swartzia reticulata</i> Ducke	Leg.: Papilionoideae	1,0002 ( $\pm 0,006$ )	1185	E	2,719	0,9138 ( $\pm 0,155$ )	405	D	
<i>Theobroma sylvestri</i> Mart.	Sterculiaceae	1,0012 ( $\pm 0,014$ )	165	E	2,721	1,0544 ( $\pm 0,261$ )	3615	E	

O tempo estipulado para que as populações alcancem uma maior estabilidade variou muito entre as espécies selecionadas e em geral o tempo menor ou o ritmo mais rápido encontrado para populações em florestas fragmentadas indicam que estas populações estão em processo de recuperação ou adequação em resposta a um novo ambiente. Este padrão pode caracterizar uma tentativa de alcançar um novo equilíbrio que provavelmente foi quebrado pela fragmentação florestal (Tab. 1).

Uma das conseqüências da fragmentação florestal, mostrada pela projeção, foi uma mudança na estrutura destas populações e conseqüentemente uma mudança na estrutura da comunidade arbórea. Os remanescentes florestais tenderão a apresentar uma fisionomia arbórea análoga à encontrada em florestas contínuas atuais, porém com um estrato arbóreo a menos. O dossel dos remanescentes florestais tenderá a ser mais baixo, funcionalmente correspondente ao sub-dossel das florestas contínuas e as árvores emergentes serão representadas por árvores esparsas e funcionalmente de dossel (Fig. 3).

Segundo as projeções, em florestas contínuas, apenas mudanças na classe de tamanho intermediárias (15-29,9 cm DAP) ocorrerão no futuro. O crescimento das árvores será mais lento (em comparação com as árvores localizadas nos remanescentes florestais) e a redução significativa observada nesta classe pode ser explicada pela transferência de alguns indivíduos para a classe de maior tamanho. Por sua vez, a oferta de luz limitante do interior da floresta, filtrada pelo dossel, faria com que os indivíduos das classes menores (10-14,9 cm de DAP) continuassem nesta classe por um

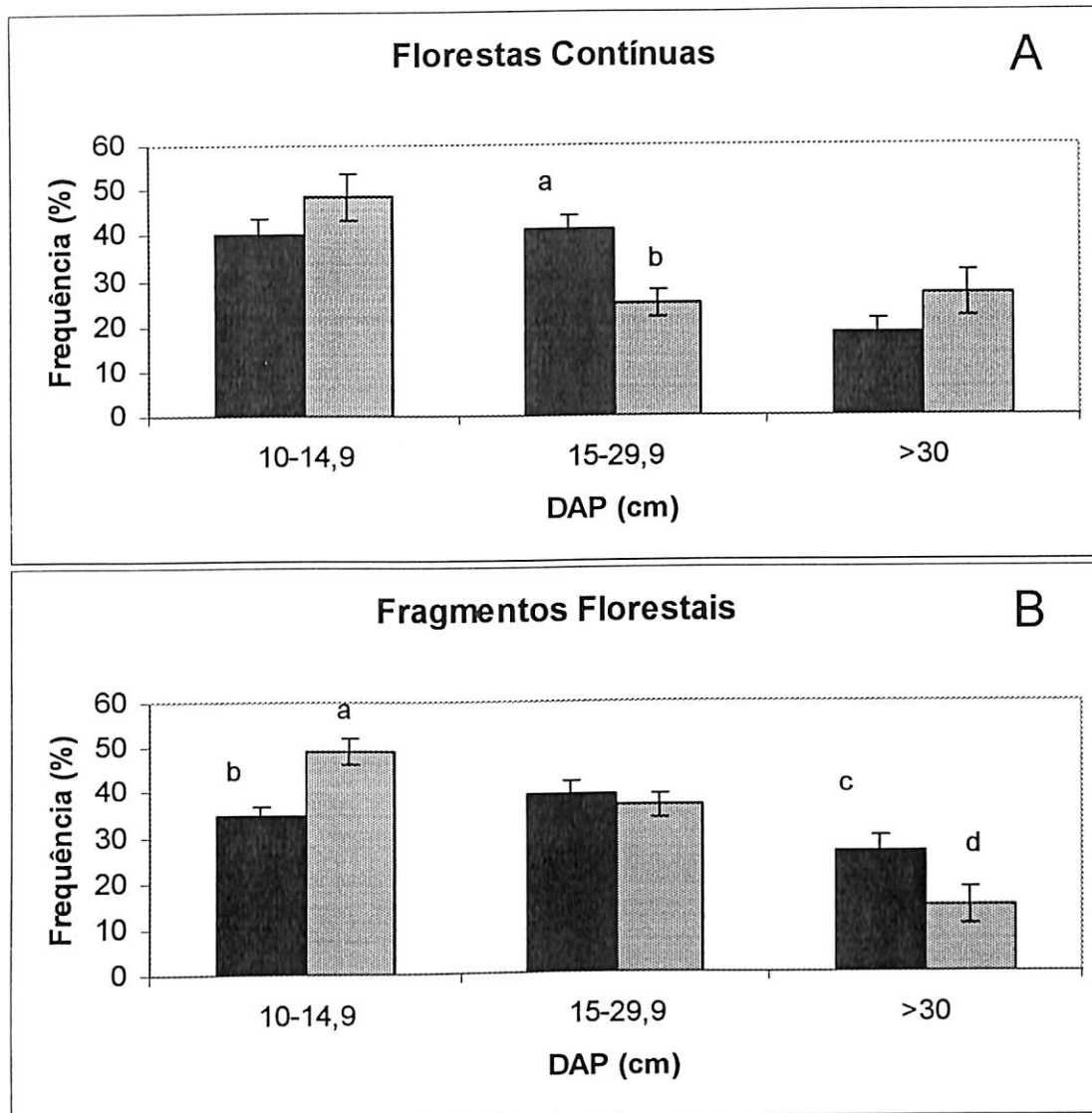


Figura 3. Previsão de mudança na estrutura populacional; freqüência de indivíduos (média;  $\pm 1ep$ ) por diferentes classes diamétricas das 19 espécies arbóreas abundantes ao Norte de Manaus em: Ambientes de floresta contínua (painel A) e ambientes de fragmentos florestais (painel B). Barras pretas representam o presente e barras texturizadas o futuro. Letras diferentes indicam diferenças significativas entre as médias.

período maior. As mudanças para esta primeira classe provavelmente estariam dependentes da intensidade de abertura de novas clareiras.

## DISCUSSÃO

As mudanças causadas nos primeiros 15 anos de fragmentação florestal na comunidade das espécies arbóreas mais abundantes alteraram a taxa de crescimento intrínseco das populações, mas não a ponto de diferenciá-las das taxas encontradas em populações localizadas em florestas contínuas. Com exceção apenas para *Eschweilera wachenheimii* que mostrou uma tendência em aumentar a sua importância relativa na comunidade arbórea dos remanescentes florestais.

A probabilidade de que alguma das espécies entrasse em extinção local parece ser baixa, mas é necessário lembrar que o foco deste estudo foi direcionado apenas para as 19 espécies mais abundantes. A probabilidade de registrar tal fenômeno, neste grupo específico de espécies é baixa; além disso, dados de 15 anos representam apenas uma pequena fração do longo ciclo de vida destas árvores (Laurance *et al.* 2004a; Chambers *et al.* 1998). Mesmo assim, entre as espécies estudadas, uma chamou a atenção, *Protium decandrum* (Burseraceae), que além de ter apresentado um  $\lambda < 1$  em áreas fragmentadas também não se registrou nenhuma ocorrência de indivíduos  $\leq 10$  cm de DAP pelos levantamentos fito-demográficos realizados durante as atividades de campo deste estudo (ver capítulo 1). Esta ausência pode ter sido ocasionada por problemas na identificação botânica de indivíduos jovens ou pelo fato desta espécie ser extremamente sensível à perturbação e, baseado em um período de 15 anos de observação, já mostrar uma baixa

plasticidade e conseqüentemente uma alta probabilidade de entrar em extinção local. Todavia, as espécies deste estudo mostraram uma alta plasticidade, provavelmente adquirida através de um processo evolutivo, explicando em parte, a atual dominância delas neste tipo de floresta tropical, caracterizada pela alta incidência de espécies raras (Oliveira 1997; Oliveira & Mori 1999).

Como observado por Laurance (2002), pode-se considerar que a perturbação causada pela fragmentação florestal levou a comunidade arbórea a um hiperdinamismo, caracterizado por um aumento da mortalidade e do recrutamento (ver capítulo 1). A simulação realizada neste estudo apóia esta idéia, pois mostrou que em geral, o tempo para que as espécies alcancem uma estabilidade populacional nos fragmentos seja menor. Ao contrário, a dinâmica destes processos, sem os efeitos do processo de fragmentação, se mostrou mais parcimoniosa.

As taxas intrínsecas de crescimento populacional ainda foram inferiores ao potencial máximo de crescimento ( $r_{max}$ ). Portanto, o potencial destas espécies para uma auto-recuperação ou resiliência, após uma perturbação, ainda não foi totalmente alcançado. Muitos fatores devem impor limites para um aumento da taxa intrínseca de crescimento populacional. Entre eles, pode-se especular sobre alterações na fecundidade dos organismos; limitações na dispersão das sementes em micro-sítios ou locais seguros para o estabelecimento de novos indivíduos; competição intraespecífica e interespecífica por recursos; limitações ecofisiológicas a um novo ambiente criado em remanescentes florestais após a fragmentação florestal; as alterações ocorridas na estrutura destas florestas fragmentadas; etc.

O custo da alteração estrutural causado pela elevação do dinamismo dos processos em áreas fragmentadas pode ser grande. No futuro, estas florestas isoladas aumentarão significativamente o recrutamento de novos indivíduos e tenderão a perder também, de uma forma significativa, indivíduos maiores que constituem o dossel (Laurance *et al.* 2000). O estrato arbóreo dos fragmentos florestais terá um perfil vertical reduzido e os indivíduos medianos, talvez não os mais fecundos, deverão ser os maiores responsáveis por produzirem novos descendentes.

Em contrapartida, nas florestas sem grandes perturbações, haverá uma redução na faixa mediana de tamanho (15 – 29,9 cm de DAP), causada provavelmente em menor proporção pela mortalidade e em maior proporção pela transição de indivíduos desta classe para uma classe de tamanho superior, o estrato arbóreo do dossel e das emergentes. Este processo cria, o quê poderia ser denominado, “um banco de árvores adultas”, um acúmulo numérico destes organismos na classe de tamanho superior, onde além de alcançarem limites intrínsecos de crescimento específico (genéticos e fisiológicos), também alcançariam limites de crescimento moldados pelo meio (disponibilidade de nutrientes, por exemplo). Este banco de árvores não é necessariamente o banco das árvores anciãs, árvores do mesmo porte não possuem necessariamente a mesma idade (Chambers *et al.* 2001). Dependendo das condições de sítio onde estes organismos se estabeleceram, eles podem apresentar um crescimento superior ao crescimento que a maioria dos indivíduos de uma determinada espécie normalmente apresenta (ver capítulo 4).

As florestas não fragmentadas, apesar de apresentarem algumas mudanças, parecem ter uma distribuição diamétrica mais equilibrada e uma



tendência a assegurar o recrutamento entre os indivíduos  $\leq 10$  cm de DAP que, mesmo com taxas de crescimento menores (ver capítulo 1), garantirão a entrada contínua de indivíduos nas classes de tamanho subseqüentes.

As alterações na estrutura da floresta, baseado no modelo de fecundidade em forma de platô, que considera uma fecundidade igual entre indivíduos que ocupam uma posição no sub-dossel, dossel ou emergentes parece não afetar a dinâmica do recrutamento de novos indivíduos. Afinal, mesmo se ambientes fragmentados tendem a perder o dossel e permanecerão assim no futuro, ou seja, não haveria uma recuperação de fato deste estrato arbóreo, a população poderá contar com a fecundidade compensatória dos indivíduos de sub-dossel. A previsão indica que o sub-dossel passará a ser o dossel nestas áreas. Espécies tolerantes à insolação direta terão vantagens com estas mudanças e poderão aumentar a importância relativa dentro da comunidade. Por outro lado, espécies intolerantes à insolação direta, ou reduzirão a sua densidade ou formarão um novo sub-dossel abaixo das espécies tolerantes, ou seja, ocorrerá uma seleção intensa determinada pela capacidade de aclimação das espécies às novas condições. Atualmente, faltam dados ecofisiológicos para quase todas as espécies arbóreas e, portanto, pouco se sabe sobre a capacidade de aclimação destas espécies.

Em resumo, o futuro dos fragmentos florestais parece ser a redução dos indivíduos grandes que formam o dossel (Laurance *et al.* 2000). Nestas últimas duas décadas, desde a criação das áreas fragmentadas no complexo de reservas do PDBFF houve, nos primeiros cinco anos, a perda de árvores do dossel dos fragmentos de 1 ha e, mesmo que mais lenta, a ocorrência do mesmo fenômeno em fragmentos de 10 ha (obs. pessoal). A queda de

árvores de dossel e emergentes aumentou a frequência de formação de clareiras que por sua vez propiciou a regeneração de uma floresta secundária, e um aumento considerável na densidade de espécies pioneiras (Sizer & Tanner 1999; Laurance 2001). Esta floresta secundária, 20 anos após a fragmentação, atingiu provavelmente sua altura máxima em fragmentos de 1 ha e ainda está se estruturando em fragmentos maiores cuja altura máxima não corresponde a uma altura do dossel típico de uma floresta não perturbada.

Indivíduos de espécies de dossel ou emergentes ainda crescem nestes ambientes e em alguns locais já ultrapassaram a altura do dossel das florestas secundárias. Porém, pelas simulações da progressão populacional feitas aqui e pela probabilidade de mortalidade maior para árvores grandes (Laurance *et al.* 2000), provavelmente estes indivíduos não terão uma vida longa ou não serão em número suficiente para formar um dossel alto e compacto comparativamente ao dossel das florestas não fortemente perturbadas. Em resumo, os fragmentos florestais terão um estrato arbóreo a menos ou uma compressão dos estratos, sendo esta uma das grandes diferenças que as florestas fragmentadas terão no futuro em relação às florestas não perturbadas.

Pode-se imaginar um padrão de fecundidade relacionado positivamente com o tamanho do indivíduo, ou seja, quanto maior o indivíduo maior a fecundidade dele. Neste caso, independente se a relação seja linear ou exponencial, haveria provavelmente um menor recrutamento de indivíduos em ambientes fragmentados, como registrado por Benítez-Malvido (1998). Pois, a diminuição do número de árvores de grande porte nos ambientes fragmentados, afetaria as árvores mais produtivas e/ou fecundas e em médio

ou longo prazo reduziria substancialmente as populações e aumentaria a probabilidade destas espécies entrarem em extinção local.

Outro padrão de fecundidade possível seria um padrão em forma de uma curva normal, ou seja, a maior fecundidade estaria entre os indivíduos medianos e os maiores (senescentes improdutivos) ou menores (jovens improdutivos) não contribuiriam. Com este padrão, o recrutamento de indivíduos em ambientes fragmentados não seria afetado, afinal a classe mediana não teria sido tão afetada pela fragmentação florestal.

Este exercício de projeção deveria estimular a ampliação de nossos conhecimentos e esforços em conhecer os padrões de fecundidade de ao menos algumas espécies-chave. Este conhecimento ajudaria a entender a dinâmica futura das populações em ambientes contínuos e fragmentados e as possíveis mudanças na composição florística. Assim, haveria mais subsídios para conservar a diversidade arbórea desejada em um cenário futuro de florestas fragmentadas e unidades de conservação isoladas.

## CAPÍTULO 3

### *MINQUARTIA GUIANENSIS* AUBLET (OLACACEAE)

*Nomes vulgares:* Acariquara-roxa, acariquara, acari, arariúba, acapú, acaximba (Brasil); caricuara-negra (Bolívia); arataweri (Caribe); cuajada-negra, manú-negro, palo-de-piedra (Costa Rica); puente-candado, guayacán-negro, minche (Colômbia); guayacán, pechiche (Equador); negrowanania (Guiana); maka; bagui-bagui, bois-de-minquar, paicoussa-rouge (Guiana Francesa); criollo, black manwood (Panamá); plátano, manú (Nicarágua); huacapú (Peru); mincoa (Suriname); arekuma (Venezuela); mekwa (em Criolo); yuwartu (em Macuxi).

*Sinonímias botânicas:* *Minquartia macrophylla* Ducke; *Minquartia punctata* (Radlk.) Sleumer; *Minquartia parvifolia* A.C.Smith; *Secretania loranthaceae* M.Arq.; *Endusa punctata* Radlk.; *Eganthus poeppigii* V. Teigh.

*Gêneros afins:* o gênero *Minquartia* assemelha-se seus principais caracteres morfológicos com o gênero *Ochanostachys*, que ocorre no sudeste asiático e o gênero *Coula*, que ocorre na África. Os três gêneros: *Minquartia*, *Ochanostachys* e *Coula* constituem a tribo Couleae (Sleumer 1984).

*Descrição botânica:* As descrições do fruto, pirênio, plântula e da germinação foram extraídas do Guia de Propágulos e Plântulas da Amazônia (em preparação pela equipe do Laboratório de Sementes do INPA). As

outras partes foram baseadas nas informações de Sleumer (1984); van Roosmalen (1995) e Ribeiro *et al.* (1999), ver Fig. 1.

- *Árvore*: de porte pequeno a grande (2 a 30 m), comumente encontra-se árvores de 10-20 m de altura. Na Amazônia Central, a árvore de acariquara-roxa ocupa o sub-dossel das florestas maduras de terra firme, mas pode chegar até 30 m. Tronco reto, acanalado, fenestrado com perfurações que podem atravessar toda a extensão do tronco (letras E, F e H, Fig. 1). Em boa parte da área de ocorrência da espécie há árvores com troncos não fenestrados. O diâmetro a altura do peito (DAP) pode chegar a 140 cm, mas ao Norte de Manaus poucos indivíduos alcançam 85 cm. A casca é de cor marrom-acinzentada e pode apresentar látex, mas não tão abundante como em espécies da família Sapotaceae. Os galhos finos são de cor acinzentada ou ferrugínea com certa pilosidade e circulares no corte transversal, galhos maiores são glabros e angulosos.

- *Folha*: alterna e simples com margem inteira, de forma oblonga a elíptica, algumas vezes lanceolada. O ápice é abrupto, curto e acuminado. A base é obtusa a arredondada-truncada. A textura é cartácea a coriácea. A cor da face adaxial é verde escura e da abaxial verde mais clara e algumas vezes esbranquiçada. O comprimento da folha varia de 10-16 cm e a largura de 4-6 cm. Nervuras laterais ocorrem em 10-14 pares, linearmente ascendentes e subparalelas entre si, perfazendo curvas antes de chegar à margem. As nervuras são subimpressas na face adaxial e proeminente na face abaxial. O pecíolo acanalado mede de 2-3 cm.

- *Inflorescência*: espiga axilar solitária e simples com 2 a 6 cm de comprimento e presente nas partes terminais dos galhos mais finos. A ráquis é espessa e possui pubescência ferrugínea.

- *Flor*: tem cor creme e é perfumada. O cálice em formato de copo tem 1,5 a 2 mm de diâmetro e 5 a 6 pétalas. As flores, de 2 a 5, são distribuídas irregularmente na ráquis.

- *Fruto*: monospérmico; de tamanho médio, com comprimento de 2,3 (1,7-2,8) cm; largura 1,4 (1,1-1,8) cm; espessura 1,4 (1,1-1,8) cm; e peso de 3,5 (2,7-4,6) g. O fruto é uma drupa, indeiscente, de coloração variando de verde-escura, verde-clara, amarela a roxo-escura (quase preta), dependendo do estágio de maturação (letra A, Fig.1). O formato é elíptico ou ovalado, com base e ápice arredondados. O exocarpo é fino, membranoso, a superfície é de textura lisa, glabra e brilhosa. O fruto quando imaturo tem látex abundante e gosto adstringente; quando maduro, o mesocarpo carnoso amolece, adquire a cor amarela e um gosto açucarado. O pedúnculo é curto (< 0,5 cm), às vezes com cálice persistente e penta-lobado. Poucos frutos se desenvolvem por inflorescência (letra C, Fig.1).

- *Semente*: apesar de ser chamada comumente de semente, a unidade de dispersão (diásporo) é botanicamente um pirênio de tamanho médio: comprimento 2,2 (1,6-2,8) cm; largura 1,1 (0,7-1,7) cm; espessura 1,1 (0,7-1,6) cm; peso 1,5 (1,2-2,0) g. O formato do pirênio é elipsóide, raramente ovóide. O endocarpo mede < 1 mm de espessura, é de coloração marrom-clara e possui superfície glabra, verrugosa, com consistência lenhosa. Retirando o endocarpo, surge o endosperma ruminado, de cor creme-amarelado, com consistência massiva, dura, contendo um embrião muito pequeno (1 – 2 mm).

• *Plântula*: tipo epígea e criptocotiledonar. A raiz principal é espessa, de cor marrom-clara. O hipocótilo alonga-se durante o desenvolvimento alcançando cerca de 12 cm de comprimento, é de cor roxo-escuro (quase preto) e glabro. Devido à transferência de reservas da semente, o hipocótilo é espesso na base. Sua superfície é rugosa a ligeiramente áspera. Os cotilédones permanecem no pirênio (são criptocotilédones), ficando visíveis apenas os seus pecíolos. O epicótilo é curto, piloso e densamente ferrugíneo, de coloração verde (letra B, Fig. 1). Os internós variam de 0,5 a 2 cm de comprimento. As primeiras folhas (metáfilos) são simples, opostas, com uma forma variada, podem ser elípticas, ovadas, obovadas, orbiculares e coriáceas. A cor na face adaxial é verde-escura e na face abaxial é verde-esbranquiçada e com venação ferrugínea. A lâmina dos metáfilos é lisa e glabra com base simétrica, curto-atenuada e ápice caudado. A margem é inteira e revoluta na base. A venação é pinada. A nervura central é saliente na face abaxial e quase plana na face adaxial. A venação secundária é broquidódroma no ápice e eucampódroma na base, saliente na superfície abaxial e plana ou impressa na face adaxial. As nervuras terciárias são percurrentes e oblíquas; as quaternárias são areoladas. Há pontuações pretas nas aréolas da venação quaternária, visíveis em ambas as faces da lâmina foliar, sendo ainda mais visíveis em folhas novas ou olhando-se contra a luz. O pecíolo é curto (0,5 - 2,5 cm), acanalado, liso, ferrugíneo, verde, retorcido; com pulvinos no ápice e na base, ambos são rugosos, glabros a ferrugíneos. O pulvino apical é mais desenvolvido e o basal algumas vezes é pouco diferenciado do pecíolo. As próximas folhas são simples, alternas, coriáceas, porém membranáceas quando novas. As demais características são similares aos metáfilos, exceto

a forma elíptica e o tamanho maior. A gema apical é tipicamente curvada e densamente ferrugínea, característica de fácil reconhecimento no campo.

*Distribuição, abundância e ecologia:* A ocorrência geográfica de *Minquartia guianensis* Aubl. está associada com as florestas neotropicais. A espécie se distribui das terras baixas a 1000 m de altitude, em solos arenosos ou argilosos (Sleumer 1984), em regiões com precipitações anuais que variam de 2500 a 6500 mm e temperaturas de 24 °C a 35 °C (Salazar 1999). Ocorre na América Central: Nicarágua, Costa Rica e Panamá, em algumas ilhas do Caribe e no norte da América do Sul: nas Guianas, Suriname, Colômbia, Venezuela, Equador, Peru, Bolívia e Brasil (Sleumer 1984; Hiepko 1993). No Brasil a espécie é encontrada nos estados do Acre, Amazonas, Roraima, Amapá e oeste do Pará (Ledoux & Lobato 1976; Lorenzi 1998). Ocorre em florestas maduras ou secundárias tanto de terra firme, como nas florestas periodicamente inundadas e em florestas de galeria. A espécie é comum e pode ser extremamente abundante. A densidade de árvores > 10 cm de DAP ao norte de Manaus é em média de 8 ind./ha. Porém, alguns autores apontam, sem citar números, que acariquara-roxa é esparsamente distribuída no Panamá e tem uma densidade média no Amapá (Cooper *in* Ledoux & Lobato 1976). No Peru, a densidade em florestas maduras varia de 1 a 4 árv./ha (Nebel 2001). Por outro lado, Jankowsky (1990), sem citar a localização geográfica, afirma que podem ser encontradas de 13 a 19 ind./ha, correspondendo a um volume médio de 1,3 m<sup>3</sup>/ha de madeira.



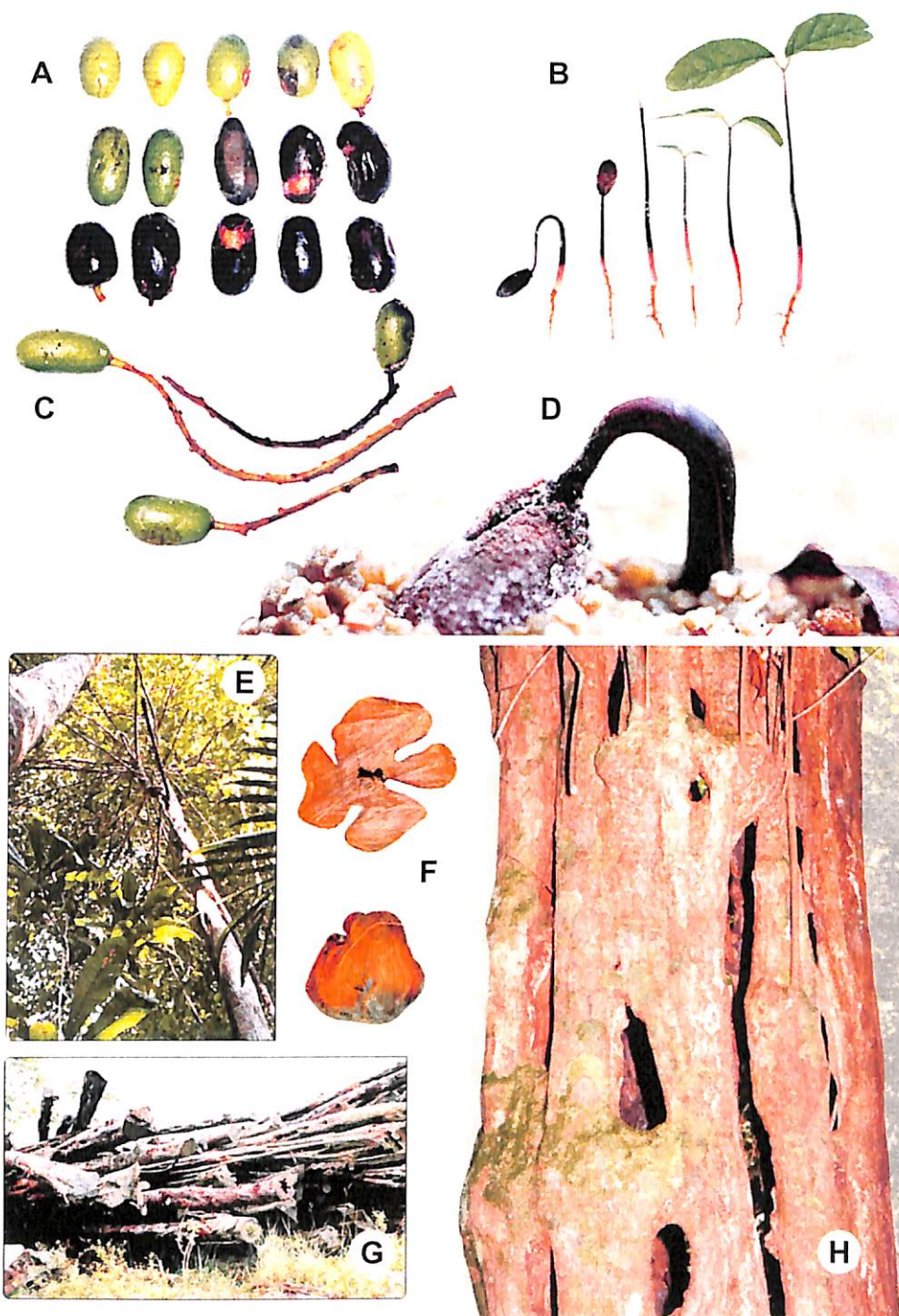


Figura 1. A. Frutos verdes e maduros de *Miquartia guianensis* Aubl.; B. Processo germinativo de *M. guianensis* e plântulas recém-formadas; C. Frutos verdes ainda na espiga; D. Detalhe da semente no início do processo de germinação; E. Árvore ocupando o sub-bosque de uma floresta madura; F. Corte transversal do tronco fenestrado de *M. guianensis*; G. Extração de madeira; H. Detalhe do caule de uma árvore adulta.

Árvores de acariquara-roxa parecem ter um padrão de distribuição espacial disperso ou levemente agrupado na Amazônia Central. Um levantamento demográfico de plântulas  $\geq 40$  cm de altura em floresta contínua e fragmentos florestais ao Norte de Manaus, revelou uma distribuição homogênea, ou seja, o padrão da distribuição das plântulas não dependia diretamente do padrão de distribuição das árvores adultas (Camargo & Ferraz 2001). Este estudo também revelou que a densidade das plântulas de acariquara-roxa foi 2,5 vezes maior em florestas contínuas do que em florestas fragmentadas e mostrou que a fragmentação florestal vem afetando de alguma maneira o estabelecimento e/ou a sobrevivência das plântulas de acariquara-roxa.

A polinização de *Minquartia guianensis* é feita por besouros, abelhas e algumas vezes pássaros (Flores 2002). A dispersão dos propágulos é zoocórica, os frutos são muito procurados por aves de porte médio a grande. Porém, ainda não foram listadas as espécies de aves que procuram os frutos e nem conhecido o comportamento alimentar destas espécies. Observações de campo indicam que algumas destas aves parecem ser dispersores eficientes dos frutos, pois após se alimentarem, regurgitam as sementes intactas e completamente limpas, ou seja, sem resquícios dos frutos, a uma boa distância da árvore que as produziu. Este "beneficiamento natural" parece primordial para o sucesso germinativo desta espécie (ver capítulo 4). Macacos também foram observados como dispersores. Sementes intactas foram encontradas nas fezes de macaco-aranha (*Ateles* sp.) e guariba (*Alouatta* sp.), (van Roosmalen 1985). Na Guiana Francesa, Julliot (1997) registrou o estabelecimento de plântulas associado com latrinas de *Alouatta seniculus*, favorecendo uma distribuição agrupada das plântulas. Morcegos

também são atraídos pelos frutos maduros que exalam um odor forte de ácido butírico ao iniciar o processo de fermentação da polpa (Flores 2002).

A predação de frutos de acariquara-roxa pode ocorrer antes da dispersão. Frutos verdes e mastigados foram encontrados no chão da floresta após a passagem de bandos de macacos-prego (*Cebus apella*) e cuxius (*Chiropotes satanas*). Frutos e sementes no solo da floresta podem ser predados por cutias, cutiaras, veados, ratos, etc. Na Costa Rica, as taxas de remoção de sementes, por mamíferos terrestres, de sete espécies de árvores, incluindo acariquara-roxa, foi o dobro em florestas onde não havia caça (Guariguata *et al.* 2000).

*Fenologia:* Ao Norte de Manaus, observou-se uma frutificação supra-anual com baixa produção (ver capítulo 4). As inflorescências começam a surgir no início do ano, mas o desenvolvimento da espiga é lento. A floração inicia-se em maio ou junho, frutos verdes se desenvolvem rapidamente entre junho e julho. A partir de julho, os frutos normalmente estão maduros, porém a frutificação pode-se estender até agosto. Portanto, na região de Manaus, a dispersão dos propágulos ocorre no período mais seco do ano. O mesmo padrão fenológico foi observado no estado do Pará (Ledoux & Lobato 1976). No Peru, floração e frutificação podem ocorrer em um período similar ao Brasil, estendendo-se até setembro (Arosteguí-Vargas & Diaz-Portocarrero 1992). Porém, também foi registrada a floração iniciando em setembro e a frutificação se estendendo até dezembro (Nebel 2001). Na Costa Rica a floração é em janeiro e fevereiro e a frutificação se estende até março (Salazar 1999).

*Coleta e extração de sementes:* A coleta dos propágulos maduros é feita logo após a queda espontânea no chão da floresta. Frutos e sementes devem ser guardados em sacos plásticos para o transporte. O despulpamento pode ser feito logo após a colheita e é facilitado quando feito com lavagem em água corrente. Os frutos podem ser guardados em sacos plásticos por pouco tempo até o início da decomposição da polpa para facilitar o beneficiamento (Lorenzi 1998).

*Armazenamento de sementes:* Sementes de *Minquartia guianensis* são recalcitrantes (Souza *et al.* 2002) pois não toleram dessecação e devem ser armazenadas com um alto teor de água. Recomenda-se acondicionar as sementes beneficiadas em sacos plásticos com pequenos furos para permitir a troca gasosa e com vermiculita úmida em câmeras frias a 15 °C. Esta técnica de armazenamento pode garantir a viabilidade das sementes por um período superior a seis meses. Neste ínterim, as sementes passam por um processo de desenvolvimento embrionário pós-dispersão, pois as mesmas possuem uma dormência morfológica (ver capítulo 4; pág. 103).

*Germinação:* O pericarpo, quando não consumido, decompõe-se rapidamente, expondo o pirênio. O endocarpo é outro fator, além da dormência embrionária, que retarda a germinação. Normalmente, a emissão da raiz primária inicia-se em quatro meses, podendo se estender até seis meses ou mais. A emissão da raiz primária ocorre nas fissuras longitudinais (3-4) presentes no ápice do pirênio. O desenvolvimento da plântula é caracterizado por três fases distintas: fase de gancho, fase de haste e fase bi-

foliar. Cada uma destas fases dura algumas semanas, tornando o desenvolvimento muito lento. No início da germinação e na fase de gancho, o hipocótilo e a raiz engrossam devido à transferência da reserva do endosperma. Os pecíolos cotiledonares são visíveis e, ao se desprenderem, o hipocótilo lentamente torna-se ereto, iniciando a fase de haste. Após esta fase, o epicótilo alonga-se e as primeiras folhas (metáfilos) se expandem. O contraste da cor roxo-escura do hipocótilo com a cor verde claro do epicótilo é uma característica marcante para a identificação da espécie no campo. Neste estágio, observa-se rebrotamento nas plântulas, inclusive no hipocótilo. Outras informações sobre a germinação de *Minquartia guianensis* podem ser encontradas no capítulo 4.

*Uso e comercialização:* O uso principal de *Minquartia guianensis* é a madeira. O cerne apresenta uma coloração pardo-clara a castanho e o alborno estreito tem uma tonalidade amarelada. A superfície é lisa, grã irregular e textura de fina a média, sem cheiro ou gosto distinto. A madeira tem uma densidade aparente um pouco maior de  $1 \text{ g/cm}^3$  e densidade básica de  $0,84 \text{ g/cm}^3$ . Apresenta uma alta resistência mecânica, apesar de possuir uma alta retratibilidade (Jankowsky 1990). A durabilidade da madeira pode chegar a 150 anos, sendo resistente ao ataque de uma grande variedade de organismos deteriorantes presente no solo (Santos 1987; Arosteguí-Vargas & Diaz-Portocarrero 1992). Mesmo em ambientes aquáticos marinhos ou fluviais foi comprovada a longevidade da madeira (Ledoux & Lobato 1976).

A acariquara-roxa é a espécie mais utilizada para a instalação de postes de madeira nas cidades do norte do Brasil. A madeira também é

muito útil na construção civil, em diques e na fabricação de estacas, dormentes e mourões.

Cavacos da madeira de acariquara-roxa, ao serem fervidos, produzem uma tintura negra que serve para tingir tecido (Santos 1987). Índios Quijos Quíchua do Equador usam infusão da casca da acariquara-roxa para combater infecções intestinais causadas por parasitas, tuberculose e até câncer de pulmão. Também fazem uso tópico para combater dores musculares e irritações na pele. Bio-ensaios com um ácido da casca da acariquara-roxa confirmou que este produto pode ser eficaz contra infecções intestinais (Marles *et al.* 1989). Um outro trabalho mostrou que o ácido minquartinóico isolado da acariquara-roxa, parece ser eficiente no combate à malária e leishmaniose (Rasmussen *et al.* 2000). Contudo, não se conhece pesquisas atuais que ampliaria o conhecimento para um possível uso medicinal da espécie e muito menos algum investimento para viabilizar comercialmente o uso atual dos produtos não-madeireiros da acariquara-roxa.

Durante séculos, a exploração da espécie foi intensa e insustentável. Avaliando o uso da madeira por ribeirinhos no Peru, Nebel (2001) supõe que a população local de *Minquartia guianensis* está em franco declínio, tende a entrar em extinção local e mostrou pela modelagem de crescimento que apenas 1 ind./ha poderia ser retirado a cada 75 anos (Nebel 2001). No Brasil, ribeirinhos relatam que a exploração da madeira de acariquara-roxa tem que ser feita cada vez mais longe dos locais que residem e não há notícias sobre plantios comerciais, plantios para reposição da madeira extraída ou algum investimento considerado sustentável para a espécie.

## CAPÍTULO 4

### EFEITO DA FRAGMENTAÇÃO FLORESTAL NA ECOLOGIA DE SEMENTES E PLÂNTULAS DE *Minquartia guianensis* AUBL. (OLACACEAE – ACARIQUARA-ROXA)

#### INTRODUÇÃO

O conhecimento sobre as alterações da demografia e dinâmica de populações de árvores em florestas tropicais vem aumentando nos últimos anos (ver capítulo 1). Mas, ainda é raro encontrar informações demográficas ou da dinâmica de plântulas e jovens destas populações diante de uma perturbação como a fragmentação florestal. Alguns trabalhos realizados na Amazônia Central chegaram à conclusão que há uma redução na abundância e diversidade de plântulas em áreas fragmentadas (Benítez-Malvido 1998, Benítez-Malvido & Martínez-Ramos 2003), há um aumento na densidade de plântulas de espécies pioneiras perto das bordas florestais (Sizer & Tanner 1999) e há alterações na comunidade de palmeiras com a fragmentação (Scariot 2001).

As informações provenientes destes estudos são de extrema importância, principalmente para compreender melhor a dinâmica das comunidades e avaliar, por exemplo, a alteração na diversidade ao longo do tempo e conseqüentemente uma provável substituição florística (Laurance 2001). Porém, estudos sobre as alterações regidas por mudanças ambientais

sob comunidades de plantas, concentram-se na caracterização de padrões e tendências e não verificam os efeitos das mudanças ambientais ao nível da espécie. Isto acontece por limitações diante da complexidade e diversidade dos sistemas tropicais (Oliveira & Mori 1999), mas também devido às dificuldades de identificação botânica principalmente de indivíduos jovens inférteis e plântulas. Desta maneira, os fatores intrínsecos das espécies que realmente conduzem as alterações populacionais acabam ficando apenas no campo especulativo. A carência de conhecimento ao nível da espécie ressalta a importância de estudos da história natural dos organismos para contribuir assim na conservação e manejo das espécies arbóreas destas florestas tropicais.

As causas que desequilibram populações de árvores podem ser várias e abrangem uma diversidade de campos de conhecimento. A figura mostrada no início deste estudo (ver pág. 6) ilustra várias destas possibilidades. O presente trabalho não teve a pretensão de abranger as causas principais que podem afetar populações de *Minquartia guianensis*, porém se restringiu na dispersão e na predação das sementes e no estabelecimento inicial das plântulas. Além de ser indicado como a fase mais frágil de um organismo (Harper 1977), o direcionamento do estudo para esta fase do ciclo de vida das plântulas veio da evidência de campo que a densidade de plântulas da espécie em foco reduziu um pouco mais da metade em áreas fragmentadas (Camargo & Ferraz 2001). Acariquara-roxa é uma espécie arbórea comum nas florestas da região e teoricamente deveria produzir a mesma quantidade de sementes em ambientes de floresta contínua e fragmentos florestais. Além disso, as suas sementes parecem ser eficientemente dispersas. Contudo, avaliado pelas diferenças em densidade



em ambos os ambientes, o sucesso no estabelecimento de plântulas parece não ser o mesmo para os dois ambientes. As alterações provocadas pela fragmentação florestal, afetaram provavelmente alguns pontos do ciclo natural da espécie, que, por sua vez parecem promover mudanças na estrutura populacional e comprometer assim as futuras gerações.

O estudo apresentado neste capítulo tem como objetivo entender como a fragmentação florestal pode ter afetado a demografia e a dinâmica da fase inicial de estabelecimento de *Minquartia guianensis* Aubl. (Olacaceae, acariquara-roxa), espécie de importância madeireira da Amazônia Central.

## MATERIAL E MÉTODOS

*Área de estudo:* O estudo foi conduzido nas reservas florestais das fazendas Dimona, Porto Alegre e Esteio do Distrito Agropecuário da Zona Franca de Manaus, que se localizam a cerca de 80 km ao Norte de Manaus – AM (2° 30' S, 60° W). As fazendas abrigam um complexo de áreas experimentalmente fragmentadas do Projeto Dinâmica Biológica de Fragmentos Florestais (PDBFF), mantido pelo convênio entre o Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA) e o Instituto Smithsonian (SI). Entre dezembro de 2000 e dezembro de 2003 foram realizadas atividades de campo em seis destas reservas florestais: Florestal, Gavião e Km 41, reservas com cobertura florestal contínua e Colosso, Porto Alegre e Dimona, fragmentos florestais de 10 ha que foram isolados no início da década de 1980 pelo estabelecimento de pastagem nestas fazendas (ver mapa, pág. 19).

A precipitação anual na região de Manaus é cerca de 2000-2500 mm. Em geral há uma estação seca entre junho e outubro, caracterizada por uma precipitação média mensal de menos de 100 mm. Temperaturas médias mensais variam pouco ao longo do ano. Estudos de longo prazo registraram em setembro a maior temperatura média mensal de 27,9 °C e entre fevereiro e abril a temperatura média mensal mais baixa de 25,8 °C (Salati 1985).

A altitude nas áreas de estudo varia de 80 a 140 m acima do nível do mar e o relevo é caracterizado por três compartimentos geomorfológicos distintos: platôs não muito extensos, pequenos vales fechados e vertentes muitas vezes acentuadas. O solo é variável, mas comumente é um oxisolo, com textura areno-argilosa, ácido, profundo e bem-drenado nos platôs e tipicamente arenoso nos baixios. No final do período chuvoso, pode-se encontrar em baixios ou mesmo em depressões nos platôs, áreas inundadas por até dois meses. Ao longo dos vales, geralmente inundações periódicas curtas ocorrem apenas após fortes chuvas, e ao final da estação seca os leitos de igarapés menores podem estar totalmente secos.

O Distrito Agropecuário da Zona Franca de Manaus é coberto por um mosaico de vegetação. Predominantemente a cobertura é florestal, composta por florestas de terra firme com um dossel de 25-30 m de altura, com árvores emergentes que podem atingir até 40 m de altura (Lovejoy *et al.* 1984). Estas florestas têm de três a quatro estratos de vegetação bem definidos (sub-bosque, sub-dossel, dossel e emergentes) com uma alta diversidade de árvores, arvoretas e lianas (entre 1200 e 1500 espécies; Ribeiro *et al.* 1999; Laurance 2001). O sub-bosque pode ser denso e é caracterizado pela presença de muitas palmeiras acaulescentes. Entre os compartimentos geomorfológicos a estrutura e composição destas florestas são distintas. Em

áreas que foram alteradas para a abertura das fazendas há mais de 20 anos, encontram-se, além das antigas pastagens, florestas secundárias, comumente chamadas de capoeiras, constituídas predominantemente de espécies pioneiras do gênero *Cecropia* ou do gênero *Vismia*, dependendo do histórico da área (Mesquita *et al.* 2001). O isolamento dos fragmentos florestais é mantido pelo corte eventual da capoeira em torno dos fragmentos e pelo plantio de capim.

*Delineamento experimental:* Em 1980, nas reservas florestais estudadas pelo PDBFF foram selecionados 66 parcelas de 100 x 100 m. Por sua vez, cada um destes hectares foi quadriculado por piquetes a cada 20 metros, dividindo-os em 25 quadras. Dentro destas quadras, todas as árvores com DAP  $\geq$  10 cm foram marcadas e monitoradas periodicamente (Rankin de Mérona *et al.* 1990). Ao longo dos anos, através da coleta de material botânico, cerca de 80% das árvores foram identificadas ao nível de espécie (ver capítulo 1).

De todas as árvores de acariquara-roxa (*Minquartia guianensis* Aubl. – Olacaceae, ver capítulo 1) marcadas por este levantamento botânico, um grupo amostral de seis indivíduos foi sorteado em cada uma das três réplicas de florestas contínuas e três réplicas de fragmentos florestais. Apesar de ser um sorteio, seguiram-se algumas premissas: 1. O tamanho das árvores deveria ser entre 20 e 50 cm de DAP; 2. As árvores deveriam estar sem danos físicos e 3. Não poderiam estar a menos de 8 m de distância de outra árvore adulta da mesma espécie. Após o sorteio, se o resultado não se enquadrasse nas premissas, a seleção era refutada e outra árvore era escolhida. Assim, tentou-se evitar árvores potencialmente não produtivas ou

senescentes; com alta probabilidade de morte durante o período de estudo e árvores muito próximas uma das outras.

Todas as árvores escolhidas foram marcadas e tomadas duas medidas correspondentes às maiores distâncias da projeção dos galhos em relação ao tronco da árvore. Independente do local ou do porte da árvore, o valor médio da projeção da copa foi de 3,5 m. Baseado neste valor, ao redor de cada árvore, uma parcela circular foi estabelecida (ou o mais próximo possível de um círculo) com um raio de 7,0 m, ou seja, duas vezes o valor médio da projeção da copa.

Concomitantemente, considerando o sistema de marcação em cada reserva, seis piquetes foram sorteados aleatoriamente e cada um deles passou a ser o centro de uma parcela idêntica em tamanho e forma das parcelas estabelecidas ao redor das árvores. A parcela era refutada e substituída, caso alguma árvore adulta de acariquara-roxa era encontrada nestas áreas.

Em resumo, em cada repetição foram selecionadas doze parcelas: seis com a presença e seis com a ausência de uma árvore adulta de acariquara-roxa. Cada parcela tinha uma área de 154 m<sup>2</sup> que juntas somaram 1850 m<sup>2</sup> ou 0,18 ha de área amostral em cada repetição. As três repetições de floresta contínua (FC) e as três repetições em fragmentos florestais (FF) somaram 72 parcelas: 0,54 ha em FC e 0,54 ha em FF. Nestas parcelas foram conduzidas várias atividades como descritas a seguir.

### *Estudos com sementes:*

*Produção de frutos e acompanhamento dos propágulos:* A frequência e o período de frutificação de acariquara-roxa não são conhecidos para a região; havia comunicações informais que o período de frutificação ocorre em março ou setembro e não havia informação sobre a regularidade, ou seja, se a frutificação é anual, supra-anual, etc. Assim, a fenologia de todas as árvores marcadas foi observada de dezembro de 2000 a dezembro de 2003, utilizando-se um binóculo para registrar a presença de flores e frutos.

Durante o período de frutificação, frutos verdes, frutos maduros e sementes dispersas foram marcados e monitorados quinzenalmente abaixo de cada árvore selecionada. Após o período de dispersão, o monitoramento dos propágulos foi mensal. Em cada uma das visitas, duas pessoas verificavam minuciosamente toda a parcela em busca de novos propágulos e ainda verificaram o destino dos que já estavam marcados. Estes propágulos foram acompanhados até a germinação ou o apodrecimento.

O reduzido número de propágulos encontrados nas parcelas e as limitações metodológicas em acompanhar a dispersão primária para fora dos limites das parcelas levaram à montagem de um experimento, simulando a dispersão primária das sementes.

*Dispersão experimental de sementes:* Cerca de 18 mil frutos de acariquara-roxa foram coletados em Itacoatiara – AM no final de julho de 2001. Os frutos foram encaminhados para o Laboratório de Sementes do INPA em Manaus onde as sementes foram extraídas dos frutos pelo despulpamento e em seguida lavadas em água corrente. Sem dessecação,

as sementes foram separadas em lotes de 100 unidades e armazenadas a 20 °C em sacos plásticos finos com vermiculita úmida. No início de outubro de 2001, 4,320 sementes foram encaminhadas para as reservas para a montagem do experimento de dispersão primária.

Um total de 60 sementes, distribuídas em três tratamentos de 20 sementes cada, foram colocadas aleatoriamente dentro de cada uma das 72 parcelas marcadas previamente. Os tratamentos representavam as três possíveis posições nas quais as sementes poderiam ser encontradas no banco de semente: totalmente expostas, acima da serrapilheira (SUP); no meio da serrapilheira (SER) e enterradas de 2 a 3 cm de profundidade no solo (SOL). O experimento permitiu avaliar o efeito do posicionamento da semente na vulnerabilidade à predação, no apodrecimento ou na germinação; além do efeito da presença de uma árvore matriz poderia exercer nestes processos. O local no qual cada semente foi colocada recebeu uma bandeirola com códigos para uma identificação individual o quê permitiu um acompanhamento do destino das sementes. Portanto, 720 sementes (20 sementes em 3 posições em 12 parcelas, perfazendo 720 sementes) foram colocadas em cada uma das réplicas em florestas contínuas e fragmentos florestais.

*Acompanhamento das sementes no campo:* A dispersão experimental de sementes de acariquara-roxa foi monitorada aproximadamente a cada dois meses: novembro de 2001; janeiro, abril, junho e outubro de 2002. Em cada visita foi observado se as sementes haviam sido predadas (Pr), apodrecidas (A), germinadas (G) e originado plântulas (Pl), ou seja, após a liberação dos cotilédones crípticos e a expansão do primeiro par

de folhas opostas e se estas haviam sofrido algum dano causado por herbívoros.

Nas visitas evitou-se ao máximo causar alguma perturbação na área experimental ou mudar as condições das sementes ou plântulas. A presença de pedaços do endocarpo (casca) dos pirênios facilitou a verificação se havia ocorrido predação. Em caso de predação ou morte a bandeirola era retirada. Em caso de sementes desaparecidas, a identificação permanecia no local até a próxima visita, caso a semente não era reencontrada, a identificação era retirada e a semente considerada predada. Apenas uma pequena proporção das sementes foi classificada desta maneira.

*Germinação de sementes no viveiro:* Um outro lote de 400 sementes foi separado para fazer testes de germinação sob condições ótimas de viveiro. Dois tratamentos foram montados com o objetivo de verificar o efeito do endocarpo sobre a germinação, comparando a porcentagem de germinação de sementes intactas e após a cuidadosa retirada do endocarpo evitando causar injúrias ao embrião ou às reservas. Cada tratamento tinha oito repetições com 25 sementes. A semeadura foi feita em caixas plásticas com areia lavada e as sementes foram cobertas por uma camada fina de areia. As sementeiras recebiam água todos os dias e a temperatura máxima do viveiro oscilou entre 30 °C e 35 °C. As sementes eram monitoradas diariamente e consideradas germinadas após a emergência do gancho hipocotiledonar na superfície do substrato. Ao longo do processo germinativo, outras sementes foram cortadas longitudinalmente e a morfologia do processo germinativo foi acompanhada através de fotografias (ver Fig. 5).

### *Estudos das plântulas e indivíduos jovens:*

*Levantamento das plântulas naturais:* Ao longo do acompanhamento dos propágulos da dispersão experimental, surgiram plântulas recém-formadas de sementes não marcadas. Então, em todas as parcelas marcadas foi feito um levantamento destas plântulas e cada uma recebeu uma identificação e passou a fazer parte do inventário fito-demográfico de plântulas deste estudo.

*Acompanhamento das plântulas experimentais:* As plântulas formadas das sementes colocadas nas parcelas e das dispersas naturalmente nas parcelas foram acompanhadas durante as quatro visitas em 2002 (janeiro a outubro) e novamente em outubro de 2003, dois anos após a dispersão das sementes. Em cada visita foi verificada a sobrevivência (o número de plântulas vivas pelo total de plântulas formadas); a intensidade de danos causada por herbivoria (ver metodologia abaixo) e a altura de cada plântula (a medida entre a gema apical e o solo).

*Herbivoria:* A porcentagem da área foliar danificada por plântula foi estimada e categorizada de acordo com a intensidade em: Sem danos (0%); fraca (1-25%); média (26-50%); alta (51-75%) e muito alta (75-100%). Danos provocados por vertebrados ou invertebrados não foram considerados separadamente nas análises.

*Crescimento:* As medidas da altura das plântulas tomadas em 2002 e 2003 permitiram calcular a taxa de crescimento relativo (TCR) das plântulas,



através da fórmula  $TCR = (\log At_2 - \log At_1) / (t_2 - t_1)$  (Hunt 1990). Onde,  $At_1$  = a altura da plântula no tempo 1 ( $t_1$ );  $At_2$  = a altura da plântula no tempo 2 ( $t_2$ ). O tempo 1 correspondeu à primeira medida tomada da plântula, nesta ocasião às plântulas já estavam totalmente formadas, com o primeiro par de eófilos opostos e em alguns casos com a primeira folha alterna expandida. O tempo 2 correspondeu à medida que a plântula estava após um ano referente ao tempo 1. A TCR calculada, portanto foi anual.

Para calcular o incremento médio das plântulas nos dois primeiros anos após a germinação, foram consideradas apenas as plântulas que se originaram da dispersão experimental, pois seguramente elas tinham a mesma idade ( $n=430$  em FC e  $n=321$  em FF). Mas, para verificar o padrão de crescimento anual, entre o primeiro e o segundo ano, todas as plântulas monitoradas foram consideradas ( $n=564$  em FC e  $n=411$  em FF).

As informações sobre crescimento das plântulas de acariquara-roxa permitiram estimar o tempo necessário para que estas plântulas, por exemplo, dobrassem de tamanho. Assim, desenvolveu-se uma projeção de incremento em altura que considerou: 1) Uma altura inicial das plântulas de 15 cm; 2) Um padrão de crescimento linear aferido pela correlação entre o crescimento no primeiro e segundo ano e 3) Três possibilidades de crescimento: i) um incremento médio, ii) um incremento mediano e iii) um crescimento máximo observado neste período.

Nos indivíduos jovens ( $n=22$  em FC e  $n=15$  em FF) encontrados durante o inventário, foi, além da altura, medido também o DAP e verificado se havia um padrão entre o crescimento primário (altura) e o crescimento secundário (DAP).

*Análises estatísticas:* Para analisar as diferenças no destino das sementes na presença ou ausência da árvore-mãe nos ambientes de floresta contínua e fragmentos florestais, foi feita uma análise de variância hierárquica (ANOVA) em dois níveis. A mesma análise foi usada para verificar se as posições, acima, no meio e abaixo da serrapilheira, das sementes causou algum efeito no destino das sementes. Em testes simples de ANOVA foi verificada se a predação, o apodrecimento, a germinação das sementes e a formação e sobrevivência de plântulas foram diferentes na presença ou ausência de uma árvore adulta de acariquara-roxa na parcela para os ambientes de floresta contínua e fragmentos florestais.

O teste *t-Student* foi usado para verificar se os danos causados nas plântulas por herbívoros foram diferentes em FC e FF. Diferenças no crescimento, comparando o local (FC e FF) e o tempo (medidas dos dois anos) foram também avaliados pelo *t-Student*. Crescimento anual de um ano em relação ao crescimento anual de um segundo ano foram correlacionadas e regressões foram usadas para determinar o padrão de crescimento das plantas. Diferenças no padrão de crescimento das plantas para floresta contínua e fragmentos florestais foram comparadas utilizando-se uma distribuição do tipo F.

## RESULTADOS

*Produção de frutos e o destino dos propágulos:* As árvores produtivas de *Minquartia guianensis* apresentaram uma frutificação supra-anual e assincrônica. Em três anos de observação, apenas um período de floração foi observado nos meses de março e abril de 2001 e um período de frutificação em julho e agosto do mesmo ano. A produção de frutos pareceu baixa e foi heterogênea, apenas nove árvores marcadas nas áreas de floresta contínua (FC) e 12 nos fragmentos florestais (FF) frutificaram de um total de 18 árvores potencialmente produtivas observadas em cada ambiente. Apesar de não ter sido feita uma medida direta da produção de frutos destas árvores e apesar de ter sido observado um menor número de árvores produtivas em FC, a produção nestas áreas pareceu maior; 540 propágulos foram encontrados embaixo das árvores-mãe em contraste com os 254 encontrados sob as árvores em FF.

O período de dispersão dos frutos durou menos de um mês e coincidiu com a estação seca e a menor oferta de alimentos na floresta. Estes fatores aliados às características açucaradas e atrativas dos frutos podem ter propiciado uma dispersão rápida e eficiente e provavelmente um aumento também da predação. Dentre os propágulos encontrados abaixo das árvores, havia frutos maduros, frutos verdes e sementes (Tab. 1). Os frutos estavam intactos ou apresentavam sinais de bicadas de aves e mordidas de macacos, evidenciando uma dispersão residual, ou seja, propágulos que foram desprendidos da copa das árvores pela atividade da fauna à procura de alimento ou pela ação do vento. Estes propágulos, portanto, não passaram pelo trato digestivo dos animais, diferente das

sementes encontradas que estavam "limpas" ou praticamente sem polpa; as quais provavelmente foram regurgitadas pelas aves, caracterizando assim uma dispersão primária.

A maior diminuição do número de propágulos do banco de sementes foi causada pelo apodrecimento; 74% do total de propágulos em FC e 71% em FF (Tab. 1). A alta porcentagem de apodrecimento dos propágulos deve ter sido favorecida pela decomposição da polpa dos frutos ou dos resquícios da polpa que ainda estavam agregados à semente. Logo após a dispersão, eram encontrados frutos, comumente em início de decomposição com a semente ainda aparentemente viável, mas duas semanas depois, o propágulo estava enegrecido e a semente apodrecida devido ao ataque de microrganismos.

A predação dos propágulos foi o segundo fator mais importante na diminuição do estoque de propágulos no banco de sementes, provavelmente todos os frutos e a metade das sementes que não apodreceram, foram predados (Tab. 1). Porém este estudo não teve como distinguir entre predação e dispersão secundária, assim é possível que alguns propágulos possam ter sido carregados da área de observação para outros locais, caracterizando uma dispersão secundária.

Em FF, nenhuma semente escapou da alta porcentagem de apodrecimento e predação para germinar. Em FC, apenas onze propágulos germinaram (2% do total), seis deles formaram plântulas (1%) e somente duas plântulas (<1%), sobreviveram os primeiros dois anos de vida (Tab. 1).

Tabella 1: Acompanhamento dos propágulos dispersos naturalmente abaixo das árvores de *Minquartia guianensis* Aubl. em ambientes de floresta contínua (FC) e fragmentos florestais (FF). Os propágulos foram categorizados em: fruto maduro, fruto verde e semente. Números absolutos e proporções relativas em parênteses indicam se estes propágulos apodreceram, foram predados, germinaram e formaram plântulas. A sobrevivência das plântulas, após dois anos, também foi registrada.

Ambientes	Fruto maduro	Fruto verde	Semente	Total
Total de propágulos por categoria				
FC	110 (0,20)	329 (0,61)	101 (0,19)	540 (1,00)
FF	53 (0,21)	145 (0,57)	56 (0,22)	254 (1,00)
Apodrecimento				
FC	80 (0,15)	269 (0,50)	51 (0,09)	400 (0,74)
FF	43 (0,17)	104 (0,41)	34 (0,13)	181 (0,71)
Predação				
FC	30 (0,05)	57 (0,11)	42 (0,08)	129 (0,23)
FF	10 (0,04)	41 (0,16)	22 (0,09)	73 (0,29)
Germinação				
FC	0 (0,00)	4 (0,01)	7 (0,01)	11 (0,02)
FF	0 (0,00)	0 (0,00)	0 (0,00)	0 (0,00)
Formação de plântulas				
FC	0 (0,00)	1 (0,002)	5 (0,009)	6 (0,011)
FF	0 (0,00)	0 (0,000)	0 (0,000)	0 (0,000)
Sobrevivência das plântulas após 2 anos				
FC	0 (0,00)	0 (0,00)	2 (0,004)	2 (0,004)
FF	0 (0,00)	0 (0,000)	0 (0,000)	0 (0,000)

*Dispersão experimental de sementes:* O destino das sementes (S) de acariquara-roxa dispersada experimentalmente era germinar (G) e formar plântulas (PI), ou ser predada (Pr) ou apodrecer (A), (Fig. 1). A presença ou ausência da árvore-mãe de acariquara-roxa não interferiu na proporção de sementes predadas nas áreas de floresta contínua e nos fragmentos florestais ( $F=0,08$ ;  $p=0,7723$ ;  $gl=1;35$ ). Assim, os dados das 12 parcelas foram agrupados em cada uma das três áreas de FC e FF. Embora, na dispersão experimental, onde sementes beneficiadas, sem resíduos de polpa foram usadas para simular uma dispersão primária, mais sementes foram predadas do que apodreceram. Diferente do que ocorreu com os propágulos residualmente dispersos, no qual a taxa de apodrecimento foi maior do que a taxa de predação (Tab. 1).

*Predação:* A predação das sementes foi significativamente diferente entre FC e FF ( $F=8,55$ ;  $p=0,0064$ ;  $gl=1;35$ ), exceto para as sementes colocadas acima da serrapilheira (SUP). Em geral, nas áreas de FF, as sementes estavam mais susceptíveis à predação do que as sementes dispersadas em FC (Fig. 2).

Não apenas a fragmentação, mas também a posição das sementes no solo (o local seguro) afetou o destino das sementes. As três posições que foram comparadas neste estudo mostraram efeitos na predação e conseqüentemente, pelo tempo de permanência destas sementes no ambiente, também na germinação. Afinal, quanto maior o tempo de permanência, maior a probabilidade de ocorrer germinação. Em FF, não houve diferença significativa quanto à predação das sementes nas diferentes

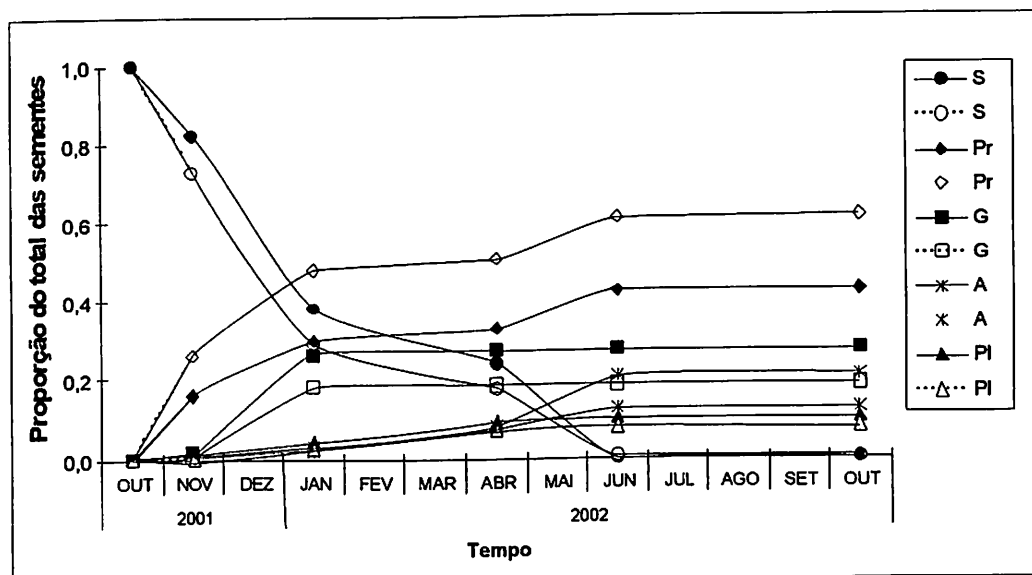


Figura 1. Padrão geral do destino das sementes de *Minuartia guianensis* Aubl. em florestas contínuas (símbolos cheios e traços inteiros; n=2160) e fragmentos florestais (símbolos abertos e traços pontilhados; n=2160) após a dispersão primária experimental. Valores proporcionais médios para cada ambiente (n=3) em relação ao tempo, mostram o declínio do número de sementes (S) que saíram do banco de sementes pela predação (Pr) ou apodrecimento (A) ou germinaram (G) e formaram plântulas (PI). A ordem de apresentação dos símbolos na legenda indica a importância quantitativa das proporções.

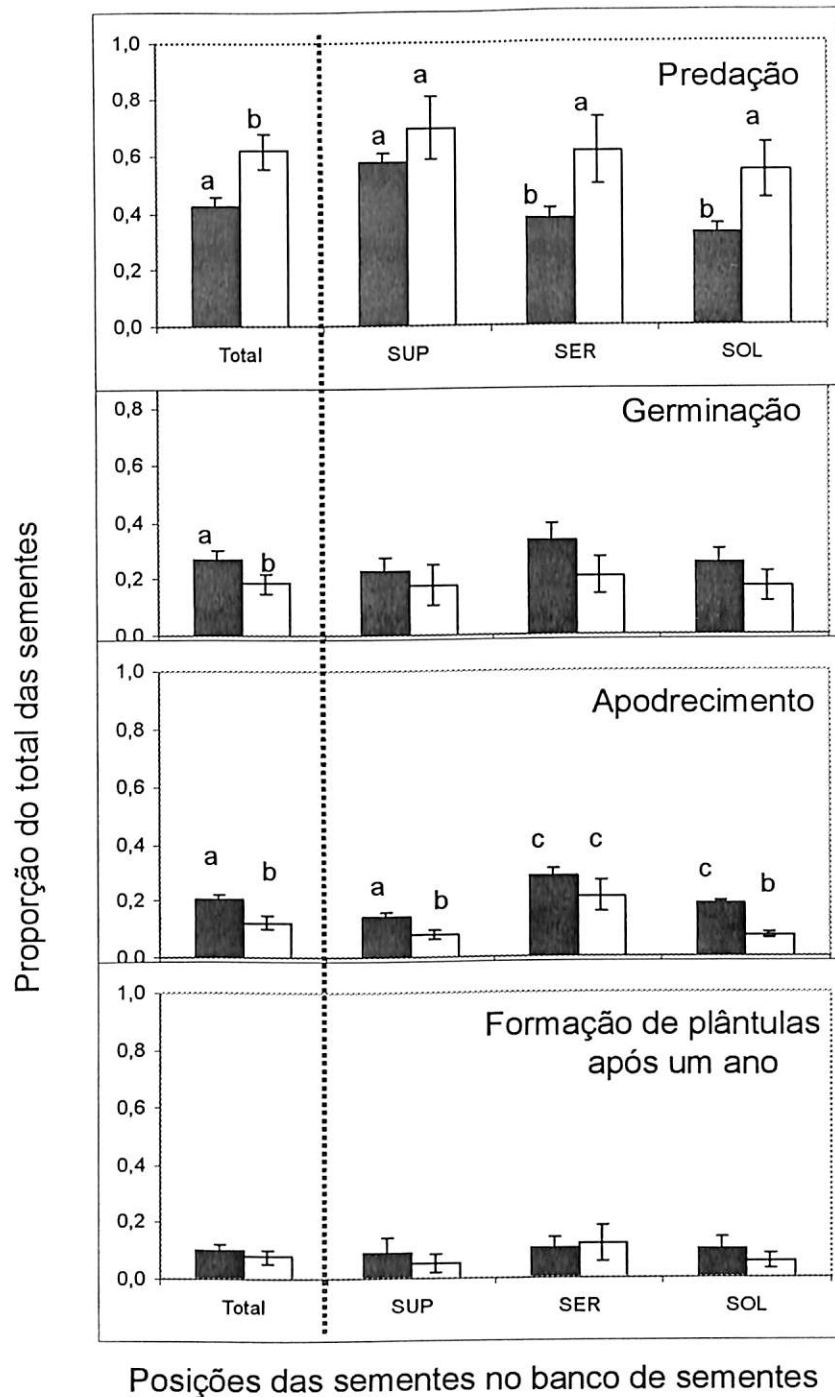


Figura 2. Proporções médias das sementes (média;  $\pm$  1ep) de *Minuartia guianensis* Aubl. que foram predadas, germinaram, apodreceram e formaram plântulas comparando florestas contínuas (FC, barras pretas; n=2160 sementes) e fragmentos florestais (FF, barras brancas; n=2160 sementes), em diferentes posições no banco de sementes: acima da serrapilheira (SUP); no meio da serrapilheira (SER) e enterradas no solo (SOL; n=720 sementes por posição por ambiente). Letras diferentes indicam diferenças estatísticas entre as médias.



posições ( $F=0,63$ ;  $p=0,5439$ ;  $gl=2;17$ ); porém em FC, sementes que ficaram na superfície (SUP) foram mais predadas ( $F=12,50$ ;  $p=0,0006$ ;  $gl=2,17$ ) do que as sementes colocadas na SER ou no SOL; concluindo que quanto mais inconspícua, mais seguras estarão as sementes.

*Apodrecimento:* Em geral, sementes presentes em FC apresentaram um maior apodrecimento ( $F=19,06$ ;  $p=0,0001$ ;  $gl=1;35$ ; Fig. 2) do que em FF. Exceto para sementes colocadas no meio da serrapilheira, que independente do ambiente florestal apresentaram uma alta probabilidade em apodrecer. Variação de poucos centímetros na posição da semente no solo resultou em diferença estatisticamente significativa no apodrecimento. Sendo a maior taxa encontrada quando a semente estava posicionada no meio da serrapilheira, em seguida no solo e a menor taxa acima da serrapilheira.

*Germinação:* Entre as sementes de acariquara-roxa colocadas nas parcelas, um maior número germinou em FC (801) em comparação com FF (567) e houve uma diferença estatística significativa entre os habitats estudados ( $F=4,20$ ;  $p<0,05$ ;  $gl=1;35$ ), com valores médios maiores em áreas de FC (Fig. 2). O tempo que elas levaram para germinar variou de no mínimo quatro e no máximo onze meses após a dispersão (Fig. 3). A distribuição da germinação ao longo de praticamente um ano, poderia assegurar o recrutamento esporádico, porém contínuo de plântulas. Cerca de 60% das sementes viáveis germinaram no sexto mês após a dispersão, cujo período correspondeu ao pico da estação úmida (Fig. 3). O menor número de sementes germinadas em FF pode ter sido o reflexo do menor número de

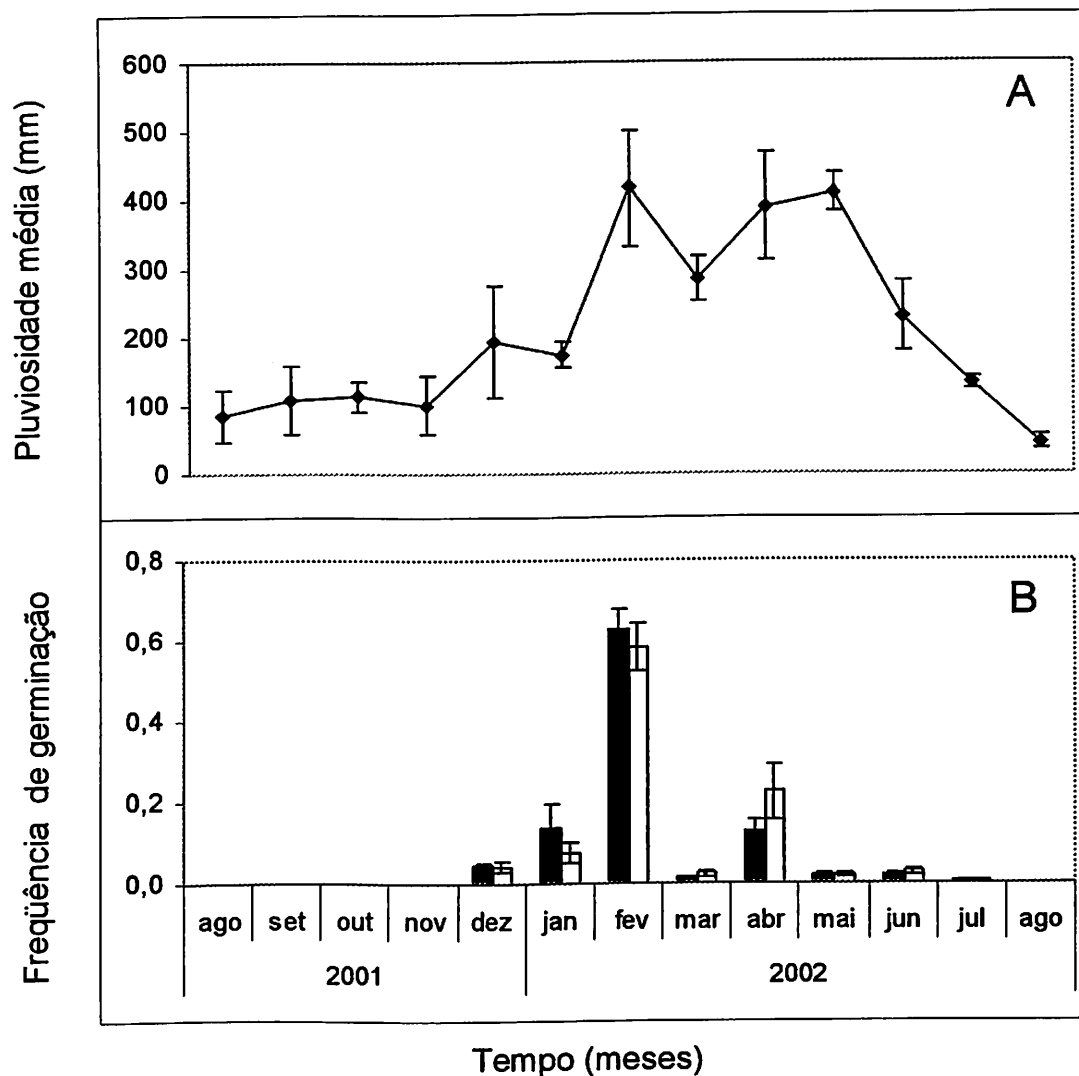


Figura 3. A. Pluviosidade mensal (media;  $\pm 1ep$ ;  $n=4$ ) no Distrito Agropecuário da Zona Franca de Manaus entre agosto de 2001 e agosto de 2002. B. Frequência proporcional de germinação (média;  $\pm 1ep$ ) das sementes de *Minuartia guianensis* Aubl. após a dispersão em agosto de 2001.

sementes disponíveis para a germinação, afinal cerca de 60% delas foram predadas nos primeiros meses após a dispersão.

A germinação das sementes nas três posições (SUP, SER e SOL) não apresentou diferença estatística ( $F=0,78$ ,  $p=0,4681$ ;  $gl=2;35$ ). Porém, os dados indicaram uma ligeira tendência favorável à germinação de sementes posicionadas no meio da serrapilheira, o quê é provavelmente o destino natural de uma boa parte delas.

*Germinação no viveiro:* Sementes no viveiro, sob condições supostamente sem estresse hídrico e insuficiência de luz, semeadas como no campo, ou seja, com endocarpo, apresentaram uma germinação de 75% em um tempo médio de 100 dias (Fig. 4). A retirada do endocarpo acelerou a germinação. Em dois meses, as sementes sem endocarpo atingiram a germinação final de 56% em um tempo médio de 40 dias. Portanto, a retirada do endocarpo aumentou a velocidade de germinação em praticamente três vezes, mostrando que as sementes de *Minquartia guianensis* possuem uma dormência mecânica imposta pelo endocarpo. Porém, mesmo sem o endocarpo, as sementes ainda demoram um mês para iniciar o processo de germinação, evidenciando que poderiam também apresentar um outro tipo de dormência.

O endocarpo retarda a germinação, mas também tem uma função protetora contra o ataque de microrganismos, pois o tegumento é muito fino e não protege o endosperma contra a decomposição. Mesmo no viveiro, sob condições menos hostis, o sucesso germinativo foi 19% menor para as sementes sem casca em comparação com a testemunha.

As fotografias de cortes longitudinais tiradas em algumas sementes recém coletadas e durante o processo de germinação mostram as modificações morfológicas embrionárias que antecedem a germinação (Fig. 5). Em um dos pólos da massa de reservas, incluso no endosperma, localiza-se um embrião rudimentar de cerca de 2 a 3 mm. Lentamente, o embrião inicia um desenvolvimento rumo ao pólo oposto da massa de reserva. Quando o embrião atinge cerca de 130 a 150 mm de comprimento, externamente se observa a protrusão da raiz. Durante o processo de crescimento, o embrião absorve as reservas e as transfere para o hipocótilo, o deixando caracteristicamente intumescido. Somente após estes eventos, há emergência acima do substrato das sementeiras. Estes fatos indicam uma dormência morfológica. Os termos dormência mecânica e dormência morfológica estão baseados na terminologia proposta por Baskin e Baskin (1998).

O processo de germinação no viveiro foi mais rápido do que em condições naturais da floresta. Esta diferença pode estar relacionada com as diferenças da temperatura ambiental entre os dois ambientes. A temperatura média do viveiro foi 35 °C; 10 °C maior do que a naturalmente encontrada no chão da floresta (25 °C). A germinação de sementes em germinador a 25 °C foi em média duas semanas mais demorada (Souza *et al.* 2002) do que as sementes colocadas em temperaturas encontradas em viveiro (entre 30 °C e 35 °C).

*Plântulas – levantamento de plântulas da regeneração natural: O acompanhamento dos 794 propágulos dispersos naturalmente em 2001*

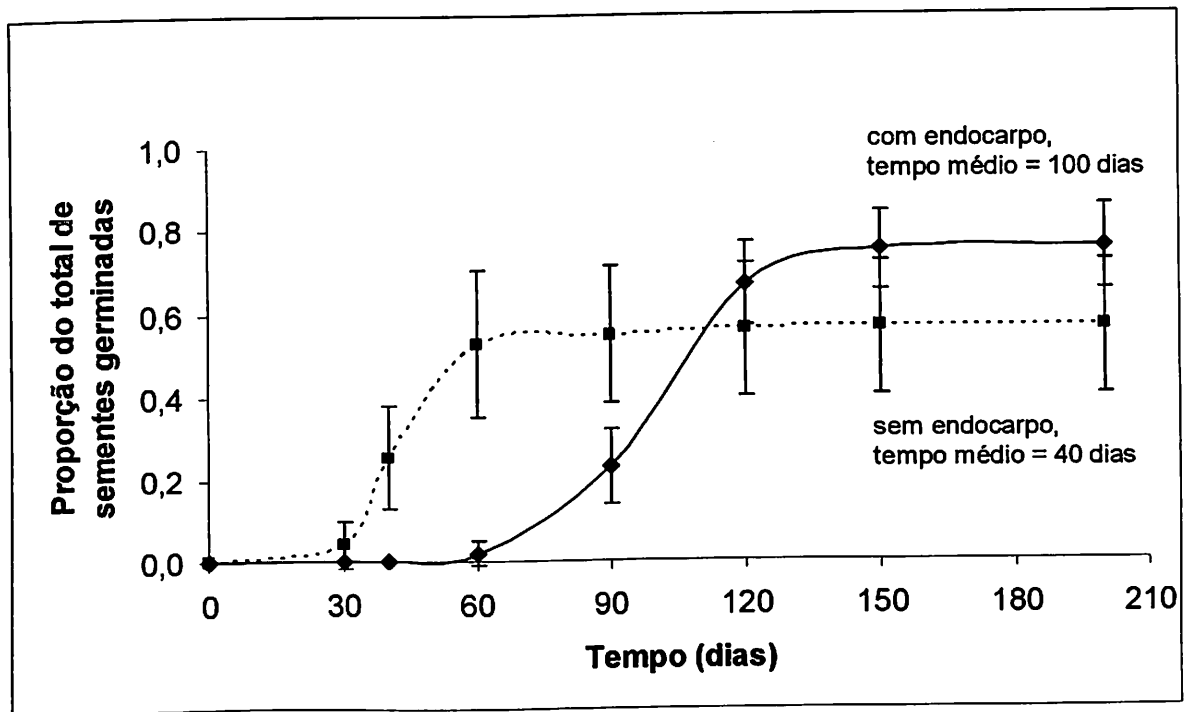


Figura 4. Freqüência proporcional de germinação (média,  $\pm$  1dp) das sementes de *Minquartia guianensis* Aubl. com e sem endocarpo após a semeadura em condições de viveiro.

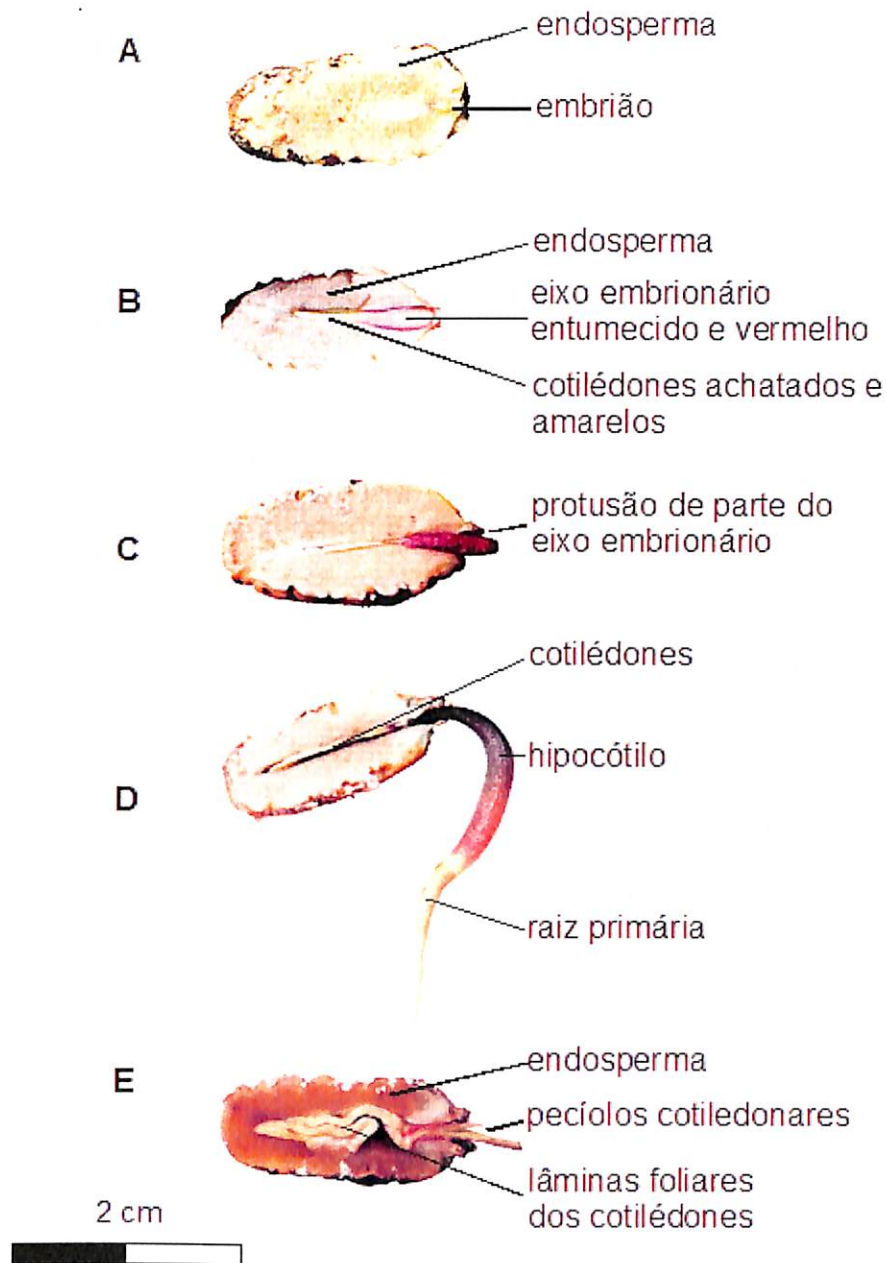


Figura 5. Morfologia da germinação de *Miquartia guianensis* Aubl. A. Semente recém dispersa com embrião rudimentar no tecido do endosperma. B. Alongamento e diferenciação do embrião, eixo com epiderme vermelha e cotilédones amarelos. C. Protrusão da raiz primária. D. Crescimento do hipocótilo e da raiz primária evidenciando a função haustorial dos cotilédones e transferência de reservas para o hipocótilo e a raiz. E. Semente despreendida da plântula, evidenciando o contínuo crescimento dos cotilédones crípticos no endosperma. Nem toda a massa do endosperma foi absorvida pelos cotilédones.

revelou um sucesso germinativo e sobrevivência de plântulas insignificantes (Tab. 1), o quê leva a concluir que a dispersão residual não contribuiu na regeneração de plântulas, pelo menos naquele ano. Mas, por outro lado, sementes inconspícuas, oriundas de propágulos não marcados, originaram um número considerável de plântulas de acariquara-roxa; 185 foram encontradas nas parcelas em FC e 116 em FF. A diferença no número de plântulas nos dois ambientes não foi significativa ( $t=-1,936$ ;  $p=0,2801$ ). A presença ou ausência da árvore-mãe não influenciou o número encontrado de plântulas, tanto para as áreas de FC ( $t=-1,478$ ;  $p=0,1701$ ;  $gl=10$ ), como para as áreas de FF ( $t=-1,473$ ;  $p=0,1716$ ;  $gl=10$ ), o quê sugere que as plântulas foram originárias de dispersão primária e provavelmente foram “limpas” pelo regurgitar realizado pelas aves. O acompanhamento das plântulas desta regeneração natural permitiu verificar que a mortalidade nos primeiros dois anos não foi afetada pela fragmentação florestal (36% em FC e 32% em FF;  $t=-2,327$ ;  $p=0,2577$ ).

*Plântulas originadas da dispersão experimental:* O número de plântulas formadas em relação ao número de sementes colocadas nas parcelas não diferiu entre os ambientes e entre os posicionamentos das sementes em cada ambiente (Fig. 2), indo de acordo com as observações das plântulas surgidas pela regeneração natural, apesar de ter um número maior de plântulas formadas em FC. O número de plântulas vivas pelo total de plântulas formadas também não diferiu entre os ambientes dentro de cada um dos dois intervalos de tempo analisados (Fig. 6). Porém, a mortalidade entre os intervalos, ou seja, entre o primeiro e o segundo ano após a

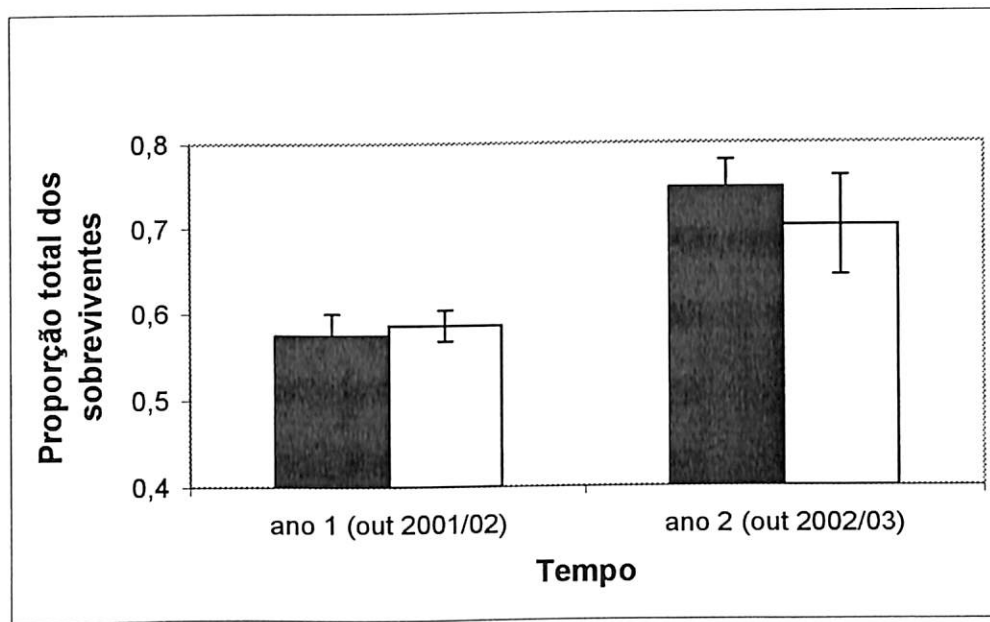


Figura 6. Sobrevivência de plântulas de *Minuartia guianensis* Aubl. comparando florestas contínuas (FC=3 áreas; barras pretas) e fragmentos florestais (FF=3 áreas; barras brancas) no primeiro ano (n=753 em FC e n=540 em FF) e no segundo ano (n=317 em FC e n=228 em FF) após a formação das plântulas.



formação da plântula, apontou diferenças significativas ( $F=15,30$ ;  $p=0,0009$ ;  $gl=1;23$ ), mostrando que durante o primeiro ano de vida das plântulas de *Minquartia guianensis* há uma maior vulnerabilidade à morte (Fig. 6).

A diferença numérica entre as sementes que germinaram e a formação de plântulas indica indiretamente a morte de plântulas por predação e/ou herbivoria.

*Herbivoria:* Cerca de 70% das plântulas, originadas naturalmente nas parcelas de estudo e do experimento de dispersão primária sofreram algum tipo de dano provocado por herbívoros vertebrados ou invertebrados. Em geral, houve uma diferença altamente significativa de danos causados em plântulas entre os ambientes estudados ( $t=71,05$ ;  $p\leq 0,0001$ ); plântulas em FF estiveram mais sujeitas ao ataque de herbívoros. Especificamente, a diferença geral foi causada por uma maior intensidade de danos entre 26-50% ( $t=-5,896$ ;  $p=0,002$ ) ocorridos em plântulas localizadas nas áreas de floresta contínua e uma maior intensidade de danos entre 76-100% ( $t=-5,486$ ;  $p=0,003$ ), ocorrido em um maior número de plântulas localizadas em FF (Fig. 7).

A maioria das plântulas se enquadrou em uma destas duas intensidades de danos. Por volta de 30% das plântulas foram danificadas até 100% (Fig. 7), plântulas que sofreram este nível de herbivoria perderam a totalidade da área foliar e parte do hipocótilo. Tais danos foram causados possivelmente por vertebrados, levando à morte a maioria destas plântulas, mesmo assim poucas conseguiram rebrotar, mas obviamente se tornaram ainda mais vulneráveis e retardaram o seu crescimento.

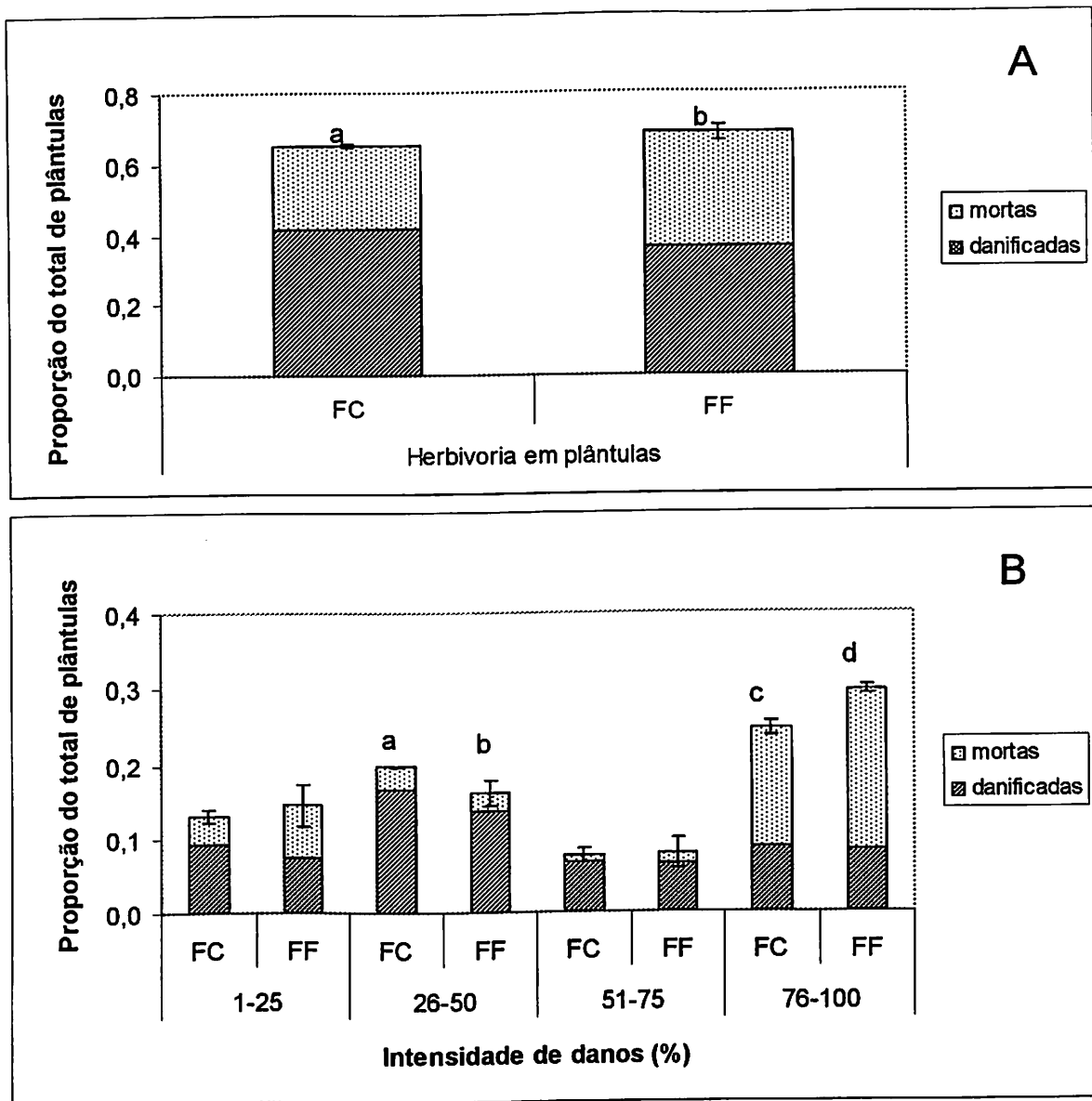


Figura 7. A. Proporção de plântulas de *Minuartia guianensis* Aubl. que sofreram herbivoria em ambientes de floresta contínua (FC) e fragmentos florestais (FF). Porção pontilhada das barras corresponde à proporção de plântulas que morreram. B. Proporção de plântulas danificadas e mortas por categorias de intensidade de danos. Em ambos os painéis, as proporções estão expressas em médias ( $\pm 1ep$ ). Letras diferentes indicam diferenças significativas entre as médias.

A mortalidade não esteve associada apenas a herbivoria. Embora este estudo não investigasse minuciosamente a causa da morte das plântulas, foi possível observar a morte de muitas plântulas totalmente íntegras, principalmente após a estação seca. Estas plântulas foram encontradas ainda "em pé", porém completamente secas, sugerindo que a morte tenha sido causada por dessecamento, associado à falta de água para o sistema radicular ou a infecção por algum patógeno. Não foi possível distinguir entre estas duas possibilidades. Em proporções menores, foi observada também morte associada à queda de galhos. A Figura 8 sumariza estas informações e mostra também que nos dois primeiros censos a mortalidade estava associada apenas a herbivoria.

*Crescimento de plântulas:* Uma das características das árvores de *Minquartia guianensis* foi o seu crescimento lento. Característica que pôde ser verificada também para as plântulas. O crescimento destas plântulas, durante os dois anos de observação foi linear, anual, porém fásico e heterogêneo, pois esteve associado com o lançamento de novas folhas durante a estação chuvosa. Durante o primeiro ano as plântulas atingiram em média cerca de 12 cm de altura. Este incremento foi resultado do alongamento do hipocótilo e a expansão das duas primeiras folhas opostas. Este desenvolvimento esteve associado com o uso das reservas, cuja transferência do endosperma para o hipocótilo e sistema radicular foi visível pelo engrossamento destes órgãos (Fig. 5). Aparentemente, a quantidade e qualidade de luz que estas plântulas receberam não influenciaram o crescimento nesta fase de vida ( $t=-1,981$ ;  $p=0,1044$ ; Fig. 9).

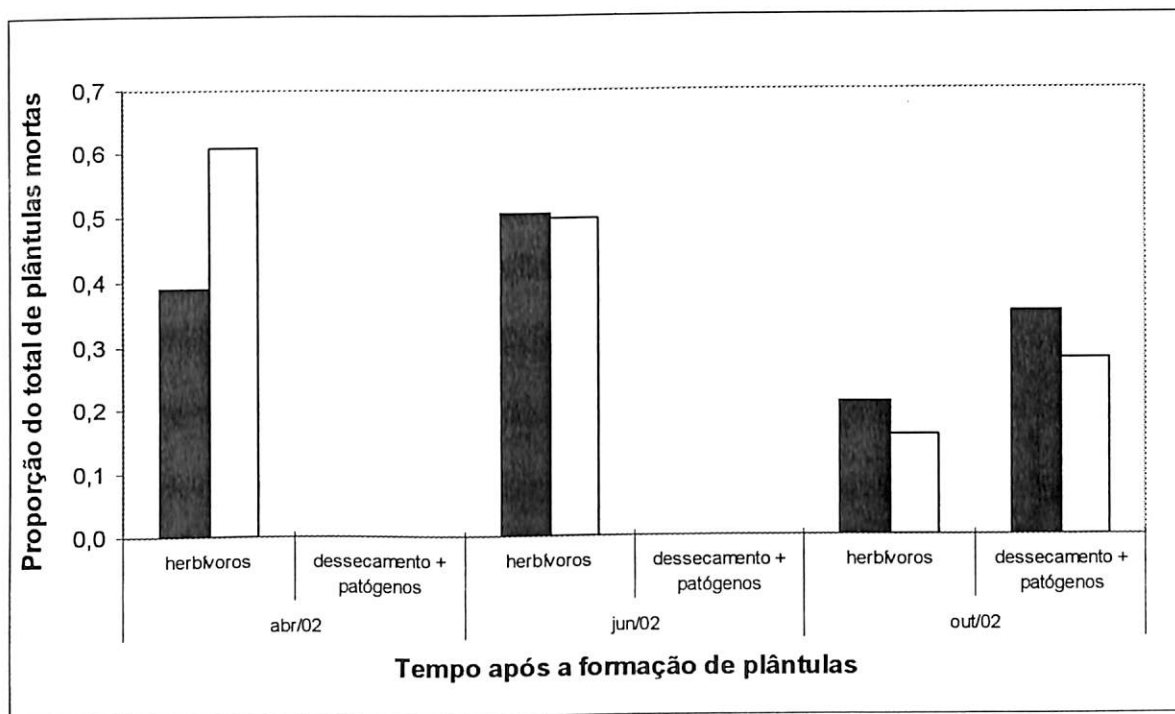


Figura 8. Mortalidade de plântulas na fase inicial do estabelecimento distinguindo morte por herbivoria de dessecamento e/ou patógenos, contrastando florestas contínuas (barras pretas) e fragmentos florestais (barras brancas).

No segundo ano, porém, o incremento médio diminuiu drasticamente e foi em torno de sete vezes menor quando comparado com o primeiro ano, sugerindo que as reservas pareciam não importar mais e as plântulas responderam mais ao meio onde cresciam ( $t=-6,496$ ;  $p=0,0013$ ; Fig. 9). Plântulas localizadas em FF foram favorecidas e apresentaram um incremento médio de 1,6 cm em contraste a um incremento médio de 1,3 cm em FC.

Observando o crescimento individual, o crescimento foi heterogêneo. Um pouco mais do que 30% das plântulas em FC e 20% das plântulas em FF não cresceram entre o primeiro e o segundo ano de vida. Entre as que cresceram, muitas tiveram um incremento de até 2,5 cm e apenas 0,002 % da população apresentou o incremento máximo de 8 cm (Fig. 10, Tab. 2).

O padrão de crescimento das plântulas de acariquara-roxa foi linear, independente do ambiente em que elas se encontravam (Fig. 11). Ambas as curvas se ajustaram ao modelo de regressão linear ( $y=1,1587+1,004x$ ;  $r^2=0,9843$  para FC e  $y=1,5782+0,9954x$ ;  $r^2=0,989$  para FF), mas os seus coeficientes não são significativamente diferentes ( $F=3,00$ ;  $p<0,10$ ; gl 1;971), mas há uma ligeira tendência a um maior incremento em plântulas localizadas em FF. Para incrementos menores e comuns nas plântulas monitoradas, a simulação do crescimento tende a se ajustar a um crescimento linear. Enquanto que, incrementos maiores projetariam curvas mais próximas a um crescimento exponencial.

*Simulação de crescimento de plântulas:* A projeção de crescimento revelou que para a maioria das plântulas, as que apresentaram um

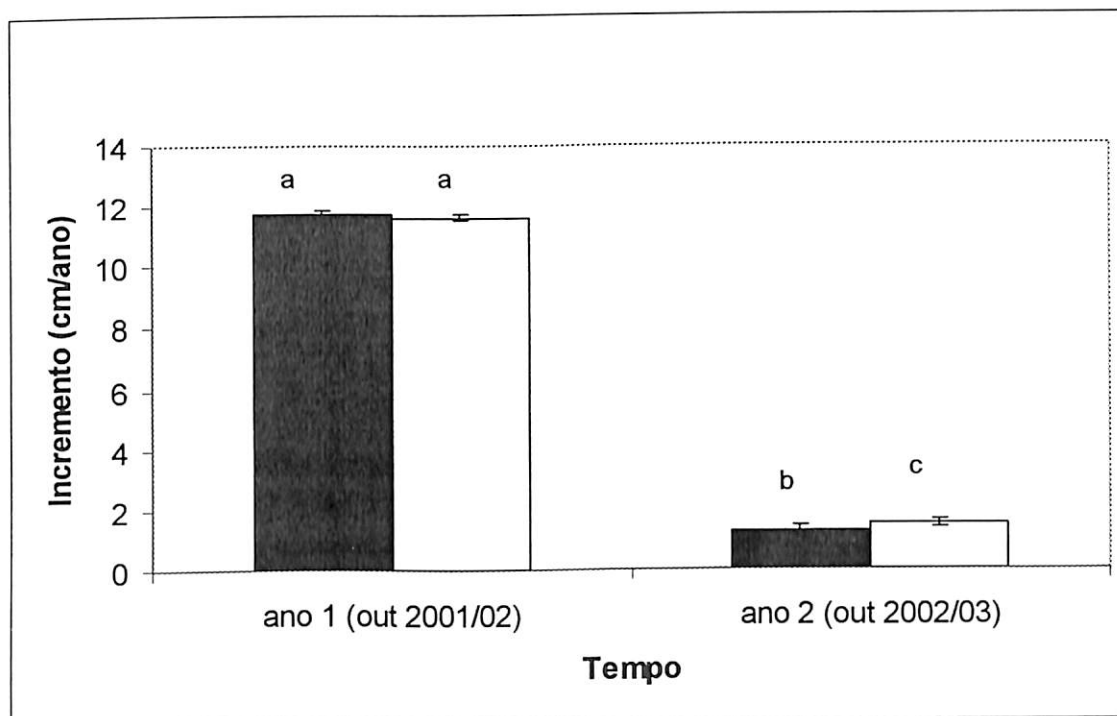


Figura 9. Incremento em altura de plântulas (valores médios;  $\pm 1ep$ ) de *Minuartia guianensis* Aubl. em florestas contínuas (FC; barras pretas, n=3) e em fragmentos florestais (FF; barras brancas, n=3) no primeiro ano (n=430 em FC e n=321 em FF) e no segundo ano (n=319 em FC e n=228 em FF) após a germinação. Letras diferentes indicam diferenças significativas entre as médias.

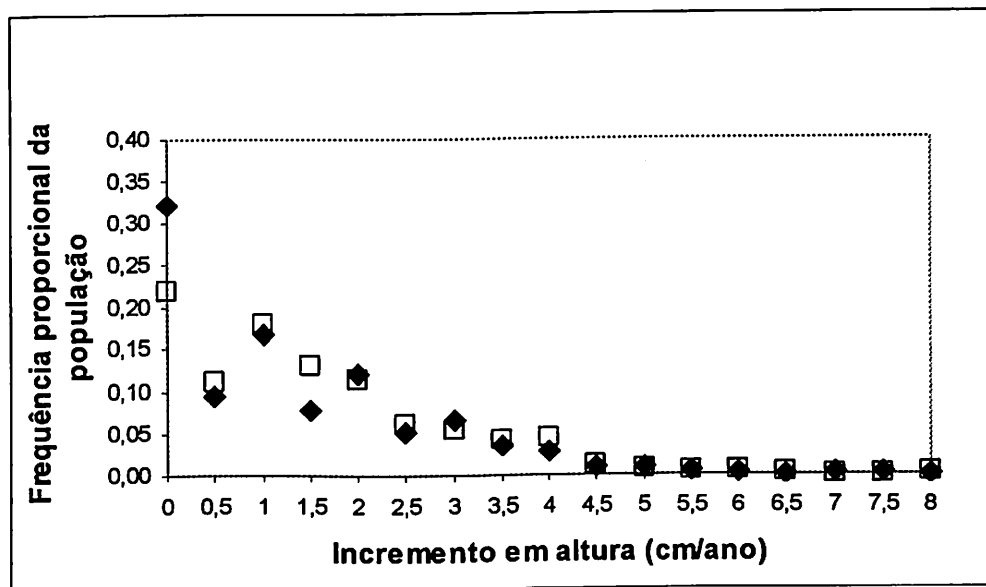


Figura 10. Frequência proporcional do incremento anual da altura (cm/ano) das plântulas de *Minuartia guianensis* Aubl. em florestas contínuas (símbolos pretos, n=561 plântulas) e fragmentos florestais (símbolos brancos, n=411 plântulas) após dois anos de acompanhamento.

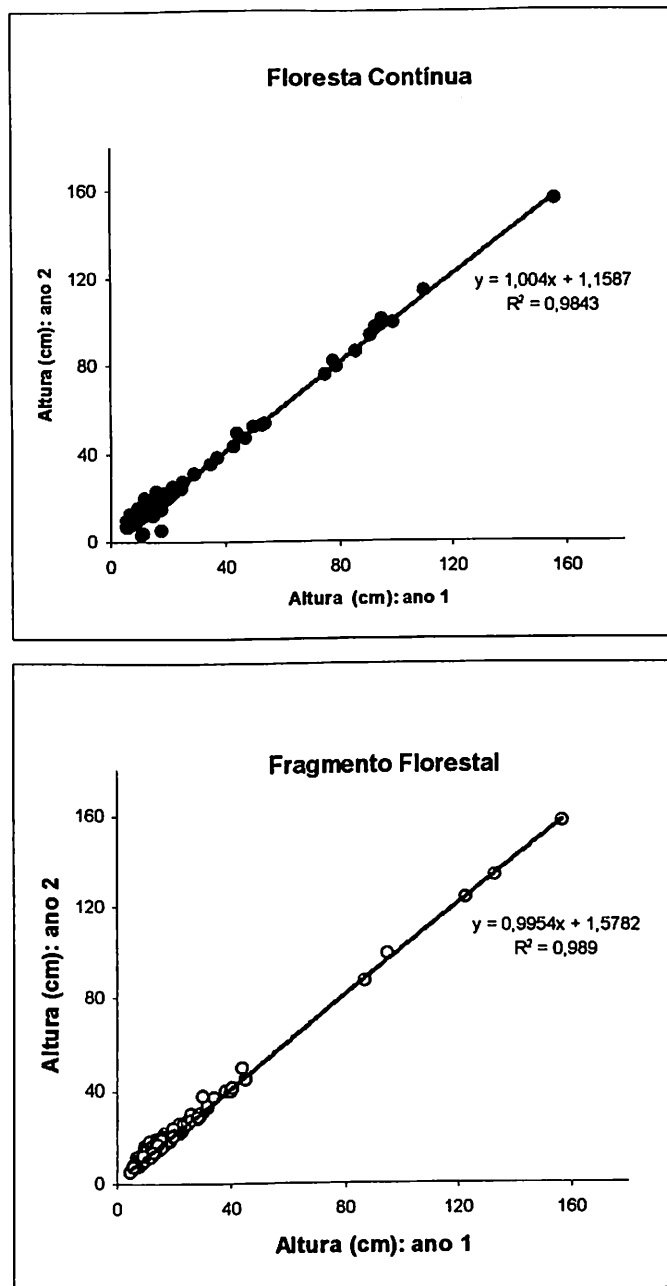


Figura 11. Correlação entre o primeiro e o segundo ano do incremento anual de indivíduos de *Minuartia guianensis* Aubl. (até 1,60 m) em florestas contínuas (n=564 indivíduos) e fragmentos florestais (n=411 indivíduos).



incremento anual de 1 cm (17 e 18% das populações de FC e FF respectivamente) demorariam mais do que 20 anos para pular dos 15 aos 30 cm de altura (Fig. 12). As plântulas com um incremento de 0,5 cm, comum a 9% e 11% das populações de plântulas em FC e FF respectivamente, levariam cerca de 40 anos para crescer de 15 a 30 cm de altura. As plântulas que apresentaram o maior crescimento, incremento de 8 cm no segundo ano, no mínimo necessitariam de quatro anos para crescer de 15 a 30 cm de altura.

A possibilidade de medir a altura e o DAP nos indivíduos jovens permitiu correlacionar o crescimento primário com o secundário (Fig. 13). As regressões também foram lineares, quanto maior a altura, maior o DAP. Obviamente, esta associação tem um limite, árvores de *Minquartia guianensis* que atingem o sub-dossel, entre 25 e 30 metros na região, parecem parar o crescimento em altura e devem continuar por um bom tempo com o crescimento em DAP. As maiores árvores na área de estudo medem mais do que 80 cm de DAP e continuaram em geral, a fazer parte do sub-dossel.

*Crescimento e idade dos indivíduos de Minquartia guianensis Aubl.:*

Como visto, não há um crescimento homogêneo entre indivíduos da mesma coorte, portanto árvores com o mesmo tamanho podem possuir idades distintas. A tabela 2 mostra a idade projetada das plantas de acariquara-roxa quando estas alcançam 10 cm de DAP, considerando a projeção de crescimento de plântulas (Fig. 12) e a correlação entre crescimento primário e secundário (Fig. 13).

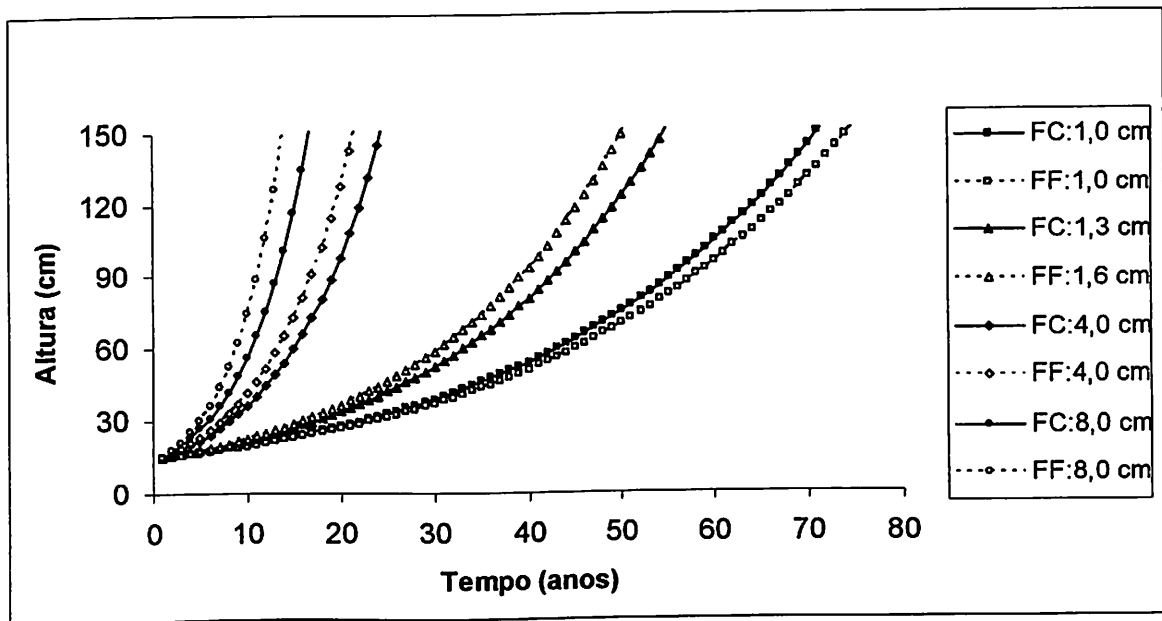


Figura 12. Projeção do crescimento de plântulas de *Miquartia guianensis* Aubl. ao longo do tempo (anos) em ambientes de florestas contínuas (FC, símbolos cheios e linhas inteiras) e fragmentos florestais (FF, símbolos abertos e linhas tracejadas), comparando incrementos anuais que representam a maioria das plântulas (1 cm); a média (1,3 cm em FC e 1,6 cm em FF); a mediana (4 cm) e o máximo incremento encontrado (8 cm).

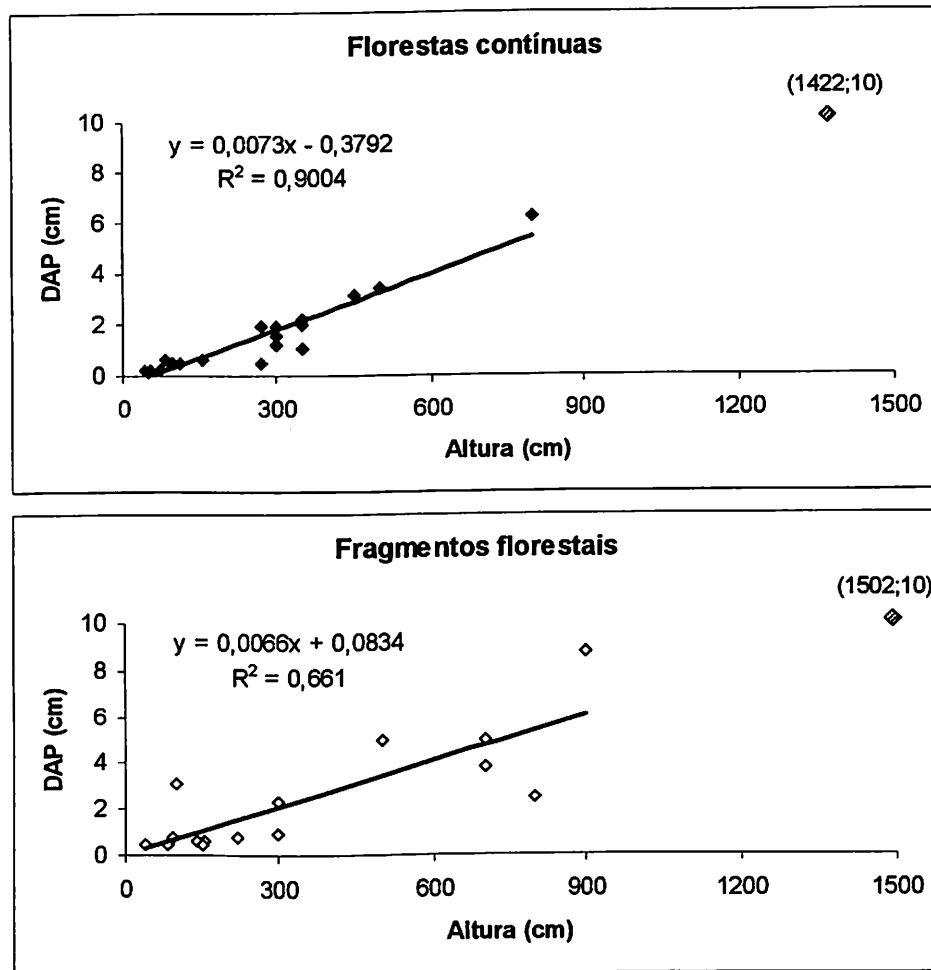


Figura 13. Correlação entre altura e DAP dos indivíduos de *Minquartia guianensis* Aubl. presentes em florestas contínuas (n=22) e fragmentos florestais (n=15). Losangos listrados representam a projeção para DAP=10 cm.

Tabela 2. Projeção da idade de plantas de *Minquartia guianensis* Aubl. ao alcançar um DAP de 10 cm, considerando diferentes incrementos em altura em ambientes de floresta contínua (FC) e fragmentos florestais (FF). A tabela também mostra a proporção de plântulas em cada uma das categorias de incremento de tamanho.

Ambiente	Proporção da população	Incremento em altura (cm)		Idade para alcançar 10 cm DAP (anos)
FC	0,168	1	maioria das plântulas	142
FF	0,180	1		146
FC	-	1,3	média	108
FF	-	1,6		98
FC	0,029	4	mediana	48
FF	0,046	4		42
FC	0,002	8	incremento máximo	32
FF	0,002	8		27
FC	0,321	0	sem incremento entre o primeiro e o segundo ano	-
FF	0,219	0		-

## DISCUSSÃO

A presença da regeneração natural de plântulas de acariquara-roxa não dependeu significativamente do padrão de distribuição das árvores potencialmente reprodutivas da espécie. Pois, em parcelas sem árvores adultas também foi registrado uma quantidade similar de plântulas. O resultado indica que a dispersão das sementes de acariquara-roxa é eficiente e atinge longas distâncias. Segundo Janzen (1970) e Connell (1971), uma das vantagens de uma dispersão atingir locais longínquos em relação às árvores-mãe, é a diminuição da probabilidade de predação (ou herbivoria) e do ataque por patógenos, escapando de uma morte que estaria associada à densidade. Outra vantagem é a condução dos propágulos para um local mais seguro para regeneração. Ambas as hipóteses, contudo, foram concebidas para um cenário homogêneo e estático (Martínez-Ramos & Alvarez-Buylla 1995).

Florestas tropicais são caracteristicamente heterogêneas e dinâmicas e remanescentes florestais, por sua vez, apresentam um comportamento hiperdinâmico (ver capítulo 1); se um ambiente é favorável ou não para um propágulo sobreviver e estabelecer uma plântula, dependerá das variações espaciais e temporais. Contudo, estas variações são consideradas imprevisíveis (Willson & Whelan 1990) e estudos de longo prazo são necessários para tentar defini-las. De acordo com Martínez-Ramos e Alvarez-Buylla (1995), para entender a relação entre a dispersão de sementes e o recrutamento é primordial entender a dinâmica temporal e espacial dos mosaicos de vegetação dos quais as florestas são constituídas. O sucesso de um propágulo sair de um local de alta fecundidade (da matriz

reprodutora) para se estabelecer em outro local com uma alta probabilidade de sobrevivência (sítio seguro) dependerá também por quanto tempo irão persistir às condições favoráveis.

Os propágulos de *Minquartia guianensis* mostraram diferenças em relação ao tipo de dispersão, primária ou residual, nos padrões gerais de predação, apodrecimento, germinação de sementes e formação de plântulas. Nenhum propágulo disperso residualmente sobreviveu em FF e pouquíssimos germinaram em FC. Em ambos os ambientes, a maioria apodreceu e os demais foram predados ou provavelmente sofreram predação secundária.

Em contraste, na simulação da dispersão primária, a causa principal da perda de sementes foi a predação, deixando o apodrecimento para o segundo lugar. A mudança nesta ordem indicou a importância da presença dos dispersores. Mais importante ainda, neste caso específico, mas sem possibilidades de quantificação, foi a presença da avifauna. As aves quando comem frutos de acariquara-roxa, regurgitam a semente sem resquícios da polpa, que rica em açúcares, parece ser um meio de cultura para microrganismos que promovem a putrefação do propágulo e conseqüentemente da semente.

Parece haver uma relação direta, porém certamente não geral, entre a atratividade dos propágulos para aves e mamíferos e a susceptibilidade à putrefação. Esta regra parece funcionar para propágulos de acariquara-roxa que se mostraram extremamente suscetíveis ao ataque de microrganismos e dependentes dos dispersores. Um comportamento inverso foi registrado para uma espécie pioneira (*Hortia arborea*) em um fragmento florestal da Floresta Atlântica; 75% dos propágulos produzidos foram dispersos residualmente,

mas tanto frutos (8,8%) como sementes (1,5%) desta espécie foram resistentes ao ataque de microrganismos e conseguiram germinar (Melo & Tabarelli 2003).

De um ponto de vista especulativo, o sucesso germinativo pífio apresentado para *Hortia arborea* poderia ter sido melhor se estas sementes tivessem sido dispersas por animais, apenas 5,6% do total dos frutos foram removidos. Outros estudos levam a crer que está em curso uma perda da diversidade da avifauna em áreas fragmentadas da Floresta Atlântica (Silva & Tabarelli 2000), como também em fragmentos florestais amazônicos (Ferraz *et al.* 2003) e este parece ser um dos fatores limitantes para o futuro de muitas espécies de plantas que dependem do mecanismo da dispersão primária para obter sucesso no recrutamento de plântulas.

A dispersão ativa, propiciada pelos animais e pelo vento, pode chegar a ser responsável por praticamente 68% do estabelecimento de espécies em algumas florestas em Borneo (Webb & Peart 2001). Estima-se que nas florestas neotropicais, 75% dos frutos são adaptados para consumo de vertebrados e provavelmente esta fauna seja naturalmente o agente dispersor destas espécies (Howe 1990). Embora ainda não haja uma lista de animais que são dispersores dos propágulos de acariquara-roxa, parece que a regeneração natural desta espécie poderia ser afetada na redução ou ausência de dispersores em áreas fragmentadas.

Predação exerce um papel importante no sucesso do estabelecimento de plântulas. Os resultados deste estudo mostraram que a fragmentação florestal afetou a predação de sementes. Sementes colocadas em fragmentos florestais foram mais predadas do que as colocadas em áreas de floresta contínua e nestes ambientes, quanto mais inconspícuas, maior foi

a probabilidade delas escaparem da predação. Poderia também ser considerado que a taxa de predação de sementes em florestas contínuas foi menor por não haver uma densidade alta de sementes e o “vazio”, ou a baixa densidade, poderia ter ajudado a protegê-las. Pizo (2003) mostrou em seu estudo na Floresta Atlântica que quanto mais esparso o padrão de deposição de sementes (como normalmente realizado por aves), maior o estabelecimento de plântulas. Mas, se estas condições se aplicassem neste caso, sementes colocadas em fragmentos florestais estariam igualmente protegidas. Contudo, esta “regra” não se aplicou nestes ambientes, porque as sementes foram predadas independentemente da posição que foram colocadas.

Infelizmente ainda não se sabe quais vertebrados (como cutias, cutiarias, quatipurus, ratos, etc.) e/ou invertebrados (como formiga, por exemplo) predariam as sementes ou contribuiriam para uma dispersão secundária delas. Entretanto, um aumento na abundância e diversidade de pequenos mamíferos foi verificado em ambientes fragmentados (Malcolm 1997), aumentando a probabilidade de haver uma maior densidade de predadores de sementes de *Minquartia guianensis* neste ambiente. Além disso, alguns animais que vivem preferencialmente nas áreas de entorno visitam fragmentos à procura de alimentos (Malcolm 1991).

Bruna (2002) não encontrou taxas diferenciadas de predação em ambientes de floresta contínua e fragmentos florestais para uma herbácea (*Heliconia acuminata*), mas as taxas de germinação foram maiores em florestas contínuas. Neste trabalho, as sementes de *Minquartia guianensis* foram mais predadas em áreas de fragmentos florestais e ainda apresentou uma taxa de germinação superior em áreas de floresta contínua. Este



padrão, provavelmente ajuda a explicar a maior abundância de plântulas encontradas neste ambiente, concordando com os resultados encontrados por Benítez-Malvido (1995; 1998) que encontrou uma maior densidade de plântulas em florestas contínuas e Scariot (2001) que verificou um maior recrutamento de plântulas de espécies de palmeiras em florestas contínuas em trabalhos realizados nos mesmos locais deste estudo.

Em resumo, a dispersão dos frutos de acariquara-roxa no início da estação seca, período de menor disponibilidade de alimentos na floresta, pode garantir possivelmente uma alta dispersão por aves e, talvez, macacos. A coincidência entre a época de dispersão e a época de maior queda de folhas, favorece a cobertura rápida das sementes pela serrapilheira, que em questões de horas ou dias podem cobrir as sementes dispersadas, deixando-as inconspícuas. Mas, esta proteção nem sempre parece ser favorável, pois sementes localizadas no meio da serrapilheira apodreceram mais em florestas contínuas, um ambiente mais propício para os decompositores. As condições microclimáticas acima da serrapilheira são mais variáveis em termos de temperatura e umidade, tornando este ambiente provavelmente mais limítrofe para decompositores, protegendo de certa maneira as sementes dos microrganismos, porém não dos predadores. Entretanto, independentemente da proteção da serrapilheira, as sementes também parecem ser alvo relativamente fácil para a comunidade de animais predadores que forrageiam em áreas fragmentadas.

As sementes de acariquara-roxa são recalcitrantes (Della Monica *et al.* 2002). A dispersão no início da estação mais seca de uma semente com intolerância ao dessecação associado a uma dupla dormência parece uma incongruência biológica, mas aparentemente o complexo mecanismo de

dormência garante a germinação somente no período de chuvas freqüentes, em média seis meses após o período de dispersão.

Depois da germinação, cerca de 70% das plântulas sofreu danos causados por herbivoria. Os danos totais foram ligeiramente maiores em florestas fragmentadas, onde muitas plântulas sofreram uma perda total da área foliar. Surpreendentemente, muitas plântulas conseguiram rebrotar, mesmo após a perda da gema apical e parte do hipocótilo. A recuperação ao desfolhamento parcial ou completo pode indicar uma plasticidade fenotípica induzido pelo herbívoro ou pela herbivoria (Schultz 1988). A recuperação depende obviamente das reservas que restaram nesta plântula, que em *Minqartia guianensis*, nesta fase de vida, concentra-se no hipocótilo. A maioria das plântulas que perderam parte do hipocótilo e 100% da sua superfície fotossintética parece ter exaurido as reservas restantes no processo de recuperação e acabaram sucumbindo. Para as poucas sobreviventes, o crescimento, que já foi lento para esta espécie, foi retardado ainda mais. Alocação de recursos para o crescimento ou para defesas estruturais e químicas contribui para o baixo crescimento das plantas (Hermes & Mattson 1992). O hipocótilo roxo que ajuda a adjetivar o nome da espécie parece ser um destes casos de alocação de recursos para a defesa. A antocianina, que propicia esta coloração, afeta as colônias de fungos cultivadas por formigas saúvas (*Atta* spp.). O hipocótilo roxo-escuro quase negro da acariquara protege a plântula ao menos de herbívoros como as formigas cortadeiras.

A alta porcentagem de herbivoria total, caracteristicamente causada por vertebrados indicou que o ambiente, mesmo que fragmentado, ainda parece estar apto a manter uma comunidade de vertebrados. Em florestas

mexicanas, com registro de caça intensiva, Dirzo e Miranda (1991) mostraram um baixo índice de herbivoria em 52 espécies de plântulas; entre as quais, 76% foram provocadas por insetos que não causaram 10% dos danos. Estes resultados indicam o papel importante dos vertebrados na herbivoria de plântulas. Em *Minuartia guianensis*, a morte causada por herbivoria, parece estar mais associada com a estação chuvosa. No final da estação seca, observou-se a morte de plântulas intactas, sem danos, causados por herbívoros. O que indica que o estresse hídrico deve ser um outro fator importante para determinar padrões de estabelecimento de plântulas de acariquara-roxa nestas florestas.

Contudo, a fragmentação florestal parece não ter um efeito marcante na sobrevivência das plântulas. Mas, a idade das plântulas, interferiu nas probabilidades de sobrevivência, sendo menor em plântulas mais novas. Sem nenhuma surpresa, o primeiro ano de vida pareceu, portanto, ser o mais crítico.

Os sobreviventes apresentaram um crescimento em altura muito lento e nenhum crescimento no segundo ano após a germinação foi registrado para um terço da população monitorada. A intensidade de radiação solar parece determinar este crescimento, pois a maior proporção de plântulas sem crescimento foi registrada em florestas contínuas, com um maior índice de área foliar e com apenas luz difusa no sub-bosque. Em comparação, plântulas perto ou na borda de uma clareira apresentaram crescimento excepcional para a espécie, porém, a porcentagem deste grupo de indivíduos não chegou a 1% da população. O crescimento de plantas estabelecidas tem uma correlação acentuada com a distribuição da oferta de luz no ambiente (ver Nicotra *et al.* 1999; Kobe 1999) e quanto maior a

intensidade da radiação fotossinteticamente ativa, maior o crescimento de uma plântula. Viera (1996) mostrou que esta relação se aplica para plântulas de acariquara-roxa. Contudo, a radiação solar direta encontrada em uma clareira propicia também um aumento da temperatura e provavelmente um dessecação, aumentando a taxa de mortalidade de plântulas de acariquara-roxa (Nebel 2001). Entre as plântulas que cresceram, o padrão linear de crescimento foi observado em ambos ambientes, porém foi ligeiramente mais acentuado em florestas fragmentadas.

Os resultados de apenas dois anos de observações permitiram projetar o crescimento das plântulas e indivíduos jovens ao longo do tempo. A maioria dos indivíduos apresentou um incremento em altura de apenas 1 cm ao ano. Considerando uma taxa de crescimento constante e homogênea, mesmo com as ressalvas apontadas por Clark e Clark (2001), que analisaram dados coletados em longo prazo e mostram que taxas anuais de crescimento podem variar consideravelmente; estas plântulas demorariam mais do que 20 anos para duplicar o seu tamanho e cerca de 35 anos para triplicá-lo. Obviamente, quanto maior o intervalo de tempo analisado, melhor será caracterizado o padrão de crescimento de um organismo.

Mesmo, com o máximo crescimento observado em áreas próximas de clareiras, plântulas de acariquara-roxa demorariam cerca de quatro anos para duplicar o seu tamanho. Além da quantidade de incidência solar, a disponibilidade de nutrientes parece estar intimamente correlacionada com o crescimento de acariquara-roxa (Vieira 1996). Isto também pode explicar o desenvolvimento extremamente heterogêneo de plântulas da mesma idade.

O contrário também parece ser verdadeiro, na mesma região deste estudo foram datadas duas árvores de *Cariniana micrantha*, ambas com 180

cm de DAP e uma diferença de 900 anos em idade (Chambers *et al.* 1998). O tempo que leva uma acariquara-roxa para chegar a 10 cm de DAP, um tamanho padrão para ingressar nos inventários fitodemográficos, pode variar de 30 a 150 anos. O cálculo para a simulação foi baseado em um crescimento constante, mesmo sabendo que variações temporais e espaciais em um ambiente florestal podem afetar o padrão de crescimento dos organismos, que podem passar por um padrão linear para um padrão exponencial ou vice-versa em um período de tempo relativamente curto.

Avaliar a idade das árvores, através de técnicas de datação de madeira por  $^{14}\text{C}$  (Chambers *et al.* 1998) ou estudos demográficos (Martínez-Ramos & Alvarez-Buylla 1998) não são excludentes. A primeira técnica pareceu mais adequada para datar organismos de vida longa e a segunda voltada para organismos de vida mais curta, mas também valiosa para a projeção da idade correlacionada com o tamanho do organismo (ver Laurance *et al.* 2004a). Talvez mais importante, é o fato que ambas as técnicas têm que levar em conta as probabilidades de um crescimento heterogêneo ao longo do tempo e entre indivíduos.

Há muitas razões para se preocupar com a idade das árvores. Estas informações, entre outras, poderiam subsidiar um plano de manejo da exploração seletiva de madeira e planejamento de plantios para reposição populacional de futuros estoques de madeira (Chambers *et al.* 2001). Em geral, estes cálculos são feitos para árvores com  $\text{DAP} \geq 10$  cm (Laurance *et al.* 2004a) e não leva em consideração a fase inicial de crescimento. Para *Minquartia guianensis*, e provavelmente muitas outras espécies de interesse madeireiro, um rodízio de 25 a 30 anos, que normalmente é adotado para a exploração madeireira em uma determinada gleba, é muito curto.

Espécies como a acariquara-roxa, que tem uma madeira valiosa e uma exploração intensa e predatória deveria estar na mira de estratégias de conservação. Afinal, é desconhecido plantios da espécie na região e com o crescimento lentíssimo e apenas com a regeneração natural, haverá em pouco tempo a indisponibilidade da madeira no mercado. Pior ainda, se a exploração dizimar árvores que estão em uma fase caracteristicamente reprodutivas, pode aumentar as probabilidades de ocorrer extinção local da espécie.

## CONCLUSÕES GERAIS

Os dois enfoques principais que trata este estudo; o primeiro sobre as populações das 20 espécies arbóreas abundantes ao Norte de Manaus e o segundo, sobre a auto-ecologia da fase inicial do ciclo de vida de uma das espécies do grupo anteriormente estudado, *Minquartia guianensis* Aubl. confirmam que fragmentos florestais são funcionalmente diferentes das florestas contínuas.

A tendência geral apresentada pelas populações selecionadas foi uma redução no crescimento populacional em FF como em FC, provavelmente influenciada por fenômenos que acontecem em uma escala mais abrangente, como mudanças climáticas globais. A resposta, 16 anos após a fragmentação florestal, obviamente, não foi à mesma para as espécies estudadas. Porém, pode-se considerar que as populações localizadas em fragmentos florestais parecem estar em um processo de hiperdinamismo, caracterizado por altas taxas de mortalidade e recrutamento, elevando assim a taxa de reposição populacional ("turnover").

A consequência deste dinamismo acelerado parece ser uma alteração da estrutura destas florestas fragmentadas. Árvores de maior porte apresentaram maior mortalidade, o que resultou em uma maior frequência de abertura de clareiras e conseqüentemente em alterações microclimáticas, principalmente para indivíduos que ocupam posições no sub-dossel e sub-bosque. A maior incidência de luz parece promover um maior crescimento das árvores, principalmente em FF. Os indivíduos, por atingirem mais rapidamente o tamanho mínimo de ingresso nos levantamentos fitodemográficos ao atingirem um DAP de 10 cm, ajudam a elevar a taxa de

recrutamento nestas áreas. Os resultados parecem indicar que indivíduos jovens de espécies de dossel e emergentes (adaptadas, no estado adulto, às condições mais secas e quentes, características de dossel), parecem ter vantagens em crescimento e sobrevivência sobre as espécies de sub-dossel. Estas últimas também aumentam o seu tamanho, propiciadas pela maior oferta de luz; mas, quanto maiores estas árvores ficam maiores também serão as suas probabilidades de morrerem.

Contudo, esta informação deve ser interpretada com cautela, pois ao verificar o recrutamento de indivíduos menores (com DAP de 1 a 10 cm), nota-se que estes crescem melhor em FC do que em FF. Provavelmente, árvores que atingiram 10 cm de DAP no período abrangido pelo estudo, já deviam estar presentes antes da fragmentação. Ao contrário dos indivíduos menores, que devem ter surgido, em sua grande maioria, após a fragmentação e apresentar, portanto, um verdadeiro reflexo da perturbação. Em resumo, além da mudança da estrutura, prevê-se uma mudança na importância relativa das espécies, ou seja, uma provável mudança na composição florística da comunidade de árvores nos fragmentos.

As espécies que vêm levando desvantagens com o processo de fragmentação vão entrar em extinção local? A projeção do crescimento populacional e o cálculo de taxa finita de crescimento ( $\lambda$ ) indicam que isto será pouco provável para as espécies selecionadas por este estudo. Afinal, o estudo enfocou o grupo das mais abundantes; em princípio, o grupo das espécies de maior sucesso competitivo dentro da comunidade. Entretanto, esta pergunta poderia ter uma outra resposta para as espécies raras, que não fizeram parte deste estudo.



O interessante do resultado da projeção futura da dinâmica populacional das espécies estudadas foi notar que a maioria delas ainda não atingiu o potencial máximo (e teórico) de resiliência diante dos efeitos trazidos pela fragmentação. O perfil da vegetação nas florestas de terra firme na Amazônia Central constitui-se em geral de quatro estratos: sub-bosque, sub-dossel, dossel e emergentes. Pelas projeções futuras, em áreas de FF, a fisionomia arbórea será análoga à encontrada em florestas contínuas atuais, porém com um estrato arbóreo a menos ou possivelmente, os estratos serão “comprimidos”. Assim, o dossel dos remanescentes florestais tenderá a ser mais baixo e as árvores emergentes serão representadas por árvores de dossel esparsas. Este novo ambiente, provavelmente propiciará um processo dinâmico mais ágil, caracterizado por um maior aporte de indivíduos que apresentarão uma taxa de crescimento maior. Os efeitos trazidos pela fragmentação florestal continuarão aumentando a probabilidade de morte de árvores maiores, limitando a recuperação de um dossel alto como hoje é observado em FC.

Trabalhos de projeção como os apresentados nesta tese teriam sido mais completos se a história natural das espécies fosse conhecida. Afinal, mesmo utilizando dados reais de sobrevivência e da transição de uma classe de tamanho a outra, este estudo não pode levar em consideração o ciclo reprodutivo e a fecundidade das espécies. Esta limitação deve ser encarada como um desafio futuro.

A segunda parte desta tese tentou, pelo menos para uma espécie, preencher a lacuna de conhecimento neste sentido, enfocando alguns aspectos do ciclo de vida inicial de *Minquartia guianensis* Aubl. – acariquara-roxa, sem perder o enfoque da fragmentação. Um dos fatores que levou à

escolha desta espécie foi verificar que a densidade de plântulas em FC foi 2,5 vezes maior do que em FF. Como o ciclo de vida desta espécie teria sido afetado em apenas 16 anos de fragmentação florestal? Portanto, o estudo enfocou nos padrões de floração e frutificação, nos fatores que influenciam o destino dos propágulos, na germinação e no estabelecimento das plântulas.

Durante a realização deste estudo, a frutificação de acariquara-roxa foi supra-anual e heterogênea, ocorreu apenas uma vez em 2001. Houve mais árvores frutificando em FF, mas a produção parece ter sido maior em FC. O destino dos propágulos foi diferente conforme o tipo de dispersão. Após a dispersão residual, 75% do total dos propágulos apodreceram. O experimento simulando uma dispersão primária mostrou que as chances de germinar aumentam quando as sementes são livres de resíduos da polpa. Portanto, a acariquara-roxa foi favorecida quando a dispersão foi realizada por aves que regurgitam sementes sem resquícios dos frutos e assim diminuem a chance de apodrecerem. O experimento de dispersão também mostrou que a presença ou ausência da árvore-mãe não interferiu no destino dos propágulos. Porém, a fragmentação aumentou a probabilidade de predação das sementes, inclusive de sementes inconspícuas em meio à serrapilheira ou enterradas. A maior predação observada nos fragmentos pode estar correlacionada com o número e a composição da comunidade de pequenos mamíferos, que agrega também espécies exóticas e visitantes ocasionais que vivem nas áreas de entorno dos fragmentos. Estudos futuros devem ser incentivados para se conhecer melhor os dispersores e os predadores desta espécie e verificar a possibilidade de ocorrer dispersão secundária.

Um total de 70% das plântulas de *Minquartia guianensis* apresentou danos causados por herbívoros. Apesar da herbivoria não ter sido diferente em FC e FF, ela ocasionou mais mortes nas plântulas dos fragmentos. Quase todas as plântulas que perderam toda a área foliar e parte do hipocótilo acabaram morrendo. Após o período mais seco do ano foi possível associar a morte das plântulas com dessecação. Para entender melhor como as alterações ambientais podem promover uma mortalidade ou crescimento das plântulas diferenciado, trabalhos ecofisiológicos deveriam ser realizados enfocando estresse hídrico e o desempenho das plantas de acariquara-roxa em diferentes ambientes de luz.

Após a dispersão na estação seca, a germinação de acariquara-roxa ocorreu na estação chuvosa, cinco a seis meses após a dispersão. Dois mecanismos de dormência foram observados para a espécie, uma dormência mecânica e uma morfológica. Fato interessante, pois, as sementes são recalcitrantes. No ambiente natural, as sementes sobrevivem à estação seca em meio da serrapilheira e completam o seu desenvolvimento morfológico.

A porcentagem de germinação e da formação das plântulas, até a expansão do primeiro par de folhas opostas, não foram afetadas pela fragmentação, mas o crescimento posterior das plântulas foi maior em FF. Contudo, o crescimento em geral foi muito reduzido após dois anos, 30% das plântulas em FC e 20% das plântulas em FF não cresceram. A maioria das plântulas, em ambos ambientes, apresentou um incremento em altura de apenas um centímetro. A simulação da projeção de crescimento mostrou uma variação de 30 a 150 anos para que estas plantas alcancem 10 cm de DAP. Estas informações podem ser úteis para uma exploração sustentável da sua madeira. De antemão, os resultados alertam que uma rotatividade de

25 a 30 anos na exploração florestal também deve ser repensada para acariquara-roxa e certamente para outras espécies que apresentam um padrão similar de crescimento.

## BIBLIOGRAFIA

- Alvarez-Buylla; E. R.; García-Barrios, C. L. & Martínez-Ramos, M. 1996. Demographic and genetic models in conservation biology: applications and perspectives for tropical rain forest tree species. *Annual Review Ecology and Systematics*. 27:387-421.
- Arosteguí-Vargas, A. & Diaz-Portocarrero, M. 1992. Propagation of promising native forest species in Jenaro Herrera. Instituto de Investigaciones de la Amazonia Peruana, Iquitos. 119p.
- Baskin, C. C. & Baskin, J. M. 1998. *Seeds: Ecology, biogeography, and evolution of dormancy and germination*. Academic Press. 666p.
- Baker, T. R.; Phillips, O. L.; Malhi, Y.; Almeida, S.; Arroyo, L.; Di Fiore, A.; Erwin, T.; Higuchi, N.; Killen, T. J.; Laurance, S. G.; Laurance, W. F.; Lewis, S. L.; Monteagudo, A.; Neill, D. A.; Núñez Vargas, P.; Pitman, N.C. A.; Silva, J. N. M.; Vásquez Martínez, R. 2004. Increasing biomass in Amazonian forest plots. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B*: 359: 353-365.
- Benítez-Malvido, J. 1995. The ecology of seedlings in Central Amazonian forest fragments. Tese de Doutorado. Universidade de Cambridge, Inglaterra. 160p.
- Benítez-Malvido, J. 1998. Impact of forest fragmentation on seedling abundance in a tropical rain forest. *Conservation Biology*. 12(2): 380-389.
- Benítez-Malvido, J. & Martínez-Ramos, M. 2003. Impact of forest fragmentation on understory plant species richness in Amazonia. *Conservation Biology*. 17(2):389-400.

- Bruna, E. M. 2002. Effects of forest fragmentation on *Heliconia acuminata* seedling recruitment in central Amazonia. *Oecologia*. 132:235-243.
- Bruna, E. M. & Kress, W. J. 2002. Habitat fragmentation and the demographic structure of an Amazonian understory herb (*Heliconia acuminata*). *Conservation Biology*. 16(5):1256-1266.
- Camargo, J. L. C. 1993. Variation in soil moisture and air vapour pressure deficit relative to tropical rain forest edges near Manaus, Brazil. Tese de mestrado. Universidade de Cambridge, Inglaterra. 77p.
- Camargo, J. L. C. & Kapos, V. 1995. Complex edges effects on soil moisture and microclimate in central Amazonian forest. *Journal of Tropical Ecology*. 11:205-211.
- Camargo, J. L. C. & Ferraz, I. D. K. 2001. Alterações no estabelecimento de *Minuartia guianensis* (Aubl.) após fragmentação florestal na Amazônia Central. Resumo no V Congresso de Ecologia do Brasil, Porto Alegre.
- Chambers, J. Q.; Higuchi, N. & Schimel, J. P. 1998. Ancient trees in Amazonian. *Nature*. 391:135-136.
- Chambers, J. Q.; van Eldik, T.; Southon, J. & Higuchi, N. 2001. The age structure in tropical forests of Central Amazonia. In Bierregaard, R. O. Jr.; Gascon, C.; Lovejoy, T. E. & Mesquita, R. (eds.). *Lessons from Amazonia: the ecology and conservation of a fragmented forest*. Yale University Press, New Haven, Connecticut, USA. 68-78p.
- Clark, D. A. 2002. Are tropical forests an important carbon sink? Reanalysis of the long-term plot data. *Ecological Applications*. 12:3-7.

- Clark, D. A. & Clark, D. B. 2001. Getting to the canopy: tree height growth in a neotropical rain forest. *Ecology*. 82(5):1460-1472.
- Connell, J. H. 1971. On the role of natural enemies in preventing competitive exclusion in some marine and in rain forest trees. In: den Boer, P. J. & Gradwell (eds.). *Dynamics of Populations*. Center for Agriculture Publishing and Documentation, Wageningen. 298-310p.
- Crawley, M. J. 1986. The structure of plant communities. In Crawley (ed.). *Plant Ecology*. Blackwell Scientific Publications, Oxford, Inglaterra, 1-50p.
- Crawley, M. J. 1993. *Methods in Ecology – GLIM for Ecologists*. Blackwell Scientific Publications. Oxford – Inglaterra. 379p.
- Della Monica, G. G.; Ferraz, I. D. K. & Varela, V. P. 2002. Avaliação da germinabilidade das sementes de *Mimosa guianensis* Aubl. após dessecação. Resumo no 53º. Congresso Nacional de Botânica. 75-76p.
- Dirzo, R. & Miranda, A. 1991. Altered patterns of herbivory and diversity in the forest understorey: a case study of the possible consequences of contemporary defaunation. In: Price, P. W.; Lewinsohn, T. M.; Fernandes, G. W. & Benson, W. W. (eds.). *Plant-Animal Interactions: Evolutionary Ecology in Tropical and Temperate Regions*. 273-287p.
- Ercelawn, A. 1997. Bukit Timah forest dynamics plot: change in tropical forest fragment. CTFIS/National Institute of Education. In: [www.si.edu](http://www.si.edu)
- Fearnside, P. M. 1987. Deforestation and international economic development projects in Brazilian Amazon. *Conservation Biology* 1:214-221.

- Fearnside, P. M. 1997. Serviços ambientais como estratégia para o desenvolvimento sustentável da Amazônia rural. In Meio Ambiente, Desenvolvimento Sustentável e Políticas Públicas. Cavalcante, C. (ed.). Editora Cortez, São Paulo, SP. 314-344p.
- Fearnside, P. M. 2000. Deforestation impacts, environmental services and the international community. In: Amazonia at the Crossroads: The Challenge of Sustainable Development, ed. A. Hall, pp 11-24, London, Inglaterra. University of London Press.
- Ferraz, G.; Russell, G. J.; Stouffer, P. C.; Bierregaard Jr., R. O.; Pimm, S. T. & Lovejoy, T. E. 2003. Rates of species loss from Amazonian forest fragments. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America. 100(24): 14069-14073.
- Ferreira, V. L. & Laurance, W. F. 1997. Effects of forest fragmentation on mortality and damage of selected trees in Central Amazonia. Conservation Biology. 11(3):797-801.
- Flores, E. M. 2002. *Minquartia guianensis* Aubl.: Olacaceae (Olax family). In Vozzo, J. A. (ed.). Tropical Tree Seed Manual. 575-578p.
- Gascon, C.; Williamson, B. & Fonseca, G. A. B. 2000. Receding forest edges and vanishing reserves. Science 288: 1356-1358.
- Guariguata, M. R.; Jesus, R. A. J. & Bryan, F. 2000. Seed removal and fate in two selectively logged lowland forests with contrasting protection levels. Conservation Biology. 14(4):1046-1054.
- Hamilton, M. B. 1999. Tropical tree gen flow and seed dispersal. Nature 401:129-130.
- Herms, D. A. & Mattson, W. J. 1992. The dilemma of plants: to grown or defend. The Quarterly Review of Biology. 67(3):283-335.



- Harper, J. L. 1977. Population biology of plants. Academic Press, New York, New York, 892 p.
- Hiepko, P. 1993. Olacaceae. In Gorts-van Rijn, A. R. A. (ed.). Flora of the Guianas. Series A: Phanerogams. Fascicle 14. Koeltz Scientific Books, Germany. 3-35.
- Howe, H. F. 1990. Seed dispersal by birds and mammals: implications for seedling demography. In Bawa, K. S. & Hadley, M. (eds.). Reproductive ecology of tropical forest plants. Unesco e The Parthenon Publishing Group, Paris, França. 191-218p.
- Hunt, R. 1990. Basic growth analysis. Unwin Hyman, London.
- INPE – Instituto Nacional de Pesquisas Espaciais. 1997. Desflorestamento 1995-1997. São José dos Campos, São Paulo, Brasil.
- INPE – Instituto Nacional de Pesquisas Espaciais. 2004. Relatório PRODES: 2002-2003 sobre desmatamento na Bacia Amazônica. São José dos Campos, São Paulo, Brasil.
- Jankowsky, J. P. 1990. Madeiras brasileiras. Caxias do Sul. Editora Speckum. 172p.
- Janzen, D. H. 1970. Herbivores and the number of tree species in tropical forest. American Naturalist. 104:501-528.
- Julliot, C. 1997. Impact of seed dispersal by red howler monkeys *Alouatta seniculus* on the seedling population in the understorey of tropical rain forest. Journal of Ecology. 85(4):431-440.
- Kapos, V. 1989. Effects of isolation on the water status of forest patches in the Brazilian Amazon. Journal of Tropical Ecology 5: 173-185.

- Kapos, V.; Wandelli, E.; Camargo J. L. C.; Ganade, G. 1997. Edge-related changes in environment and plant responses due to forest fragmentation in central Amazonia. In W. F. Laurance; R. O. Bierregaard Jr. (eds): *Tropical Forest Remnants – Ecology, management, and conservation of fragmented communities*. 33-44p.
- Kobe, R. K. 1999. Light gradient partitioning among tropical tree species through differential seedling mortality and growth. *Ecology*. 80(1):187-201.
- Laurance, W. F. 2001. Fragmentation and plant communities: synthesis and implications for landscape management. In Bierregaard, R. O. Jr.; Gascon, C.; Lovejoy, T. E. & Mesquita, R. (eds.). *Lessons from Amazonia: the ecology and conservation of a fragmented forest*. Yale University Press, New Haven, Connecticut, USA. 158-167p.
- Laurance, W. F. 2002. Hyperdynamism in fragmented habitats. *Journal of Vegetation Science*. 13: 595-602.
- Laurance, W. F. & Bierregaard, Jr., R. O. (Eds). 1997. *Tropical Forest Remnants – Ecology, Management, and Conservation of Fragmented Communities*. The University of Chicago Press. Chicago-EUA. 616p.
- Laurance, W. F.; Laurance, S. G.; Ferreira, L. V.; Rankin-de Merona, J. M; Gascon, C. & Lovejoy, T. E. 1997. Biomass collapse in Amazonian forest fragments. *Science*. 278:1117-1118.
- Laurance, W. F.; Ferreira, L. V.; Rankin-de Merona & Hutchings, R. 1998. Influence of plot shape on the estimates of tree diversity and community composition in Central Amazon. *Biotropica*. 30:662-665.

- Laurance, W. F.; Ferreira, L. V.; Rankin-de Merona, J. M. e Laurance, S. G. 1998a. Rain forest fragmentation and the dynamics of Amazonian tree communities. *Ecology* 79:110-117.
- Laurance, W. F.; Williamson, G. B.; Delamônica, P.; Laurance, S. G.; Vasconcelos, H. L.; Lovejoy, T. E. 2000. Rainforest fragmentation kills big trees. *Nature*. 404:836.
- Laurance, W. F.; Williamson, G. B.; Delamônica, P.; Oliveria, A.; Lovejoy, T. E.; Gascon, C.; Pohl, L. 2001. Effects of a strong drought on Amazonian forest fragments and edges. 2001. *Journal of Tropical Ecology*. 17:771-785.
- Laurance, W. F.; Oliveira, A. A.; Laurance, S. G.; Condit, R.; Nascimento, H. E. M.; Sanchez-Thorin, A. C.; Lovejoy, T. E.; Andrade, A.; D'Angelo, S.; Ribeiro, J. E. & Dick, C. W. 2004. Pervasive alteration of tree communities in undisturbed Amazonian forests. *Nature*. 428: 171-175.
- Laurance, W. F.; Nascimento, H. E. M.; Laurance, S. G.; Condit, R.; D'Angelo, S. & Andrade, A. 2004a. Inferred longevity of Amazonian rainforest tree based on a long-term demographic study. *Forest Ecology and Management*. 190:131-143.
- Ledoux, P. & Lobato, R. C. 1976. Investigações de bio-ecologia experimental sobre uma população de *Minquartia guianensis* Aublet (Fam. Olacaceae). *JJCA-Tropicos*. 215-225p.
- Lewis, S. L.; Phillips, O. L.; Baker, T. R.; Lloyd, J.; Malhi, Y.; Almeida, S.; Higuchi, N.; Laurance, W. F.; Neill, D. A.; Silva, J. N. M.; Terborgh, J. Torres Lezama, A.; Vasquez Martinez, R.; Brown, S.; Chave, J.; Kuebler, C.; Núñez Vargas & Vinceti, B. 2004. Concerted changes in tropical

forest structure and dynamics: evidence from 50 South American long-term plots. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B* 359:421-436.

Lorenzi, H. 1998. *Árvores brasileiras: Manual de identificação e cultivo de plantas arbóreas nativas do Brasil*. Vol. 2. Ed. Plantarum. São Paulo, SP. 368p.

Lovejoy, T. E.; Rankin, J. M.; Bierregaard, R. O. Jr.; Brown, K. S. Jr.; Emmons, L. H. & van der Voort, M. E. 1984. Ecosystem decay of Amazon forest remnants. *Extinctions*. Nitecki, M. H (ed.). University of Chicago Press, Chicago, US. 295-325p.

Malcolm, J. R. 1991. The small mammals of Amazonian forest fragments: patterns and process. Tese de doutorado. University of Florida. Gainesville, US. 159p.

Malcolm, J. R. 1997. Biomass and diversity of small mammals in Amazonian forest fragments. In W. F. Laurance; R. O. Bierregaard Jr. (eds): *Tropical Forest Remnants – Ecology, management, and conservation of fragmented communities*. 201-221p.

Marles, R. J.; Farnsworth, N. R. & Neill, D. A. 1989. Isolation of a novel cytotoxic polyacetylene from a traditional anthelmintic medicinal plant *Minquartia guianensis*. *Journal of Natural Products*. 52(2): 261-266.

Martínez-Ramos, M. & Alvarez-Buylla, E. R. 1995. Seed dispersal and patch dynamics in tropical rain forest: A demographic approach. *Ecoscience*. 2(3):233-229.

Martínez-Ramos, M. & Alvarez-Buylla, E. R. 1998. How old are tropical rain forest trees? *Trends. Plant Science*. 3:400-405.

Melo, F. P. L. & Tabarelli, M. 2003. Seed dispersal and demography of pioneer trees: the case of *Hortia arborea*. *Plant Biology*. 5:359-365.

- Mesquita, R. C. G.; Delamônica, P, & Laurance, W. F. 1999. Effect of surrounding vegetation on edge-related mortality in Amazonian forest fragments. *Biological Conservation*. 91: 129-134.
- Mesquita, R. C. G.; Ickes, K.; Ganade, G. & Willianson, G. B. 2001. Alternative successional pathways in the Amazon Basin. *Journal of Ecology*. 89:528-537.
- Nascimento, H. E. M. & Laurance, W. F. 2002. Total aboveground biomass in central Amazonian rainforests: a landscape-scale study. *Forest Ecology and Management* 168:311-321.
- Nebel, G. 2001. *Minquartia guianensis* Aubl.: use, ecology and management in forestry and agroforestry. *Forest Ecology and Management*. 150:115-124.
- Nepstad, D. C.; Veríssimo, A.; Alencar, A.; Nobre, C.; Lima, E.; Lefebvre, P.; Schlesinger, P.; Potter, C.; Moutinho, P.; Mendoza, E.; Cochrane, M. & Brooks, V. 1999. Large-scale impoverishment of Amazonian forests by logging and fire. *Nature*. 398:505-508.
- Nicrotra, A. B.; Chazdon, R. L. & Iriarte, S. V. B. 1999. Spatial heterogeneity of light and woody seedling regeneration in tropical wet forests. *Ecology*. 80(6):1908-1926.
- Oliveira, A. A. 1997. Composição, estrutura e fenologia de uma floresta de terra firme na Amazônia Central. Tese de Doutorado. USP, São Paulo. 169p.
- Oliveira, A. A. & Daly, D. C. 1999. Geografic distribution of tree species occurring in the region of Manaus, Brazil: implications for regional diversity and conservation. *Biodiversity and Conservation*. 8:1245-1259.

Oliveira, A. A. & Mori. 1999. Central Amazonia terra firme forest: high tree species richness. *Biodiversity and Conservation*. 8:1219-1244.

Phillips, O. L. & Gentry, A. H. 1994. Increasing turnover in tropical forests. *Science*. 263:954-958.

Phillips, O. L.; Malhi, Y.; Vincenti, B.; Baker, T.; Lewis, S. L.; Higuchi, N.; Laurance, W. F.; Núñez Vargas, P.; Vásquez Martínez, R.; Laurance, S.; Ferreira, L. V.; Stern, M.; Brown, S. & Grace, J. 2002. Changes in growth of tropical forests: evaluating potential biases. *Ecological Applications*. 12(2):576-587.

Phillips, O. L.; Baker, T. R.; Arroyo, L.; Higuchi, N.; Killen, T. J.; Laurance, W. F.; Lewis, S. L.; Lloyd, J.; Malhi, Y.; Monteagudo, A.; Neill, D. A.; Núñez Vargas, P.; Silva, J. N. M.; Terborgh, J.; Várquez Martínez, R.; Alexiades, M.; Almeida, S. Brown, S.; Chave, J.; Comiskey, J. A.; Czimczik, C. I.; Di Fiore, A.; Erwin, T.; Huebler, C.; Laurance, S. G.; Nascimento, H. E. M.; Olivier, J.; Palacios, W.; Patiño, S.; Pitman, N. C. A.; Quesada, C. A.; Saldias, M.; Torres Lezama, A. & Vincenti, B. 2004. Pattern and process in Amazon tree turnover, 1976-2001. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B* 359: 381-407.

Pizo, M. A. 2003. Padrão de deposição de sementes e sobrevivência de sementes e plântulas de duas espécies de Myrtaceae na Mata Atlântica. *Revista Brasileira de Botânica*. 26(3):371-377.

Rankin-de Mérona, J. M; Hutchings, R. W & Lovejoy, T. E. 1990. Tree mortality and recruitment over a five-year period in undisturbed upland rain forest of the Central Amazon. In: Gentry, A. (ed.). *Four Neotropical Rainforests*. Yale University Press, New Haven, 573-584p.

Rankin-de Mérona, J. M. & Hutchings, R. W. 2001. Deforestation impact at the edge of an Amazonian forest fragment: tree mortality, damage, and recruitment. In Bierregaard, R. O. Jr.; Gascon, C.; Lovejoy, T. E. & Mesquita, R. (eds.). *Lessons from Amazonia: the ecology and conservation of a fragmented forest*. Yale University Press, New Haven, Connecticut, USA. 107-120p.

Rasmussen, H. B.; Christensen, S. B.; Kvist, L. P.; Kharazmi, A. & Huansi, A. G. 2000. Absolute configuration and antiprotozoal activity of minquartynoic acid. *Journal of Natural Products*. 63(9):1295-1296.

Ribeiro, J. E. L. S.; Hopkins, M. J. G.; Vicentini, A.; Sothers, C. A.; Costa, M. A. S.; Brito, J. M.; Souza, M. A. D.; Martins, L. H.P.; Lohmann, L. G.; Assunção, P. A. C. L.; Pereira, E. C.; Silva, C. F.; Mesquita, M. R. & Procópio, L. C. 1999. *Flora da Reserva Ducke: Guia de identificação das plantas vasculares de uma floresta de terra-firme na Amazônia Central*. INPA-DFID. Midas Printing Ltd. China. 816p.

Rice, R. E.; Gullison R. E. e Reid, J. W. 1997. La controvertida gestión de la pluviselva tropical. *Investigación y Ciencia*. 249:118-124.

Salati, E. 1985. The climatology and hydrology of Amazonia. In *Key Environments: Amazonia*. Prance, G. T. & Lovejoy, T. E. (eds.). Pergammon Press, Oxford, Inglaterra. 18-48p.

Salazar, R. 1999. Nota técnica sobre manejo de semillas forestales. *Minquartia guianensis* Aublet. Familia: Olacaceae. CATIE. 57:1-2.

Santos, E. 1987. *Nossas madeiras*. Coleção Vismea in Labore. Vol. 7. Ed. Itatiaia. Belo Horizonte. 313p.

- Scariot, A. 2000. Seedling mortality by litterfall in Amazonian forest fragments. *Biotropica*. 32(4a): 662-669.
- Scariot, A. 2001. Effects of landscape fragmentation on palm communities. In Bierregaard, R. O. Jr.; Gascon, C.; Lovejoy, T. E. & Mesquita, R. (eds.). *Lessons from Amazonia: the ecology and conservation of a fragmented forest*. Yale University Press, New Haven, Connecticut, USA. 121-135p.
- Schultz, J. C. 1988. Plant responses induced by herbivores. *Trends in Ecology and Evolution*. 3(2):45-49.
- Sheil, D. D. & May, R. M. 1996. Mortality and recruitment rate evaluation in heterogeneous tropical forests. *Journal of Ecology*. 84:91-100.
- Silva, J. M. C. & Tabarelli, M. 2000. Tree species impoverishment and the future of flora of the Atlantic forest of Northeast Brazil. *Nature*. 404:72-74.
- Sizer, N. & Tanner, E. V. J. 1999. Responses of woody plant seedlings to edge formation in a lowland tropical rainforest, Amazonia. *Biological Conservation*. 91:135-142.
- Sleumer, H. O. 1984. *Flora Neotropica*. Monograph Number 38: Olacaceae. Luteyn, J. L. (ed.). The New York Botanical Garden, New York. 1-43p.
- Souza, M. A. S. M.; Varela, V. P. & Ferraz, I. D. K. 2002. Efeito da temperatura na germinação de sementes de mogno (*Swietenia macrophylla* King.) e acariquara (*Minquartia guianensis* Aubl.). Resumos do XI Jornada de Iniciação Científica do PIBIC/INPA. Manaus/AM. 198-199p.



- van Roosmalen, M. G. M. 1985. Fruits of the Guianian Flora – Utrecht: Institute of Systematic Botany; Utrecht University; Wageningen: Silviculture Department of Wageningen Agricultura University. 483p.
- Vieira, G. 1996. Gap dynamics in managed Amazonian forest: structural and ecophysiological aspects. Tese de doutorado. Universidade de Oxford, Inglaterra. 162p.
- Uhl, C.; Barreto, P.; Veríssimo, A.; Vidal, E.; Amaral, P.; Barros, A. C.; Souza Jr., C.; Johns, J. and Gerwing, J. 1997. Natural resource management in the Brazilian Amazon – an integrated research approach. *BioScience* 47(3):160-168.
- Wandelli, E. V. 1990. Respostas ecofisiológicas da palmeira de sub-bosque *Astrocaryum sociale* Barb. Rodr. às mudanças ambientais resultantes do efeito de borda de floresta. Tese de Mestrado. INPA/UA, Manaus, Brasil. 146p.
- Watkinson, A. R. 1986. Plant population dynamics. In Crawley (ed.). *Plant Ecology*. Blackwell Scientific Publications, Oxford, Inglaterra, 137-184p.
- Webb, C. O. & Peart, D. R. 2001. High seed dispersal rates in faunally intact tropical rain forest: theoretical and conservation implications. *Ecology Letters*. 4:491-499.
- Williams-Linera, G. 1990. Vegetation structure and environmental conditions of forest edges in Panama. *Journal of Ecology* 78: 356-373.
- Williamson, G. B.; Laurance, W. F.; Oliveira, A. A.; Delamônica, P.; Gascon, C.; Lovejoy, T. E. & Pohl, L. 2000. Amazonian tree mortality during the 1997 El Niño drought. *Conservation Biology*. 14(5):1538-1542.

Willson, M. F. & Whelan, C. J. 1990. Variation in postdispersal survival of vertebrate-dispersed seeds: effects of density, habitat, location, season, and species. *Oikos*. 57:191-198.