

## Capítulo 2

# Dinâmica populacional e demografia de castanheiras nativas

*Anderson Vasconcelos Firmino; Lúcia Helena de Oliveira Wadt; Érica de Souza Módena; Patrícia da Costa; Uilian Costa de Araújo; Marcelino Carneiro Guedes*

## Introdução

A castanheira-da-amazônia (*Bertholletia excelsa*), espécie hiperdominante e símbolo de conservação da Amazônia (Ortiz, 2002; Guariguata et al., 2017), desempenha papel fundamental na ecologia, na ciclagem de nutrientes e na prestação de serviços ecossistêmicos, como a manutenção do clima e o armazenamento de elevada quantidade de carbono (Fauset et al., 2015; Thomas et al., 2018; Tourne et al., 2019). Além disso, as amêndoas de seus frutos, conhecidas mundialmente como Brazil nut, são um dos produtos florestais não madeireiros mais importantes da floresta amazônica, sendo extraídas quase exclusivamente de castanhais nativos (Mori, 1992; Wadt et al., 2008).

A castanha-da-amazônia vem sendo colhida por povos indígenas há milhares de anos e a sua comercialização é uma importante fonte de renda para famílias moradoras nos interiores da Amazônia brasileira boliviana e peruana (Escobal; Aldana, 2003; Duchelle et al., 2012). A sua importância econômica tem motivado a realização de um número crescente de estudos nas últimas décadas, a fim de aumentar sua produção comercial bem como garantir a sustentabilidade da extração do fruto a longo prazo (Peres; Baider, 1997; Zuidema; Boot, 2002; Wadt et al., 2005; Scoles, 2011; Ribeiro et al., 2014). A segurança de que o extrativismo da castanha-da-amazônia é uma atividade sustentável passa, necessariamente, pela análise da dinâmica populacional das castanheiras.

O conhecimento sobre a história de vida, a demografia e a dinâmica do crescimento da castanheira-da-amazônia em florestas nativas é importante para o entendimento

da ecologia da espécie e para a definição de práticas de manejo sustentáveis. Não só a sustentabilidade ambiental, mas também a própria sustentabilidade produtiva e econômica, depende da dinâmica populacional, já que o envelhecimento dos castanhais afeta negativamente a capacidade de produção da espécie. O potencial produtivo também é afetado pela dificuldade de estabelecimento de novas castanheiras nos castanhais antigos inseridos na floresta madura, muito densa e sombreada, uma vez que a castanheira necessita de clareiras grandes para se estabelecer (Myers et al., 2000).

Estudos que avaliam a regeneração e o estabelecimento de plântulas, as taxas de crescimento populacional e a produção de frutos das castanheiras em ambientes com diferentes estágios de sucessão florestal são importantes para o conhecimento da distribuição espacial e seleção de micro-habitat mais adequado para a germinação e o desenvolvimento de plântulas, considerados como os estágios mais vulneráveis do ciclo de vida das plantas, embora a castanheira seja bem resiliente e adaptada para ter uma baixa taxa de regeneração. Esses aspectos demográficos refletem não somente a produção de sementes, mas também os componentes que afetam sua dispersão e a sobrevivência das plântulas (Harper, 1977; Harcombe, 1987).

O micro-habitat mais favorável para o estabelecimento de árvores depende da autoecologia da espécie e das interações com o ambiente, que pode variar ao longo de gradientes, como do interior florestal às áreas mais abertas, tipo pastagens e plantações (Meiners et al., 2002). A disponibilidade de luz, temperatura, umidade, nutrientes no solo, altura e composição da serrapilheira (Camargo; Kapos, 1995; Vasconcelos; Luizão, 2004; Norden et al., 2009), bem como a abundância e a composição de predadores de sementes e herbívoros (Benítez-Malvido; Lemus-Albor, 2005) e tamanho da borda (Benítez-Malvido, 1998; Benítez-Malvido; Martinez-Ramos, 2003), são fatores que variam ao longo desse gradiente.

A disponibilidade de luz tem sido considerada como um dos principais fatores, entre esses acima citados, que afetam o recrutamento e a distribuição espacial de plantas (Kobe, 1999; Bloor; Grubb, 2003; Baraloto et al., 2005; Flores et al., 2006). A regeneração de espécies arbóreas intolerantes à sombra é facilitada em locais mais abertos ao longo desse gradiente ambiental, como a borda dos fragmentos (Kobe, 1999; Guariguata, 2000; Balderrama; Chazdon, 2005; Uriarte et al., 2005). Assim, a avaliação dos habitat mais favoráveis para o recrutamento de plântulas pode fornecer informações estratégicas para o manejo de espécies no seu ambiente natural. No caso da castanheira, o que se tem observado é que

a radiação solar é um dos principais fatores relacionados ao sucesso da espécie durante seu ciclo de vida.

A castanheira-da-amazônia é considerada uma espécie exigente em luz, embora tolerante à sombra, seu estabelecimento depende de níveis moderados de radiação, como aqueles observados em grandes clareiras no interior dos remanescentes florestais (Myers et al., 2000; Moll-Rocek et al., 2014; Souza et al., 2017). A maior disponibilidade de luz solar também pode ser encontrada nas áreas de agricultura itinerante em início de sucessão, onde se observa maior atividade de dispersão e regeneração de castanheiras, desde que existam matrizes próximas (Paiva et al., 2011; Cotta et al., 2008).

Na Amazônia brasileira, desde as populações pré-colombianas, é realizada uma agricultura itinerante, cujo preparo de área baseia-se no corte e na queima da vegetação. Nesse sistema, pequenas áreas são desmatadas pela população agroextrativista, principalmente para plantação de mandioca e produção de farinha, a base alimentar dessas famílias. Normalmente, é realizado o plantio do roçado de forma tradicional, com mão de obra familiar, para produzir também outros alimentos utilizados para a subsistência, como milho, macaxeira, abóbora e batata doce. A presença desses alimentos é um atrativo para os principais dispersores das sementes da castanha, como as cutiaras (*Myoprocta* spp.) e as cutias (*Dasyprocta* spp.), que, após abrirem os ouriços (frutos da castanheira), enterram parte das sementes intactas (Forget, 1990; Peres; Baider, 1997; Smythe, 1978). Havendo castanheiras adultas próximas, portanto, as áreas de roçado, assim como as capoeiras de origem natural, são microssítios favoráveis para o recrutamento da castanheira-da-amazônia.

Nesse sistema agrícola tradicional, as áreas abertas para implantação do roçado são utilizadas apenas por alguns anos e depois são abandonadas, dando início a um processo natural de regeneração florestal e formação de capoeiras, que são novamente utilizadas após determinado período de pousio. Diversos estudos têm mostrado que essas áreas abertas oriundas da agricultura itinerante são fundamentais para o estabelecimento das castanheiras, implicando uma renovação nos castanhais e na manutenção da sua capacidade produtiva (Cotta et al., 2008; Paiva et al., 2011; Guedes et al., 2014; Bongioiolo et al., 2020). O mesmo também ocorre em áreas de florestas submetidas ao manejo madeireiro, onde a abertura de grandes clareiras pode favorecer o recrutamento de novos indivíduos e contribuir para o rejuvenescimento dos castanhais (Tonini; Baldoni, 2019).

Para o melhor entendimento da relação demográfica e dinâmica populacional de uma espécie, é preciso entender como os fatores do ecossistema, inclusive as alterações provocadas pelas ações antrópicas, estão associados à dinâmica de crescimento da espécie (Serrano, 2005). O entendimento de que a estabilidade ecológica da espécie depende de distúrbios intermediários, em equilíbrio dinâmico com alterações nos ecossistemas naturais, é importante na busca pela sustentabilidade da atividade extrativista. Também é necessário considerar o longo ciclo de vida da castanheira, que pode produzir sementes por vários séculos, o que confere certa garantia de manutenção da população mesmo sob intensa exploração (Zuidema, 2003). Finalmente, há que se levar em consideração que as castanheiras mais velhas apresentam menor capacidade produtiva e de crescimento (Staudhammer et al., 2013), uma vez que o envelhecimento dos castanhais nativos da Amazônia compromete a produtividade da região.

Dessa forma, este capítulo foi construído a partir do entendimento de que a castanha-da-amazônia é uma espécie arbórea heliófita, cuja dinâmica e demografia podem ser favorecidas em áreas abertas utilizadas para agricultura itinerante, pela criação de ambientes de renovação florestal durante o início de sucessão. Assim, para avançar na renovação dos castanhais e no aumento da produção de castanha a partir do manejo dos castanhais, torna-se necessário promover o recrutamento e a sobrevivência de indivíduos jovens da sua população. Nesse contexto, este capítulo visa discutir aspectos demográficos da castanheira, de modo a considerar a variação geográfica regional e com foco na comparação entre castanhais nativos antigos na região amazônica e aqueles em formação nas áreas da agricultura itinerante.

## Crescimento diamétrico em diferentes ambientes e regiões da Amazônia

O crescimento em diâmetro da castanheira varia em função de distintos ambientes, da estação do ano e da fase do ciclo de vida (Cotta et al., 2008; Staudhammer et al., 2013; Schögart et al., 2015). As variações no crescimento irão influenciar o ingresso das castanheiras nas classes diamétricas, o que gera diferenciadas relações entre classes etárias (jovens/adultos) nas variadas situações e em ambientes diversos. Assim, além das esperadas variações devido a idade, características geográficas e ambientais, o desenvolvimento também pode variar em função da competição intraespecífica e em função do tipo de formação florestal (floresta madura ou

floresta secundária), ou do tipo de plantio florestal (monocultivos ou consórcios). Dessa forma, embora exista certa correlação, o diâmetro de uma castanheira não representa, necessariamente, uma medida de sua idade.

### **Castanheiras na floresta madura**

Normalmente, os castanhais da porção norte da Amazônia, são os mais agregados e apresentam maiores densidades. Apenas o Acre e Rondônia, situados na parte mais ocidental da Amazônia brasileira, são formados por castanhais com as menores densidades de castanheiras, como pode ser observado na Tabela 1.

A castanheira ocorre em florestas naturais presentes em todos os estados da região Norte do Brasil e em outros países da América do Sul, e pode ser encontrada aglomerada (em castanhais) ou dispersa em extensas florestas, com distribuição aleatória. Em relação à competição intraespecífica, nos castanhais em floresta madura, no geral, o crescimento em diâmetro não apresenta nenhum padrão claro de relação com a densidade, nem com a porcentagem de jovens. Essa ausência de padrões relacionados ao desenvolvimento radial das castanheiras em nível de população pode ser um indicativo de que fatores individuais das árvores podem ser mais importantes na determinação desse crescimento. Assim, a modelagem do crescimento em nível de castanheira individual, relacionando este a fatores preditores como idade de cada castanheira e atributos da copa, pode ser mais adequada para analisar sua dinâmica de crescimento.

Um desses fatores relacionados à copa que pode afetar o crescimento diamétrico da castanheira é sua posição sociológica, que tem relação com seu estágio reprodutivo. Indivíduos suprimidos sob o dossel da floresta, cujas copas não recebem luz direta, normalmente são jovens não reprodutivos e acumulam cerca de dez vezes menos área basal do que castanheiras emergentes, conforme demonstrado por Staudhammer et al. (2013). Esses mesmos autores relataram que, nas castanheiras produtivas que ainda estão competindo por luz com o dossel da floresta, pode haver uma relação negativa entre o crescimento radial e a produção de frutos.

De maneira geral, o crescimento diamétrico das castanheiras em floresta madura é menor que 1 cm por ano. O maior crescimento ocorre no período mais chuvoso, tendo em vista que as castanheiras praticamente paralisam seu desenvolvimento em área basal no período seco (Staudhammer et al., 2013).

**Tabela 1.** Densidade (D), crescimento diamétrico (CC) e relação da estrutura etária com porcentagem de castanheiras jovens<sup>1</sup> localizadas em castanhais de floresta madura na região amazônica.

Região	DAP de inclusão (cm)	Média dos DAPs (cm)	DAP máx. (cm)	D (cast. ha <sup>-1</sup> )	Jovens <sup>1</sup> (%)	CC (mm ano <sup>-1</sup> )	Fonte
Marabá, Pará, Brasil	-	131,0	-	1,3	24 <sup>1</sup>	-	Salomão (1991)
Área Indígena Kayapó-PA, Brasil	10	82	323	4,8	43	-	Peres e Baider (1997)
Cajari, Amapá, Brasil	10	92,1	280,1	6,8	1,5	-	Baider (2000)
Forest Reserve El Tigre, Bolívia	5	107,0	190	1,7	6 <sup>1</sup>	-	Zuidema e Boot (2002)
Forest Reserve, El Sena, Bolívia	5	126,9	267	-	13 <sup>1</sup>	-	Zuidema e Boot (2002)
Resex Chico Mendes, Acre, Brasil	10	86,1-88,4	207	1,4-2,7	25 <sup>2</sup>	-	Wadt et al. (2005); Neves et al. (2016)
Pindamonhangaba, Acre, Brasil	10	72,0	-	2,2	-	-	Wadt et al. (2008)
Martins, Cajari, Amapá, Brasil	10	108,6	286,5	11	19 <sup>2</sup>	-	Paiva (2009)
Marinho, Cajari, Amapá, Brasil	10	-	-	3,2	24 <sup>2</sup>	-	Paiva (2009)
Marinho, Cajari, Amapá, Brasil	10	85,6	254,6	6,1	43 <sup>2</sup>	-	Paiva (2009)
Capanã Grande, Amazonas, Brasil	-	73,0	-	12,5	18 <sup>1</sup>	-	Scoles e Gribel (2011)
Trombetas River, Pará, Brasil	-	128,0	-	6,8	7 <sup>1</sup>	-	Scoles e Gribel (2012)
Resex Chico Mendes, Acre, Brasil	10	86,1	194,0	1,35	28	-	Staudhammer et al. (2013)
São João Baliza, Roraima, Brasil	10	65,9	-	3,7	34 <sup>2</sup>	-	Tonini et al. (2014)
Caracará (Itã), Roraima, Brasil	10	82,7	-	13,5	23 <sup>2</sup>	-	Tonini et al. (2014)
Cujubim, Roraima, Brasil	10	118,8	-	6,5	5 <sup>2</sup>	-	Tonini et al. (2014)
Caxuanã, Pará, Brasil	10	64,9	-	25,0	54 <sup>2</sup>	-	Sousa et al. (2014)
Resex Cajari, Amapá, Brasil	10	111,6	280	7,0	21 <sup>2</sup>	-	Guedes et al., 2014
Trombetas River, Pará, Brasil	-	109,0	145	-	-	3,6	Schögart et al. (2015)

Continua...

Tabela 1. Continuação.

Região	DAP de inclusão (cm)	Média dos DAPs (cm)	DAP máx. (cm)	D (cast. ha <sup>-1</sup> )	Jovens <sup>1</sup> (%)	CC (mm ano <sup>-1</sup> )	Fonte
Purus, Amazonas, Brasil	-	122,9	185	-	-	4,7	Schögart et al. (2015)
Oriximiná, Pará, Brasil	10	159,0	308	2,0	5 <sup>1</sup>	-	Scoles et al. (2016)
Manaus, Amazonas, Brasil	-	97,8	-	3,2	-	-	Andrade et al. (2019)
P1, Itá, Caracaráí, Roraima, Brasil	10	79,2	182,6	13,0	27 <sup>2</sup>	4,4	Rede Kamukaia
P2, Itá, Caracaráí, Roraima, Brasil	10	94,5	179,9	13,3	19 <sup>2</sup>	4,8	Rede Kamukaia
P1, Cujubim, Caracaráí, Roraima, Brasil	10	120,1	252,0	5,9	4 <sup>2</sup>	4,0	Rede Kamukaia
P2, Cujubim, Caracaráí, Roraima, Brasil	10	116,3	178,3	6,4	2 <sup>2</sup>	9,0	Rede Kamukaia
Cajari – Cláudio, Amapá, Brasil	10	108,6	286,5	10,5	14 <sup>2</sup>	5,0	Rede Kamukaia
Cajari – Natanael, Amapá, Brasil	10	85,6	254,6	7,0	42 <sup>2</sup>	9,9	Rede Kamukaia
Cajari – K7, Amapá, Brasil	10	119,4	223,4	16,3	8 <sup>2</sup>	4,9	Rede Kamukaia
Brasiléia, Filipinas, Acre, Brasil	10	84,9	201,1	1,5	16 <sup>2</sup>	6,6	Rede Kamukaia
Xapuri, Cachoeira, Acre, Brasil	10	91,8	226,0	2,5	23 <sup>2</sup>	6,6	Rede Kamukaia

Notas: <sup>1</sup> 10 cm ≤ DAP < 40 cm.<sup>2</sup> 10 cm ≤ DAP < 50 cm.

O crescimento diamétrico resulta na formação de anéis anuais de crescimento, conforme demonstrado por Schögart et al. (2015), o que permite estudos de dendrocronologia para estabelecer a idade das árvores. Com a dendrocronologia pode ser realizado o monitoramento da dinâmica de desenvolvimento e reconstrução de curvas de crescimento da espécie em ambientes naturais, por meio da verificação da influência de fatores como anos de seca bem como a incidência de fogo.

A porcentagem de castanheiras jovens ( $10 \text{ cm} < \text{DAP} < 40 \text{ cm}$  ou  $50 \text{ cm}$ ) descritas na Tabela 1 variou de 5% a 54%. Verifica-se que em vários locais essa porcentagem é baixa, o que indica dificuldades de recrutamento e envelhecimento dos castanhais. No entanto, em alguns castanhais a porcentagem de castanheiras novas na floresta madura chega a mais de 30%, em locais onde as médias dos diâmetros são as mais baixas, o que evidencia que são castanhais mais recentes, que podem ser oriundos do manejo agroextrativista, o qual favoreceu a regeneração e o estabelecimento das castanheiras. Contudo, é necessária mais cautela antes de assumir uma relação direta entre DAP e idade, pois podem existir castanheiras com mesmo diâmetro e diferentes idades cronológicas. Essas relações serão mais bem discutidas no item 3 deste capítulo, sobre a maturidade reprodutiva das castanheiras.

### **Castanheiras em floresta secundária (capoeira)**

As florestas secundárias, conhecidas popularmente como capoeiras, representam vegetação que se desenvolve após o corte de uma floresta madura ou de outra capoeira (Neves et al., 2015). Estudos demonstram que em castanhais nativos onde há atividade antrópica, nas capoeiras resultantes de cultivo itinerante, há um maior número de indivíduos regenerantes da espécie em relação às áreas dentro da floresta madura (Wadt et al., 2005; Cotta et al., 2008; Paiva et al., 2011; Guedes et al., 2014). Esse fato é importante para a dinâmica demográfica da espécie, pois as evidências encontradas nesses estudos apontam para interações positivas entre o extrativismo da castanha e a agricultura de corte e queima. No entanto, poucos são os estudos (Tabela 2) que avaliaram aspectos demográficos da castanheira em florestas secundárias nos estágios mais iniciais de sucessão, como as capoeiras. Portanto, ainda são necessários mais trabalhos, em diferentes regiões da Amazônia, para comprovar em definitivo que existe um padrão de favorecimento da dinâmica populacional das castanheiras em áreas mais abertas em início de sucessão.

**Tabela 2.** Densidade, estrutura etária e desenvolvimento diamétrico (D) e em altura (HT), crescimento diamétrico (CC), de castanheiras localizadas em capoeiras oriundas da agricultura itinerante e em plantios na região amazônica brasileira. Regenerantes = plântulas + varetas (DAP < 10 cm). Plântulas (< 1,5 m de altura); varetas ( $\geq$  1,5 m de altura e < que 10 cm de DAP); jovens ( $10 \leq$  DAP < 50 cm); e adultos (> 50 cm de DAP). Na avaliação de regenerantes (DAP < 10 cm), foi medido o diâmetro na base do solo – DAS.

Localidade	DAP de inclusão (cm)	Média D (cm) e HT (m)	DAP (cm) e HT máximo (m)	Densidade geral (cast. ha <sup>-1</sup> )	Regenerantes/jovens (%)	CC radial ou HT (mm ano <sup>-1</sup> )	Fonte
Floresta Nacional Saracá-Taquera, Oriximiná-PA	1	D=19,4 HT=14,7	D=61,6 HT=28	24,8	- /60	CC=22,6 HT=0,77	Salomão (2006) – plantio, RAD
Filipinas-AC	10	-	-	12,7	-	-	Cotta et al. (2008)
Mazagão-AP	1	D=0,36 HT=1,39	D=2,89 HT=5,90	82,0	100 / 0	CC=5,7 HT=421	Paiva e Guedes (2008); Neves (2010)
Resex Cajari-AP	-	D=10,5 HT=5,85	D=67,5 HT=35	33,0	65 / 33	-	Paiva et al. (2011)
Resex Cajari-AP	1	D=18,8 HT=11,49	D=157,9 HT=45	11,0	45 / 50	CC=10,8	Guedes et al. (2014)
Cachoeira-AC	-	-	-	11,8	8,73 / 3,30	-	Bongiolo et al. (2020)

A densidade de indivíduos jovens de castanheiras tem uma relação positiva, crescente e linear com o número de ciclos de cultivo e pousio da agricultura itinerante (Paiva et al., 2011). Ou seja, quanto mais vezes se coloca roça em um determinado local, após períodos de pousio em que a capoeira cresce novamente, mais haverá regenerantes de castanheiras, pois o efeito é acumulativo. Aquelas castanheiras existentes na capoeira que foram cortadas e queimadas rebrotam durante a fase de cultivo, e novos frutos são levados bem como sementes enterradas pelas cutias durante as sequências de pousio/cultivo.

A cutia é o principal dispersor da castanheira e um dos poucos animais que conseguem abrir seu duro fruto para retirar as sementes. Ela consome parte das amêndoas até se saciar e depois enterra o restante para se alimentar durante períodos de escassez. No entanto, ela não consegue achar todas as castanhas

enterradas e se torna, assim, uma verdadeira plantadora de castanheiras. Nas roças, as cutias encontram outros alimentos, como macaxeira e abóbora, além do fato de que elas ficam mais protegidas na vegetação fechada da capoeira, o que faz que elas frequentem mais esses típicos ambientes da agricultura itinerante (Silvius; Fragoso, 2003) e para lá carreguem maior quantidade de frutos. Em um estudo realizado em capoeiras do Alto Cajari-AP, que totalizou 58,5 ha, foram encontradas 636 castanheiras, sendo 95% de regenerantes e jovens, com média de diâmetro de 18,8 cm, o que confirma o elevado potencial de regeneração nessas áreas de agricultura itinerante (Guedes et al., 2014).

Além de haver maior abundância de castanheiras jovens nas áreas de roça e capoeira, evidenciando que esses ambientes são favoráveis para o estabelecimento dos castanhais, nas áreas de agricultura itinerante o desenvolvimento (crescimento) de castanheiras jovens é maior do que dentro da floresta (Cotta et al., 2008; Batista et al., 2019). Nessas áreas há maior incidência de radiação solar e as árvores que não são cortadas ou queimadas podem ser beneficiadas pelos cuidados com os cultivos agrícolas, como os tratamentos culturais e a fertilidade residual propiciada pela cinza.

Em estudo em que foram monitoradas 131 regenerantes de castanheiras em capoeiras, no sul do Amapá, ao longo de três anos, os indivíduos apresentaram incremento médio anual de 42,1 cm em altura, com valor mínimo de 0,0 cm e máximo de 370 cm. O incremento médio do diâmetro foi de 5,7 mm, com variação de 0,1 a 25,2 mm. O incremento em altura dos regenerantes de castanheiras apresentou relação linear positiva com a densidade aparente do solo, mas não foi afetado pelo porte da capoeira (alto ou baixo). Isso mostra que as castanheiras se adaptam bem a solos compactados e áreas antropizadas, podendo, inclusive, ser utilizadas para recuperação de áreas degradadas (Salomão, 2006; Neves, 2010).

### **Idade e modelos de crescimento**

Modelos de crescimento e de idade das árvores podem ser obtidos por meio de estudos dendrocronológicos. Esses estudos também são promissores para investigar as mudanças no ambiente em florestas tropicais, uma vez que fornecem informações sobre as condições ambientais locais no passado. Além disso, os padrões de estabelecimento das plântulas, bem como mudanças abruptas no ritmo de crescimento das árvores, podem ser evidenciados pela dendrocronologia. A base para aplicação da dendrocronologia é a formação de anéis anuais de

crescimento, em função de períodos climáticos diferenciados ao longo do ano, que favorecem ou retardam o desenvolvimento dos tecidos que levam ao crescimento da circunferência da árvore.

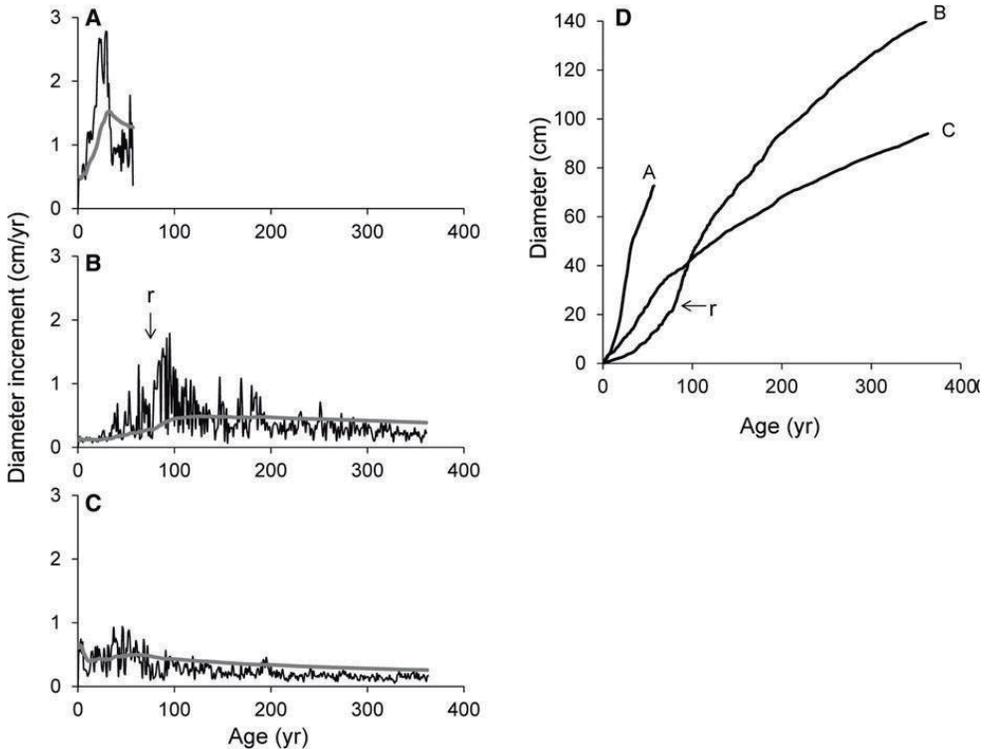
Em espécies que marcam no seu lenho anéis anuais, como é o caso da castanheira-da-amazônia, é possível avaliar os círculos formados anualmente e obter informações sobre o crescimento e a idade dessas árvores. A Tabela 3 traz uma listagem dos poucos estudos publicados que avaliaram a idade das castanheiras a partir dos anéis de crescimento.

**Tabela 3.** Idade de castanheiras e incremento diamétrico médio, estimados por meio da dendrocronologia, em castanheiras nativas da região amazônica.

Região	DAP médio (cm)	Tamanho amostral (n)	Incremento (mm/ano)	Idade	Ano	Fonte
Bolívia, Riberalta	-	12	4.9	427	2006	Brienen e Zuidema (2006)
Trombetas River, Pará, Brasil	109,0	21	3,65	301	2015	Schögart et al. (2015)
Purus, Amazonas, Brasil	122,9	20	4,7	234	2015	Schögart et al. (2015)
Manaus, Amazonas, Brasil (plantio)	71,5	2	13,01	54	2015	Schögart et al. (2015)
Lago Purupuru, Manaus, Brasil	97,8	67	-	412	2019	Andrade et al. (2019)

Nos estudos conduzidos por Brienen e Zuidema (2006), que avaliaram padrões de crescimento de árvores da floresta tropical boliviana, por meio da análise de anéis de crescimento, foi registrada a idade máxima de 427 anos para uma castanheira. O estudo constatou que a espécie apresentou um padrão de crescimento em diâmetro constante ao longo dos anos e que árvores com 60 cm de diâmetro apresentavam mais de 150 anos. No entanto, Schögart et al. (2015), ao trabalharem com idade e padrões de crescimento da castanheira na Amazônia brasileira, encontraram resultados e curvas de crescimento não lineares. Esses autores analisaram castanheiras oriundas de diferentes regiões: Manaus (plantio), Trombetas, município de Oriximina-PA e Purus, município de Anori-AM, registrando idades de 54, 208-401 e 77-371 anos, respectivamente. Assim, fica evidente, em

relação aos padrões de crescimento de castanheiras individuais, que pode haver uma variação em função de diferentes locais da Amazônia brasileira (Figura 1).



**Figura 1.** Taxas de incremento do diâmetro ao longo da vida de três árvores individuais de *Bertholletia excelsa* em uma plantação (A), no Purus (B) e no Trombetas (C). Curvas de crescimento cumulativo das três castanheiras (D), “r” indica um evento de liberação, no local Purus.

Fonte: Schögart et al. (2015).

As castanheiras são consideradas importantes elementos da ecologia histórica da Amazônia, pois guardam em seu lenho importantes marcas de eventos ocorridos no passado, durante séculos de desenvolvimento. Os castanhais são relatados como ilhas de manejo agroecológico ancestral dos povos originários da Amazônia brasileira (Shepard Junior; Ramirez, 2011; Robinson et al., 2018), as quais evidenciam a importância da conservação pelo uso para proteção desse território. A avaliação da idade das castanheiras, assim como a distribuição de sua abundância na Amazônia oriental, reforça a ideia de que a espécie vem sendo manejada há séculos pelos

indígenas e caboclos dessa região. O aumento desproporcional na distribuição e abundância de determinadas espécies úteis, como a castanheira, associadas a sítios arqueológicos, denota a intervenção de sociedades pré-colombianas (Magalhães, 2007; Parssinem et al., 2020), que manejavam a floresta para favorecer o crescimento e o aumento da quantidade das espécies que eles utilizavam.

Outro estudo que avaliou anéis de crescimento de castanheiras como um registro vivo de distúrbios humanos históricos na região central da Amazônia (Andrade et al., 2019) combinou os resultados da dendrocronologia com modelos de estimativa de idade. Os autores conseguiram dividir a estrutura de idade do castanhal em dois grupos distintos: i) as 41 árvores mais velhas, com idades que variam de 198 a 412 anos; e ii) as 43 árvores mais jovens, com idades entre 27 e 176 anos. Isso sugere que o recrutamento de castanheiras está associado às ações das sociedades humanas pré ou pós-coloniais e que a formação dos castanhais mais jovens coincide com a ocupação dos caboclos, que mantêm até hoje práticas agrícolas indígenas de corte e queima, após o colapso das sociedades indígenas em toda a Amazônia Central. Esse novo ciclo de recrutamento de castanheiras já foi favorecido e também relacionado a padrões recentes e atuais de coleta de castanha e de extração florestal, o que confirma a associação positiva entre abundância de castanheiras e a presença humana.

A avaliação da idade das castanheiras também é importante para entender sua maturidade fisiológica e reprodutiva; pode ser relacionada com sua estrutura diamétrica e com o potencial produtivo. Uma pergunta importante que precisamos responder, pois tem implicações diretas sobre o entendimento das causas na queda da produção de frutos observada nos anos recentes e na necessidade de renovação dos castanhais, é: em quais idades uma castanheira começa a produzir e atinge o máximo da produção? Aqui, novamente, torna-se necessária uma abordagem diferenciada entre a castanheira situada em florestas maduras ou em capoeiras no início da sucessão, pois o desenvolvimento e o estabelecimento das castanheiras são diferenciados em cada um desses ambientes, conforme demonstrado anteriormente. Com isso, pode ocorrer que árvores com o mesmo diâmetro possam ter idades bem diferentes, o que torna necessário avaliar o grau de correlação entre os três fatores (produção, idade e diâmetro) aparentemente interligados, para cada ambiente. Como exemplo, no trabalho de Vieira et al. (2005) com datação de carbono, foram datadas três castanheiras, com o seguinte resultado: DAP = 45,2 cm e idade de 840 anos; DAP = 101 cm e idade de 996 anos; e DAP = 129,5 cm e idade de 668 anos.

## Maturidade em diferentes tipos de ambientes

Em estudos que tratam da relação entre a idade e a estrutura populacional de um castanhal, normalmente o principal interesse é analisar a densidade de castanheiras com maturidade reprodutiva e aquelas ainda não reprodutivas – jovens (Neves et al., 2016). Nas florestas maduras, a renovação dos castanhais é deficitária e muito mais lenta, assim como o tempo necessário para as castanheiras começarem a produzir. Em estudo demográfico realizado com a castanheira, em dois locais de floresta tropical úmida primária no norte da Amazônia boliviana, as estimativas de idade revelaram que a idade na primeira reprodução (DAP > 60 cm) chega a mais de 120 anos e a idade na última categoria (DAP > 160 cm) é quase 300 anos (Zuidema; Boot, 2002). Outro estudo sobre a dinâmica populacional de castanhais nativos, realizado no Acre (Bertwell et al., 2018), estimou em 167 e 83 anos para início da reprodução em dois castanhais distintos. Em ambos os estudos, os modelos populacionais foram construídos a partir de matriz de transição e as taxas de crescimento populacional ( $\lambda$ ) foram próximas a um, o que indica que as populações estudadas se encontram estáveis e que as castanheiras são mais sensíveis à persistência em uma determinada categoria de tamanho, com baixa probabilidade de renovação. Outro trabalho que fez uma classificação ontogenética das castanheiras em florestas maduras, estudando seu desenvolvimento ao longo de cada etapa de vida, evidenciou que castanheiras reprodutivas seriam aquelas com DAP > 50 cm, as quais precisariam de mais de um século para atingir tal porte e capacidade (Wadt et al., 2005). A modelagem do crescimento em diâmetro *versus* a produção de frutos em castanheiras da Resex Chico Mendes, no Acre (Staudhammer et al., 2013), evidenciou que a incidência de luz foi mais crítica na fase juvenil, uma vez que castanheiras suprimidas (100% jovens) cresceram, em diâmetro, dez vezes mais devagar do que aquelas em posição dominante e codominante. Além disso, poucas árvores jovens foram reprodutivas, e estas foram mais lentas no crescimento em diâmetro que as demais jovens, investindo os recursos no crescimento em altura. O estudo revelou compensações entre crescimento e reprodução durante os estágios iniciais da vida da castanheira, tendo em vista que essa relação diminui e até desaparece à medida que a castanheira aumenta em tamanho e maturidade.

Nas florestas maduras, desde que com condições ótimas de iluminação e adequadamente tratadas, as castanheiras tendem a atingir maturidade reprodutiva ainda novas (Staudhammer et al., 2013). Há registros de castanheiras que iniciam a produção com 8 anos após manejo da regeneração natural (Guedes et al., 2014),

assim como em área plantada no campo experimental da Embrapa, e de indivíduos com 14 anos que produzem flores e frutos em áreas bem iluminadas (Salomão, 2009).

Em áreas abertas, em início de sucessão da agricultura itinerante, a castanheira pode se tornar produtiva em uma idade muito inferior àquela dentro da floresta (Figura 2A). Nessas capoeiras, não há limitação de radiação solar para as castanheiras, o que favorece seu desenvolvimento e estabelecimento (Figura 2B).

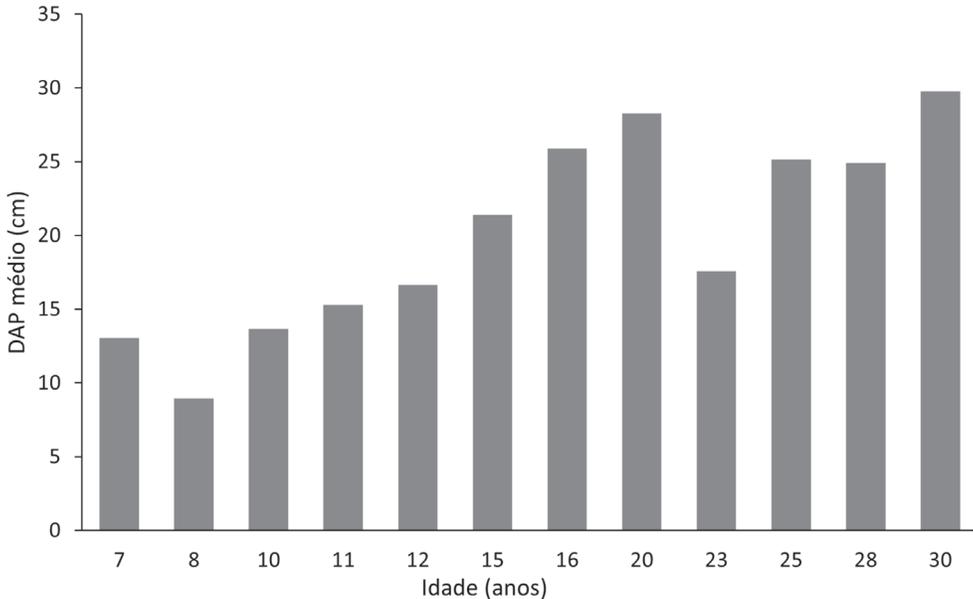


Fotos: Marcelino Carneiro Guedes

**Figura 2.** Castanheira jovem produtiva (A), castanheira jovem estabelecida (B), em áreas abertas em início de sucessão localizadas na Resex Cajari, sul do Amapá, Amazônia Oriental.

Em 44 capoeiras, distribuídas em duas comunidades (Marinho e Açaizal) da Resex Cajari-AP, e classificadas como “abandonadas” (onde os agroextrativistas não praticam mais agricultura, pois reconhecem o potencial produtivo das castanheiras), foi avaliada a relação da estrutura diamétrica e reprodutiva de castanheiras bifurcadas com a idade da capoeira. Foram inventariadas 296 castanheiras com mais de um tronco, indicativo de que essas foram cortadas durante o preparo da

roça e que, portanto, têm o mesmo tempo de desenvolvimento da capoeira. O modelo ajustado da idade em função do DAP mostrou que capoeiras com idade superior a 16 anos apresentaram indivíduos com diâmetro médio de 25,9 cm (Figura 3).



**Figura 3.** Diâmetro (DAP) médio do tronco de castanheiras bifurcadas em 44 capoeiras abandonadas na Resex Cajari, com diferentes idades. A capoeira é considerada abandonada pelo agroextrativista para formação de um novo castanhal, quando o mesmo reconhece seu potencial produtivo de castanha, e não mais coloca roça naquele local.

Fonte: Rosário et al. (2016).

Nas capoeiras “abandonadas”, sem nenhum tipo de manejo, há indicativos de que as castanheiras estão aptas à produção de frutos em torno de 16 anos, visto que, em outro trabalho realizado na mesma região (Guedes et al., 2014), o diâmetro mínimo de castanheiras produtivas em ambientes de capoeira foi de 24,5 cm. No entanto, é preciso ressaltar que o tempo de 16 anos não necessariamente corresponde à idade fisiológica da castanheira, pois esta é oriunda de rebrota, que pode ter acontecido em mais de um ciclo de cultivo/pousio da agricultura itinerante de corte e queima.

Em outro estudo recentemente realizado no Acre, com o objetivo de avaliar o potencial de produção de castanha em áreas de capoeiras abandonadas por 12 a 60 anos (Bongiolo et al., 2020), foi verificado que, em dez anos, 22% das capoeiras avaliadas já teriam iniciado a produção de castanha. Em 40 anos, todas as 18 capoeiras estudadas estariam produzindo, com uma estimativa de 1.475 frutos por hectare, gerando um total de, aproximadamente, 425 latas de castanha em 23,7 ha, ou uma produtividade estimada de quatro sacas por hectare. Importante destacar que essa simulação não considerou práticas de manejo como limpeza e condução das castanheiras, o que certamente diminuiria o tempo para chegar à essa produção. Na região deste estudo, os extrativistas relataram ter conhecimento do potencial de produção das capoeiras, mas poucos tomam alguma atitude para incorporar essas castanheiras no sistema produtivo.

O fato de que os castanheiros não investem sua força de trabalho em práticas de manejo de castanheiras nas capoeiras não impede que seu trabalho seja reconhecido como um serviço ambiental. Mesmo sem práticas de manejo florestal, apenas as práticas de cultivo agrícola e o posterior abandono das capoeiras são suficientes para propiciar maiores ganhos em precocidade de produção, regeneração das castanheiras e renovação dos castanhais do que a preservação das florestas maduras.

### **Regeneração, mortalidade e capacidade de rebrota**

Apesar de a castanheira ser considerada uma espécie central na economia extrativista, combinando o uso da floresta com a conservação da biodiversidade, sempre há uma preocupação sobre se a intensa coleta de suas sementes afeta a regeneração natural dos castanhais e sobre como isso pode afetar a sustentabilidade da coleta no longo prazo. Alguns autores mais antigos, tal como Peres et al. (2003), sugeriram restrições na coleta da castanha, com base na interpretação de que a coleta intensiva e por longo período compromete significativamente a regeneração natural dos castanhais. Esse estudo foi publicado em revista internacional de alto impacto e elevada circulação, causando diversas reações ao fato de ele atribuir o declínio das populações de castanheiras à intensidade da coleta e, conseqüentemente, aos próprios extrativistas. Entretanto, estudos mais recentes (Wadt et al., 2008; Paiva, 2009; Scoles; Gribel, 2012; Ribeiro et al., 2014; Bertwell et al., 2018), assim como o trabalho de Zuidema e Boot (2002), demonstram que a coleta intensiva em castanhais nativos não afeta o estabelecimento de plântulas de castanheira. Ao contrário, esses trabalhos têm mostrado que intensidades de

coleta maiores que 80% não afetam a manutenção dos castanhais no médio prazo e que não há correlação direta entre a intensidade da coleta e a regeneração dos castanhais. Concluem, portanto, que restrições na coleta, como as sugeridas por Peres et al. (2003), não fazem sentido e que outros fatores devem estar influenciando a germinação e o estabelecimento das plantas jovens da castanheira na Amazônia, uma vez que a produção de frutos é apenas um dos fatores responsáveis pelo crescimento populacional.

Uma questão importante que necessita ser considerada nessa discussão é o fato de que a maioria dos extrativistas, por motivo de segurança, só entra no castanhal para coletar a castanha depois que termina ou há uma redução acentuada na queda dos frutos. Isso propicia um intervalo de dois a três meses entre o início e o término da queda dos frutos, período em que estes ficam disponíveis no chão da floresta, o que permite que as cutias realizem seu trabalho de dispersão.

Na maioria dos casos, uma mesma árvore não é visitada mais que duas ou três vezes durante a safra, após os frutos caírem da copa para o início da coleta, o que favorece a dispersão dos frutos. Durante monitoramento de 20 castanheiras no castanhal Cachoeira-AC, mais de 7% dos frutos produzidos foram acessados pela fauna, 4,1 % desses foram removidos para fora da copa das castanheiras – antes da coleta pelo extrativista (Wadt et al., 2018). Também é importante registrar que há uma elevada variação na dispersão dos frutos pela fauna em função do ano e do local, bem como lembrar que nem todas as castanheiras de um castanhal são visitadas e coletadas. Isso indica que a proporção da produção total do castanhal que não é coletada pelos agroextrativistas aumenta mais ainda.

Portanto, o extrativismo da castanha-da-amazônia, por si só, não imprime uma coleta extremamente excessiva, uma vez que há variação na dinâmica de queda e coleta dos frutos. A questão central na dinâmica populacional das castanheiras, muitas vezes ignorada e não discutida, é a necessidade de luz e grandes clareiras para seu estabelecimento.

Nesse contexto, áreas antropizadas, como capoeiras, roçados e clareiras de exploração madeireira vêm sendo identificadas como locais propícios para a regeneração natural da espécie. Isso ocorre devido a interações entre fatores bióticos e abióticos – tais como: maior disponibilidade de nutrientes e maior incidência de luz – e pelo comportamento dos dispersores, que buscam essas áreas para esconder os frutos e as sementes (Cotta et al., 2008).

Durante o preparo das áreas de capoeira para plantio, normalmente realizado em ciclos, a maioria dos produtores não tem a preocupação e o cuidado com as castanheiras regenerantes, cortando-as e queimando-as com a capoeira (Guedes et al., 2014). Entretanto, as castanheiras jovens apresentam grande potencial de rebrota, mesmo após queimadas (Paiva et al., 2011), e geralmente não morrem com o fogo. Apesar disso, quando uma castanheira jovem é cortada e queimada, perde-se todo o crescimento acumulado durante o período de pousio da capoeira, reiniciando seu desenvolvimento com uma nova brotação (Guedes et al., 2014). O estudo de Guedes et al. (2014) no sul do Amapá relata que nenhuma castanheira morreu após a queima da capoeira e o plantio em roçado, havendo ainda o ingresso de novas castanheiras.

A mortalidade da castanheira é bastante variável entre locais e parece estar muito associada às condições edafoclimáticas. Florestas mais abertas, solo raso e frequência de eventos climáticos extremos, como secas e tempestades, parecem favorecer a mortalidade de castanheiras adultas (Bertwell et al., 2018). Nesse mesmo estudo sobre a dinâmica de castanhais nativos realizado na Resex Chico Mendes, no Acre, foi evidenciado que o foco principal da preocupação relativa à manutenção dos castanhais ao longo do tempo deveria ser a redução da mortalidade de árvores adultas, principalmente em áreas pressionadas pelo desflorestamento. Mudanças no uso da paisagem florestal, como aquelas causadas por desmatamento e abertura de estradas, potencializam a mortalidade de castanheiras adultas; isso tem um impacto muito maior na manutenção dos castanhais do que o destino das sementes produzidas pelas castanheiras, ou seja, se a semente foi coletada ou deixada na floresta para regeneração.

Outro aspecto da dinâmica populacional das castanheiras importante para seus processos demográficos, principalmente em áreas de agricultura itinerante, é sua capacidade de rebrota. A frequência e a severidade de danos que a planta sofre bem como sua capacidade de sobrevivência e crescimento pós-rebrota são fatores importantes e determinantes para o manejo da castanheira em áreas de agricultura itinerante. Os agroextrativistas têm dificuldades em reconhecer as plântulas e as mudas de castanheiras, assim como indivíduos jovens que são todos cortados e queimados durante o preparo da área para as práticas agrícolas. Eles só reconhecem as castanheiras com potencial produtivo, quando abandonam as capoeiras e ocorre a formação de novos castanhais (Guedes et al., 2014).

Em um estudo que avaliou a capacidade de rebrota das castanheiras em 40 áreas com histórico de uso agrícola conhecido, próximas de castanhais no sul do Amapá (Paiva; Guedes, 2010), foi observado que a quantidade de castanheiras com caules múltiplos foi maior do que aquelas com um único tronco, considerando que essa diferença pode chegar a mais de cinco vezes. Quando as castanheiras são jovens, a capacidade de rebrota é muito elevada, mesmo quando queimadas, podendo facilmente ser encontrados tocos com mais de cinco rebrotos. No entanto, a própria competição entre eles vai eliminando o excesso, e nas castanheiras adultas oriundas de rebrota é mais comum a existência de apenas dois ou três troncos. Dessa forma, se identifica um padrão de maior ocorrência de castanheiras bifurcadas (Figura 4A) ou trifurcadas (Figura 4B) nas áreas de agricultura itinerante, o que pode também contribuir para identificação da origem e história de vida de castanhais antigos. Um fato interessante que pode ocorrer ao longo do ciclo de vida de castanheiras bifurcadas é a fusão dos troncos múltiplos, de modo a formar uma linha de fissura (Figura 4C) em castanheiras adultas, que, à primeira vista, parece ser constituída por tronco único. A avaliação criteriosa dessa linha, ainda visível mesmo em grandes castanheiras, pode fornecer evidências a favor da hipótese da origem antrópica involuntária dos castanhais, a partir do estabelecimento em antigas áreas de agricultura itinerante.

Em cada novo ciclo de cultivo nas capoeiras enriquecidas de castanheiras, há a formação de um novo rebroto por tronco cortado, o que resulta em aumento significativo no número de caules. No estudo da Resex Cajari, sul do Amapá, para desenvolvimento do sistema de manejo “castanha na roça”, foi verificado em áreas de roça recém-preparadas capacidade de rebrota de castanheiras, com dois ou mais rebrotos, em tocos de castanheiras cortadas com até 57 cm de diâmetro.

Desse modo, a capacidade de rebrota facilita não apenas a sobrevivência das castanheiras, mas também um aumento gradativo na densidade de castanheiras com os ciclos de agricultura itinerante, entre corte e queima. Indivíduos bifurcados compõem a maior parcela da população nas capoeiras que foram conservadas para formação de novos castanhais em função da alta densidade de castanheiras.

Assim, para promover a renovação dos castanhais, os agroextrativistas e os gestores das reservas extrativistas devem se concentrar na conservação de indivíduos jovens e maduros (Bertwel et al., 2018) e no manejo da regeneração de castanheiras em áreas de agricultura itinerante (Guedes et al., 2014).



Fotos: Marcelino Carneiro Guedes

Foto: Robert P. Miller.

**Figura 4.** Castanheira bifurcada (A e B), em capoeiras oriundas de áreas de agricultura itinerante em início de sucessão e castanheira em processo de fusão de troncos múltiplos (C), localizadas na Resex Cajari, sul do Amapá, Amazônia Oriental.

É preciso fazer uma ressalva de que as castanheiras rebrotadas (aparentemente menores), não necessariamente são indivíduos mais jovens. Elas podem ter sofrido vários eventos de corte, que zeram seu desenvolvimento, mas não zeram a idade fisiológica. Então, é possível ter uma castanheira relativamente pequena, mas com idade mais avançada, que parece começar a produzir muito mais cedo.

## Considerações finais

As populações de castanheira amostradas em florestas maduras localizadas em diferentes regiões da Amazônia apresentam uma estrutura populacional formada principalmente por indivíduos adultos, enquanto que em florestas secundárias (capoeiras) é observada uma maior densidade de indivíduos jovens. Como a espécie estudada depende de plena luz para seu desenvolvimento, a baixa disponibilidade de radiação solar na floresta fechada pode influenciar negativamente o recrutamento de novos indivíduos dentro da floresta madura, há várias décadas em estágio avançado de sucessão. Assim, a preservação total e o isolamento da floresta, como estratégia de conservação da espécie, podem dificultar o estabelecimento de novas castanheiras, pelo excesso de sombreamento no interior florestal, e induzir o envelhecimento dos castanhais, com predomínio das maiores castanheiras na distribuição das classes de tamanho. Além de não contribuir com o crescimento da dinâmica populacional da espécie, isso também afeta negativamente a produção de castanha. Por outro ângulo, os distúrbios moderados e a presença humana, principalmente, por meio da agricultura itinerante praticada por comunidades locais, podem favorecer a regeneração, o crescimento e o estabelecimento das castanheiras, de modo a contribuir, assim, para a renovação e a expansão dos castanhais nativos.

O entendimento da sinergia entre o modo de vida agroextrativista e o castanheiro, com o conhecimento da ecologia da espécie, permite traçar uma estratégia de conservação e expansão demográfica dos castanhais, de modo a aumentar a probabilidade de persistência das diferentes populações da castanheira nos dois ambientes. Ao proteger os indivíduos jovens nas áreas de capoeira (agricultura itinerante) e manter os indivíduos adultos em floresta madura, é possível aumentar a sobrevivência das castanheiras jovens e permitir que as castanheiras adultas continuem produzindo, inclusive como matrizes de sementes para alimentar a regeneração nas áreas mais abertas fora da floresta.

Considerando o manejo dos castanhais nativos, o cuidado e o trato com a regeneração natural em áreas de capoeira ou roçados podem auxiliar no planejamento da expansão de áreas para produção de castanha e, desse modo, favorecer a sustentabilidade da produção e a conservação da espécie. Nesse sistema de capoeiras ou roçados, deve-se buscar a proteção das castanheiras durante o preparo das áreas (broca, derruba e queima), por meio de técnicas de limpeza de cipós e da serrapilheira, do coroamento e do aceiro em torno da castanheira regenerante, de modo a permitir que elas permaneçam no meio do roçado durante o cultivo das áreas.

## Referências

- ANDRADE, V. L.; FLORES, B. M.; LEVIS, C.; CLEMENT, C. R.; ROBERTS, P.; SCHÖNGART, J. Growth rings of Brazil nut trees (*Bertholletia excelsa*) as a living record of historical human disturbance in Central Amazonia. **Plos ONE**, v. 14, n. 4, p. 1-18, Apr. 2019. DOI: <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0214128>.
- BALDERRAMA, S. I. V.; CHAZDON, R. L. Light-dependent seedling survival and growth of four tree species in Costa Rican second-growth rain forests. **Journal of Tropical Ecology**, v. 21, n. 4, p. 383-395, July 2005. DOI: <https://doi.org/10.1017/S026646740500235X>.
- BARALOTO, C.; GOLDBERG, D. E.; BONAL, D. Performance trade-offs among tropical tree seedlings in contrasting microhabitats. **Ecology**, v. 86, n. 9, p. 2461-2472, Sept. 2005. DOI: <https://doi.org/10.1890/04-1956>.
- BATISTA, A. P. B.; SCOLFORO, H. F.; MELLO, J. M.; GUEDES, M. C.; TERRA, M. C. N. S.; SCALON, J. D.; GOMIDEA, L. R.; SCOLFORO, P. G. V.; COOK, R. L. Spatial association of fruit yield of *Bertholletia excelsa* Bonpl. trees in eastern Amazon. **Forest Ecology and Management**, v. 441, p. 99-105, June 2009. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2019.03.043>.
- BAIDER, C. **Demografia e ecologia de dispersão de frutos de *Bertholletia excelsa* Humb. & Bonpl. (Lecythidaceae) em castanhais silvestres da Amazônia Oriental**. 2000. 217 f. Tese (Doutorado em Ecologia) – Universidade de São Paulo, São Paulo.
- BENÍTEZ-MALVIDO, J. Impact of forest fragmentation on seedling abundance in a tropical rain forest. **Conservation Biology**, v. 12, n. 2, p. 380-389, Apr. 1998. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2005.00031.x>.
- BENÍTEZ-MALVIDO, J.; LEMUS-ALBOR, A. The seedling community of tropical rain forest edges and its interaction with herbivores and pathogens. **Biotropica**, v. 37, n. 2, p. 301-313, June 2005. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2005.00031.x>.
- BENÍTEZ-MALVIDO, J.; MARTINEZ-RAMOS, M. Influence of edge exposure on tree seedling species recruitment in tropical rain forest fragments. **Biotropica**, v. 35, n. 4, p. 530-541, Dec. 2003. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2003.tb00609.x>.
- BERTWELL, T. D.; KAINER, K. A.; CROPPER, W. P.; STAUDHAMMER, C. L.; WADT, L. H. O. Are Brazil nut populations threatened by fruit harvest? **Biotropica**, v. 50, n. 1, p. 50-59, Jan. 2018. DOI: <https://doi.org/10.1111/btp.12505>.
- BLOOR, J. M.; GRUBB, P. J. Growth and mortality in high and low light: trends among 15 shade-tolerant tropical rain forest tree species. **Journal of Ecology**, v. 91, n. 1, p. 77-85, Feb. 2003. DOI: <https://doi.org/10.1046/j.1365-2745.2003.00743.x>.
- BONGIOLO, E. S.; KAINER, K. A.; CROPPER, W.; STAUDHAMMER, C. L.; WADT, L. H. O. Swidden fallow management to increase landscape-level Brazil nut productivity. **Forest Ecology and Management**, v. 464, 118019, May 2020. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2020.118019>.
- BRIENEN, R. J. W.; ZUIDEMA, P. A. Lifetime growth patterns and ages of Bolivian rain forest trees obtained by tree ring analysis. **Journal of Ecology**, v. 94, n. 2, p. 481-493, Mar. 2006. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2005.01080.x>.

CAMARGO, J. L.; KAPOS, V. Complex edge effects on soil moisture and microclimate in central Amazonian forest. **Journal of Tropical Ecology**, v. 11, n. 2, p. 205-221, May 1995. DOI: <https://doi.org/10.1017/S026646740000866X>.

COTTA, J. N.; KAINER, K. A.; WADT, L. H. O.; STAUDHAMMER, C. L. Shifting cultivation effects on Brazil nut (*Bertholletia excelsa*) regeneration. **Forest Ecology Management**, v. 256, n. 1-2, p. 28-35, July 2008. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2008.03.026>.

DUHELLE, A. M.; GUARIGUATA, M. R., LESS, G., ALBORNOZ, M. A., CHAVEZ, A., MELO, T. Evaluating the opportunities and limitations to multiple use of Brazil nuts and timber in Western Amazonia. **Forest Ecology and Management**, v. 268, p. 39-48, Mar. 2012. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2011.05.023>.

ESCOBAL, J. A.; ALDANA, U. Are nontimber forest products the antidote to rainforest degradation? Brazil nut extraction in Madre De Dios, Peru. **World Development**, v. 31, n. 11, p. 1873-1887, Nov. 2003. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.worlddev.2003.08.001>.

FAUSET, S.; JOHNSON, M. O.; GLOOR, M.; BAKER, T. R.; MONTEAGUDO M., A.; BRIENEN, R. J. W.; FELDPAUSCH, T. R.; LOPEZ-GONZALEZ, G.; MALHI, Y.; TER STEEGE, H.; PITMAN, N. C. A.; BARALOTO, C.; ENGEL, J.; PÉTRONELLI, P.; ANDRADE, A.; CAMARGO, J. L. C.; LAURANCE, S. G. W.; LAURANCE, W. F.; CHAVE, J.; ALLIE, E.; NÚÑEZ VARGAS, P.; TERBORGH, J. W.; RUOKOLAINEN, K.; SILVEIRA, M.; AYMARD C., G. A.; ARROYO, L.; BONAL, D.; RAMIREZ-ÂNGULO, H.; MURAKAMI, A. A.; NEILL, D.; HÉRAULT, B.; DOURDAIN, A.; TORRES-LEZAMA, A.; MARIMON, B. S.; SALOMÃO, R. P.; COMISKEY, J. A.; RÉJOU-MÉCHAIN, M.; TOLEDO, M.; LICONA, J. C.; ALARCÓN, A.; PRIETO, A.; RUDAS, A.; MEER, P. J. van der; KILLEEN, T. J.; MARIMON JUNIOR, B.-H.; POORTER, L.; BOOT, R. G. A.; STERGIOS, B.; TORRE, E. V.; COSTA, F. R. C.; LEVIS, C.; SCHIETTI, J.; SOUZA, P.; GROOT, N.; ARETS, E.; MOSCOSO, V. C.; CASTRO, W.; CORONADO, E. N. H.; PEÑA-CLAROS, M.; STAHL, C.; BARROSO, J.; TALBOT, J.; VIEIRA, I. C. G.; HEIJDEN, G. van der; THOMAS, R.; VOS, V. A.; ALMEIDA, E. C.; DAVILA, E. A.; ARAGÃO, L. E. O. C.; ERWIN, T. L.; MORANDI, P. S.; OLIVEIRA, E. A. de; VALADÃO, M. B. X.; ZAGT, R. J.; HOUT, P. van der; ALVAREZ LOAYZA, P.; PIPOLY, J. J.; WANG, O.; ALEXIADES, M.; CERÓN, C. E.; HUAMANTUPA-CHUQUIMACO, I.; DI DIORE, A.; PEACOCK, J.; CAMACHO, N. C. P.; UMETSU, R. K.; CAMARGO, P. B. de; BURNHAM, R. J.; HERRERA, R.; QUESADA, C. A.; STROPP, J.; VIEIRA, S. A.; STEININGER, M.; RODÍGUEZ, C. R.; RESTREPO, Z.; MUELBERT, A. E.; Hyperdominance in Amazonian Forest carbon cycling. **Nature communications**, v. 6, n. 6857, p. 1-9, Apr. 2015. <https://doi.org/10.1038/ncomms7857>.

FLORES, O.; GOURLET-FLEURY, S.; PICARD, N. Local disturbance, forest structure and dispersal effects on sapling distribution of light-demanding and shade-tolerant species in a French Guianian forest. **Acta Oecologica**, v. 29, n. 2, p. 141-154, Mar./Apr. 2006. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.actao.2005.08.007>.

FORGET, P. M. Seed-dispersal of *Vouacapoua americana* Aublet. (Caesalpinaceae) by caviomorph rodents in French Guiana. **Journal of Tropical Ecology**, v. 6, n. 4, p. 459-468, Nov. 1990. DOI: [10.1017/S0266467400004867](https://doi.org/10.1017/S0266467400004867).

GUARIGUATA, M. R. Seed and seedling ecology of tree species in neotropical secondary forests: management implications. **Ecological Applications**, v. 10, n. 1, p. 145-154, Feb. 2000. DOI: <https://doi.org/10.2307/2640992>.

GUARIGUATA, M. R.; CRONKLETON, P.; DUHELLE, A. E.; ZUIDEMA, P. A. Revisiting the "cornerstone of Amazonian conservation": a socioecological assessment of Brazil nut exploitation. **Biodiversity and Conservation**, v. 26, n. 9, p. 2007-2027, Aug. 2017. DOI: <https://doi.org/10.1007/s10531-017-1355-3>.

GUEDES, M. C.; NEVES, E. S.; RODRIGUES, E. G.; PAIVA, P.; COSTA, J. B. P.; FREITAS, M. F.; LEMOS, L. M. 'Castanha na roça': expansão da produção e renovação dos castanhais em áreas de agricultura itinerante no Amapá, Brasil. **Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi**. Ciências Naturais, v. 9, n. 2, p. 381-398, maio/ago. 2014. DOI: <https://doi.org/10.46357/bcnaturais.v9i2.532>.

HARCOMBE, P. A. Tree life tables: simple birth, growth and death data encapsulate life histories and ecological roles. **BioScience**, v. 37, n. 8, p. 557-568, Sept. 1987. DOI: <https://doi.org/10.2307/1310666>.

HARPER, J. L. **Population biology plants**. 2. ed. London: Academic Press, 1977. 892 p.

KOBE, R. K. Light gradient partitioning among tropical tree species through differential seedling mortality and growth. **Ecology**, v. 80, n. 1, p. 187-201, Jan. 1999. DOI: <https://doi.org/10.2307/176989>.

MAGALHÃES, P. M. Evolução e seleção cultural na Amazônia neotropical. **Amazônia: Ciência & Desenvolvimento**, v. 3, n. 5, p. 93-112, jul./dez. 2007. Disponível em: <https://www.bancoamazonia.com.br/component/edocman/revista-amazonia-ciencia-e-desenvolvimento-edicao-05/viewdocument/1864>. Acesso em: 17 maio 2021.

MEINERS, S. J.; PICKETT, S. T. A.; HANDEL, S. N. Probability of tree seedling establishment changes across a forest-old field edge gradient. **American Journal of Botany**, v. 89, n. 3, p. 466-471, Mar. 2002. DOI: <https://doi.org/10.3732/ajb.89.3.466>.

MOLL-ROCEK, J.; GILBERT, E. M.; BROADBENT, E. N. Brazil Nut (*Bertholletia excelsa*, Lecythidaceae) regeneration in logging gaps in the peruvian Amazon. **Journal of Forestry Research**, v. 2014, p. 1687-9368, 420764, Mar. 2014. DOI: <https://doi.org/10.1155/2014/420764>.

MORI, S. A. The Brazil nut industry: past, present and future. In: PLOTKIN, M.; FAMOLARA, L. (ed.). **Sustainable harvest and marketing of rain forest products**. Washington, D.C.: Island Press, 1992. p. 241-252.

MYERS, G. P.; NEWTON, A. C.; MELGAREJO, O. The influence of canopy gap size on natural regeneration of Brazil nut (*Bertholletia excelsa*) in Bolivia. **Journal of Tropical Ecology**, v. 127, n. 1-3, p. 119-128, Mar. 2000. DOI: [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(99\)00124-3](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(99)00124-3).

NEVES, E. S. **Regeneração natural e interação do crescimento inicial da castanheira da Amazônia (*Bertholletia excelsa* Bonpl.) com atributos do solo e luz**. 2010. 38 f. Monografia (Graduação em Engenharia Florestal – Universidade do Estado do Amapá, Macapá).

NEVES, E. S.; GUEDES, M. C.; RODRIGUES, E. G. Relação da produção de frutos de castanha-da-amazônia (*Bertholletia excelsa* Bonpl.) com variáveis das próprias castanheiras, em capoeira e floresta da Resex Cajari. **Biota Amazônia**, v. 5, n. 2, p. 31-37, 2015. DOI: <http://dx.doi.org/10.18561/2179-5746/biotaamazonia.v5n2p31-37>.

NEVES, E. S.; WADT, L. H. O.; GUEDES, M. C. Estrutura populacional e potencial para o manejo de *Bertholletia excelsa* (Bonpl.) em castanhais nativos do Acre e Amapá. **Scientia Forestalis**, v. 44, n. 109, p. 19-31, mar. 2016. DOI: <http://dx.doi.org/10.18671/scifor.v44n109.02>.

NORDEN, N.; CHAVE, J.; BELBENOIT, P.; CAUBÈRE, A.; CHÂTELET, P.; FORGET, P. M.; RIÉRA, B.; VIERS, J.; THÉBAUD, C. Interspecific variation in seedling responses to seed limitation and habitat conditions for 14 neotropical woody species. **Journal of Ecology**, v. 97, n. 1, p. 186-197, Jan. 2009. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2008.01444.x>.

ORTIZ, E. G. Brazil nut (*Bertholletia excelsa*). In: SHANLEY, P.; PIERCE, A.R.; LAIRD, S.A.; GUILLEN, A. (ed.). Tapping the green market: certification & management of non-timber forest products. London: Earthscan Publications Ltda., 2002. p. 61-74.

- PAIVA, P. M. **A coleta intensiva e a agricultura itinerante são ameaças para os castanhais da Reserva Extrativista do rio Cajari?** 2009. 86 f. Dissertação (Mestrado em Biodiversidade Tropical) – Universidade Federal do Amapá, Macapá.
- PAIVA, P. M.; GUEDES, M. C. Regeneração natural de castanha-do-brasil (*Bertholletia excelsa* Bonpl.) em área de capoeira no Amapá. In: SEMINÁRIO DO PROJETO KAMUKAIA MANEJO SUSTENTÁVEL DE PRODUTOS FLORESTAIS NÃO- MADEIREIROS NA AMAZÔNIA, 1., 2008, Rio Branco, Acre. **Anais...** Rio Branco: Embrapa Acre, 2008. 182 p.
- PAIVA, P. M.; GUEDES, M. C.; FUNI, C. Brazil nut conservation through shifting cultivation. **Forest Ecology Management**, v. 261, n. 3, p. 508-514, Feb. 2011. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2010.11.001>.
- PAIVA, P. M.; GUEDES, M. C. **Capacidade de rebrota das castanheiras.** In: CONGRESSO NACIONAL DE BOTÂNICA, 61., 2010, Manaus. **Diversidade vegetal brasileira: conhecimento, conservação e uso: anais.** Manaus: SBB, 2010. 1 CD-ROM. Resumo simples.
- PÄRSSINEN, M.; BALÉE, W.; RANZI, A.; BARBOSA, A. The geoglyph sites of Acre, Brazil: 10 000-year-old land-use practices and climate change in Amazonia. **Antiquity**, v. 94, n. 378, p. 1538-1556, Dec. 2020. DOI: <https://doi.org/10.15184/aqy.2020.208>.
- PERES, C. A.; BAIDER C.; ZUIDEMA, P. A.; WADT, L. H. O.; KAINER K. A.; GOMES-SILVA, D. A. P.; SALOMÃO, R. P.; SIMÕES, L. L.; FRANCIOSI, E. R. N.; VALVERDE, F. C.; GRIBEL, R.; SHEPARD JUNIOR, G. H.; KANASHIRO, M.; COVENTRY, P.; YU, D. W.; WATKINSON, A. R.; FRECKLETON, R. P. Demographic threats to the sustainability of Brazil nut exploitation. **Science**, v. 302, n. 5653, p. 2112-2114, Dec. 2003. DOI: <https://doi.org/10.1126/science.1091698>.
- PERES, C. A.; BAIDER, C. Seed dispersal, spatial distribution and population structure of Brazil nut trees (*Bertholletia excelsa*) in Southeastern Amazonia. **Journal of Tropical Ecology**, v. 13, n. 4, p. 595-616, July 1997. DOI: <https://doi.org/10.1017/S0266467400010749>.
- RIBEIRO, M. B. N.; JEROZOLIMSKI, A.; ROBERT, P.; SALLES, N. V.; KAYAPÓ, B., PIMENTEL, T. P.; MAGNUSSON, W. E. Anthropogenic landscape in Southeastern Amazonia: contemporary impacts of low-intensity harvesting and dispersal of Brazil nuts by the Kayapó indigenous people. **Plos ONE**, v. 9, n. 7, p. 1-8, July 2014. DOI: <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0102187>.
- ROBINSON, M.; SOUZA, J. G.; MAEZUMI, S. Y.; CÁRDENAS, M.; PESSENDA, L.; PRUFER, K.; CORTELETTI, R.; SCUNDERLICK, D.; MAYLE, F. E.; DE BLASIS, P.; IRIARTE, J. Uncoupling human and climate drivers of late Holocene vegetation change in southern Brazil. **Scientific Reports**, v. 8, n. 7800, p. 1-10, May 2018. DOI: <https://doi.org/10.1038/s41598-018-24429-5>.
- ROSÁRIO, B. C.; RODRIGUES, E. G.; COSTA, J. B. P.; GUEDES, M. C.; LIRA- GUEDES, A. C. **Estrutura diamétrica de castanheiras (*Bertholletia excelsa* bonpl.) em áreas de capoeiras “abandonadas”.** In: JORNADA CIENTÍFICA DA EMBRAPA AMAPÁ, 2., 2016, Macapá, AP. **Resumos...** Macapá: Embrapa Amapá, 2016. p. 46.
- SALOMÃO, R. P. Estrutura e densidade de *Bertholletia excelsa* H. & B. (“castanheira”) nas regiões de Carajás e Marabá, Estado do Pará. **Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi.** Série Botânica, v. 7, n. 1, p. 47-68. 1991.
- SALOMÃO, R. P. Densidade, estrutura e distribuição espacial de castanheira-do-brasil (*Bertholletia excelsa* H. & B.) em dois platôs de floresta ombrófila densa na Amazônia setentrional brasileira. **Boletim Museu Paraense Emílio Goeldi.** Ciências Naturais, v. 4, n. 1, p. 11-25, jan./abr. 2009. DOI: <https://doi.org/10.46357/bcnaturais.v4i1.667>.

- SALOMAO, R. P.; ROSA, N. A.; CASTILHO, A.; MORAIS, K. A. C. Castanheira-do-brasil recuperando áreas degradadas e provendo alimento e renda para comunidades da Amazônia Setentrional. **Boletim Museu Paraense Emílio Goeldi**. Ciências Naturais, v. 1, n. 2, p. 65-78, maio/ago. 2006. DOI: <https://doi.org/10.46357/bcnaturais.v1i2.743>.
- SCHÖGART, J.; GRIBEL, R.; FONSECA, S. F. JR.; HAUGAASEN, T. Age and growth patterns of Brazil Nut trees (*Bertholletia excelsa* Bonpl.) Amazonia, Brazil. **Biotropica**, v. 47, n. 5, p. 550-558, Sept. 2015. DOI: <https://doi.org/10.1111/btp.12243>.
- SCOLES, R.; CANTO, M. S.; ALMEIDA, R. G.; VIEIRA, D. P. Sobrevivência e frutificação de *Bertholletia excelsa* Bonpl. em áreas desmatadas em Oriximiná, Pará. **Floresta e Ambiente**, v. 23, n. 4, p. 555-564, out./dez. 2016. DOI: <https://doi.org/10.1590/2179-8087.132015>.
- SCOLES, R.; GRIBEL, R. Population structure of Brazil nut (*Bertholletia excelsa*, Lecythydaceae) stands in two areas with different occupation histories in the Brazilian Amazon. **Human Ecology**, v. 39, n. 4, p. 455-464, Aug. 2011. DOI: <https://doi.org/10.1007/s10745-011-9412-0>.
- SCOLES, R. Do rio Madeira ao rio Trombetas, novas evidências ecológicas e históricas da origem antrópica dos castanhais amazônicos. **Novos Cadernos NAEA**, v. 14, n. 2. p. 265-282, dez. 2011. DOI: <http://dx.doi.org/10.5801/ncn.v14i2.549>.
- SCOLES, R.; GRIBEL, R. The regeneration of Brazil nut trees in relation to nut harvest intensity in the Trombetas River valley of Northern Amazonia, Brazil. **Forest Ecology and Management**, v. 265, n. 1, p. 71-81, Feb. 2012. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2011.10.027>.
- SERRANO, R. O. P. **Regeneração e estrutura populacional de *Bertholletia excelsa* H.B.K em áreas com diferentes históricos de ocupação, no vale do rio Acre (Brasil)**. 2005, 59 f. Dissertação (Mestrado em Ecologia e Manejo de Recursos Naturais) - Programa de Pós-graduação em Ecologia e Manejo de Recursos Naturais, Universidade Federal do Acre, Rio Branco. Disponível em: <https://www.alice.cnptia.embrapa.br/handle/doc/508106>. Acesso em: 16 set. 2021.
- SHEPARD JUNIOR, G. H.; RAMIREZ, H. "Made in Brazil": human dispersal of the Brazil nut (*Bertholletia excelsa*, Lecythydaceae) in Ancient Amazonia. **Economic Botany**, v. 65, n. 1, p. 44-65, Mar. 2011. DOI: <https://doi.org/10.1007/s12231-011-9151-6>.
- SILVIUS, K. M.; FRAGOSO, J. M. V. Red-rumped Agouti (*Dasyprocta leporina*) home range use in an Amazonian forest: implications for the aggregated distribution of forest trees. **Biotropica**, v. 35, n. 1, p. 74-83, Mar. 2003. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2003.tb00264.x>.
- SMYTHE, N. The natural history of the Central American agouti (*Dasyprocta punctata*). **Smithsonian Contributions to Zoology**, v. 257, p. 1-52, Jan. 1978. DOI: <https://doi.org/10.5479/si.00810282.257>.
- SOUSA, D.; ALMEIDA, S.; AMARAL, D. Estrutura de uma população manejada de castanheira (*Bertholletia excelsa*) na Floresta Nacional de Caxiuanã, **Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi**. Ciências Naturais, v. 9, n. 2, p. 353-370, maio/ago. 2014. DOI: <https://doi.org/10.46357/bcnaturais.v9i2.530>.
- SOUZA, C. S. C. R.; SANTOS, V. A. H. F.; FERREIRA, M. J.; GONÇALVES, J. F. C. Biomassa, crescimento e respostas ecofisiológicas de plantas jovens de *Bertholletia excelsa* Bonpl. submetidas a diferentes níveis de irradiância. **Ciência Florestal**, v. 27, n. 2, p. 557-569, abr./jun. 2017. DOI: <https://doi.org/10.5902/1980509827736>.

STAUDHAMMER, C. L.; WADT, L. H. O.; KAINER, K. A. Tradeoffs in basal area growth and reproduction shift over the lifetime of a long-lived tropical species. **Oecologia**, v. 173, n. 1, p. 45-57, Sept. 2013. DOI: <https://doi.org/10.1007/s00442-013-2603-1>.

THOMAS, E.; ATKINSON, R.; KETTLE, C. Fine-scale processes shape ecosystem service provision by an Amazonian hyperdominant tree species. **Scientific Reports**, v. 8, n. 11690, Aug. 2018. DOI: <https://doi.org/10.1038/s41598-018-29886-6>.

TONINI, H.; BALDONI, A. B. Estrutura e regeneração de *Bertholletia excelsa* Bonpl. em castanhais nativos da Amazônia. **Ciência Florestal**, v. 29, n. 2, p. 607-621, abr./jun. 2019. DOI: <https://doi.org/10.5902/1980509822112>.

TONINI, H.; LOPES, C. E. V.; BORGES, R. A.; KAMINSKI, P. E.; ALVES, M. S.; FAGUNDES, P. R. O. Fenologia, estrutura e produção de sementes em castanhais nativos de Roraima e características socioeconômicas dos extrativistas. **Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi. Ciências Naturais**, v. 9, n. 2, p. 399-414, maio/ago. 2014. DOI: <https://doi.org/10.46357/bcnaturais.v9i2.533>.

TOURNE, D. C. M.; BALLESTER, M. V. R.; JAMES, P. M. A.; MARTORANO, L. G.; GUEDES, M. C.; THOMAS, E. Strategies to optimize modeling habitat suitability of *Bertholletia excelsa* in the Pan-Amazonia. **Ecology and Evolution**, v. 9, n. 22, p. 12623-12638, Nov. 2019. DOI: <https://doi.org/10.1002/ece3.5726>.

URIARTE, M.; CANHAM, C. D.; THOMPSON, J.; ZIMMERMAN, J. K.; BROKAW, N. Seedling recruitment in a hurricane-driven tropical forest: light limitation, density-dependence and the spatial distribution of parent trees. **Journal of Ecology**, v. 93, n. 2, p. 291-304, Apr. 2005. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.0022-0477.2005.00984.x>.

VASCONCELOS, H. L.; LUIZÃO, F. Litter production and litter nutrient concentrations in a fragmented Amazonian landscape. **Ecological Applications**, v. 14, n. 3, p. 884-892, June 2004. DOI: <https://doi.org/10.1890/03-5093>.

VIEIRA, S.; TRUMBORE, S.; CAMARGO, P. B.; SELHORST, D.; CHAMBERS, J. Q.; HIGUCHI, N.; MARTINELLI, L. A. Slow growth rates of Amazonian trees: consequences for carbon cycling. **PNAS**, v. 102, n. 151, p. 18502-18507, 2005. DOI: <https://doi.org/10.1073/pnas.0505966102>.

WADT, L. H. O.; FAUSTINO, C. L.; STAUDHAMMER, C. L.; KAINER, K. A.; EVANGELISTA, J. S. Primary and secondary dispersal of *Bertholletia excelsa*: implications for sustainable harvests. **Forest Ecology and Management**, v. 415-416, p. 98-105, May 2018. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2018.02.014>.

WADT, L. H. O.; KAINER, K. A.; STAUDHAMMER, C. L.; SERRANO, R. O. P. Sustainable forest use in Brazilian extractive reserves: natural regeneration of Brazil nut in exploited populations. **Biological Conservation**, v. 141, n. 1, p. 332-346, Jan. 2008. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2007.10.007>.

WADT, L. H. O.; KAINER, K. A.; GOMES-SILVA, D. A. P. Population structure and nut yield of a *Bertholletia excelsa* stand in Southwestern Amazonia. **Forest Ecology and Management**, v. 211, n. 3, p. 371-384, June 2005. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2005.02.061>.

ZUIDEMA, P. A. Demography and management of the Brazil nut tree (*Bertholletia excelsa*). Riberalta: Promab, 2003. 111 p. (Promab Scientific Series, n. 6).

ZUIDEMA, P.; BOOT, R. Demography of the Brazil Nut tree (*Bertholletia excelsa*) in the Bolivian Amazon: impact of seed extraction on recruitment and population dynamics. **Journal of Tropical Ecology**, v. 18, n. 1, p. 1-31, Jan. 2002. DOI: <https://doi.org/10.1017/S0266467402002018>.