

# DESEMPENHO COMPARATIVO DE MUDAS DE ESPÉCIES FLORESTAIS EM GRADIENTE MICROCLIMÁTICO CRIADO EXPERIMENTALMENTE

Stephen Bennett Jennings; José do Carmo Alves Lopes;  
Nicholas David Brown; Timothy Charles Whitmore

## INTRODUÇÃO

Existe um modelo geralmente aceito para entender a dinâmica das florestas tropicais (Whitmore, 1975; Platt & Strong, 1989; Denslow & Hartshorn, 1994). O ciclo de crescimento da floresta pode ser dividido nas fases de clareira, construção e madura (Watt, 1947; Whitmore, 1975). As quedas de galhos e árvores criam clareiras no dossel da floresta. Mudanças e varas, anteriormente suprimidas com baixos níveis de radiação (aproximadamente 0,3% – 3,8% da densidade do fluxo fotossintético de fótons (PPFD) do total que é encontrado em áreas abertas, vide Björkman & Ludlow, 1972; Pearcy, 1983; Brown, 1990) com a abertura das clareiras, passam a ser capazes de crescer sob o aumento da radiação. Outros processos de fechamento das clareiras incluem crescimento lateral das copas das árvores do dossel existente, assim como o preenchimento, pela germinação, a partir do banco de sementes do solo, estimulado pelo microclima da clareira (aumento da proporção da radiação vermelho: vermelho distante, Vázquez-Yanes & Smith (1987); variações de temperatura, Vázquez-Yanes & Orozco-Segovia (1982), e da chuva de sementes subsequentes. Embora a importância relativa destes processos deva variar com o tamanho da clareira, (UHL et al. 1988) demonstraram que as mudas já presentes no momento da criação da clareira contribuíram com a grande maioria das mudas nas clareiras, tanto grandes como pequenas, provocadas por quedas de árvores.

O tamanho da clareira é importante, pois alguns aspectos do seu microclima alteram-se com o aumento da abertura do dossel. Estas alterações do microclima são impulsionadas em grande parte pelo aumento da penetração da radiação solar

Chazdon & Fetcher, 1984; Barton et al. 1989; Brown, 1993). As alterações do solo no interior das clareiras são menos entendidas. A formação das clareiras pode ser acompanhada por um pulso de nutrientes, embora este possa ser modesto e de pouca duração (Vitousek & Denslow, 1986; Uhl et al. 1988). Enquanto alguns pesquisadores têm constatado que o solo em clareiras ocasionadas por caídas de árvores é mais úmido do que o solo sob condições de dossel fechado (Vitousek & Denslow, 1986; Becker et al. 1988), outros têm relatado o contrário (Bruijnzeel, 1992; Ashton, 1992). Sanford (1989) registrou um decréscimo na biomassa das raízes finas em duas zonas de uma clareira criada pela queda de uma única árvore.

Há muito tempo é conhecido, e aliás é um dos princípios básicos da silvicultura de florestas tropicais, que as espécies respondem de forma diferenciada aos diferentes graus de abertura de dossel. Os engenheiros florestais passaram a reconhecer que as espécies tolerantes à sombra crescem para preencher clareiras pequenas, e com o aumento da perturbação do dossel, as espécies mais demandantes por luz são progressivamente liberadas (Wyatt-Smith, 1963; Whitmore, 1975).

Denslow (1980, 1987) comentou que nas florestas tropicais úmidas, espécies diferentes são adaptadas de forma preferencial às clareiras de determinados tamanhos. A especialização para um determinado tamanho de clareira dotaria a espécie de uma vantagem competitiva nesse referido tamanho, mas envolveria condições adaptativas que reduziriam o sucesso em outros tamanhos. O tamanho das clareiras pode, portanto, constituir um importante eixo para a diferenciação em nichos, contribuindo, portanto, para a manutenção da diversidade de espécies arbóreas nas florestas tropicais. Esta idéia é conhecida como a 'hipótese do partilhamento do tamanho das clareiras'. Whitmore (1984) notou que a maioria das espécies arbóreas das florestas tropicais pertence ao grupo 'clímax' (Swaine & Whitmore, 1988), e, portanto, se a hipótese de partilhamento das clareiras for um importante mecanismo na manutenção da diversidade das espécies, é dentro deste grupo que essa evidência deve ser encontrada.

Ademais, a sazonalidade distinta do clima do Tapajós leva a diversas considerações de ordem prática e teórica. No Estado do Pará, a maior parte da extração madeireira ocorre durante a estação seca. As quedas naturais de árvores ocorrem tanto na estação chuvosa como na estação seca. Num clima bem menos sazonal em Sabah, Brown & Whitmore (1992) relataram alta mortalidade inicial de mudas da família Dipterocarpaceae após a criação artificial de clareiras, devido a uma combinação de estresse hídrico, calor excessivo e foto-oxidação foliar. Mudas pequenas, com sistemas radiculares pouco desenvolvidos e pouco auto-sombreamento, foram especialmente vulneráveis. Poder-se-ia esperar que isto fosse especialmente evidente nas clareiras criadas na estação seca no Tapajós. Além disto, Brown (1993) enfatiza que a criação de uma clareira durante um período de estresse hídrico poderia favorecer uma espécie sobre outra, e portanto, o fator temporal da criação da clareira poderia constituir outro eixo em potencial para a diferenciação em nichos. É, portanto, interessante tanto prática quanto teoricamente, determinar o efeito do fator temporal da criação de clareiras sobre o desempenho das mudas.

Este trabalho apresenta o resultado de um experimento visando testar a hipótese do partilhamento do tamanho das clareiras. O desempenho de mudas de seis espécies florestais, das quais apenas uma não pertencia ao grupo de espécies clímax, foi comparado ao longo de um gradiente microclimático, criado artificialmente e medido meticulosamente. São apresentados os dados dos primeiros 25 meses de um estudo em andamento.

## MATERIAIS E MÉTODOS

### Local do estudo

O presente estudo foi conduzido em uma área de floresta na localidade Revolta, no município de Belterra, Estado do Pará, Brasil, a 2° 45' de latitude sul e de 55° 00' de longitude oeste de Greenwich. A altitude é aproximadamente 175 metros acima do nível do mar. A floresta é localizada a 11 km ao sul de Belterra,

próxima do limite Norte da Floresta Nacional do Tapajós, num planalto de superfície plana, formada dos sedimentos de Alter do Chão do Terciário. O solo da área é do tipo Latossolo Amarelo Distrófico, com um alto (60% - 90%) conteúdo de argila. Os solos são profundos, ácidos, baixos em cátions cambiáveis com altos níveis de alumínio (Silva et al. 1983).

O clima é classificado por Köppen (1923) como *Ami*, um clima tropical com uma estação anual seca de dois a três meses, e pluviosidade anual de mais de 2.000 mm. A temperatura média anual do ar é de 25°C, variando de 18,4 a 32,6°C. A pluviosidade média anual em Belterra de 1972 a 1995 foi de 2.007 mm. Os picos de pluviosidade ocorrem de fevereiro a maio (Figura 1). No presente trabalho, a estação seca é definida como sendo o período de agosto a outubro, quando a pluviosidade média mensal fica abaixo de 60 mm e há menos do que dez dias chuvosos por mês.

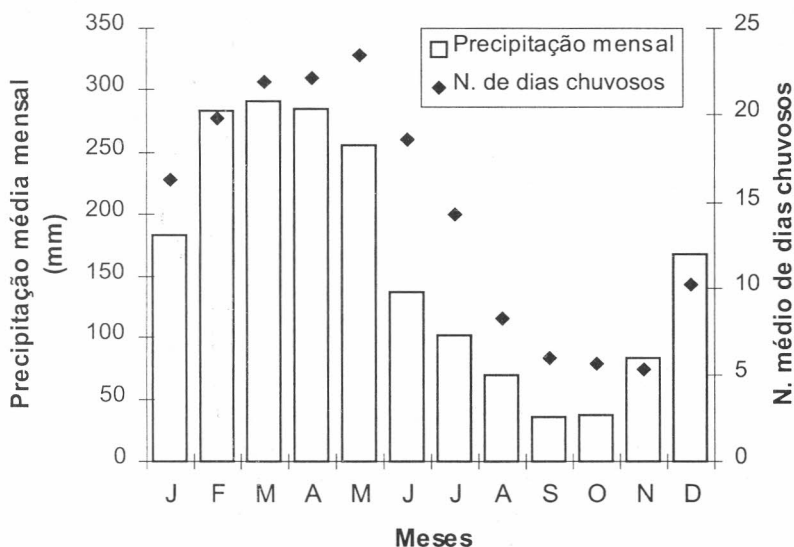


Figura 1. Pluviosidade média mensal e número de dias chuvosos em média por mês, de 1972 - 1995, na estação meteorológica de Belterra, Pará, Brasil.

A floresta é perene, embora algumas espécies, especialmente emergentes como *Caryocar villosum* (Aublet) Pers. e *Bertholletia excelsa* Bonpl., possam soltar as suas folhas por um período curto antes do início da estação seca. A floresta é classificada como sendo densa de terra firme, com alta ocorrência de palmeiras de babaçu (*Attalea speciosa* Mart. ex Spreng.) (Dubois, 1976). A presença de grande número de palmeiras babaçu muitas vezes é interpretada como indicador de distúrbios antropogênicos no passado, aos quais esta espécie sobrevive devido à sua resistência a repetidos cortes e queimadas da floresta (Anderson et al. 1991). Consistente com esta interpretação é a presença de carvão vegetal, a uma profundidade de aproximadamente 5 cm a 10 cm no solo em toda a floresta. Há aproximadamente 40 anos, a extração seletiva de madeira removeu em torno de 25 m<sup>3</sup> ha<sup>-1</sup> de madeira da floresta, conforme Costa & Silva (19--), que, em um inventário realizado em 6 hectares da floresta registraram 90 espécies de árvores com DAP ≥ 5 cm. É provável que o número de espécies seja maior devido às dificuldades para identificar alguns grupos como *Inga* spp. e *Ocotea* spp., cuja identificação foi baseada em nomes vulgares. As principais atividades humanas atuais dentro da floresta de Revolta são a caça e a coleta de folhas de babaçu, para cobertura de casas dos moradores locais.

## Desenho experimental

Em janeiro de 1994, foram produzidas mudas a partir de sementes coletadas localmente, das espécies *Vochysia maxima*, *Cordia goeldiana*, *Hymenaea parviflora* e *Carapa guianensis*. As mudas da quinta espécie, *Rinorea guianensis*, foram coletadas na Floresta Nacional do Tapajós. As mudas foram produzidas em sacos de polietileno de dois litros, contendo solo de terra preta, e mantidas em canteiros cobertos. Para cada espécie foram selecionadas 450 mudas de tamanho aproximadamente igual e sadias. A sexta espécie, *Jacaranda copaia*, é pioneira e esperava-se pouca ou nenhuma germinação sob o dossel fechado. Sendo assim, para a espécie *Jacaranda copaia* foi feito plantio de semeadura direta nas parcelas,

imediatamente após a criação de clareiras. A germinação foi insignificante durante a estação seca e, portanto, ela foi re-semeada durante a estação chuvosa seguinte (abril 1995). As espécies cobriram uma ampla variação ecológica, conforme o entendimento dos silvicultores locais (Tabela 1). Todas as espécies, exceto *Rinorea guianensis*, são de valor comercial.

TABELA 1. Espécies selecionadas para estudo do fitômetro na floresta da Revolta, relacionadas na ordem aproximada de mais exigente em termos de luz a mais tolerante à sombra (Carvalho 1992).

Espécie	Ecologia	Valor comercial
<i>Jacaranda copaia</i>	Pioneira	Comercial
<i>Vochysia maxima</i>	Exigente de luz, de dossel	Comercial
<i>Cordia goeldiana</i>	Exigente de luz, de dossel	Comercial
<i>Hymenaea parviflora</i>	Exigente de luz, de dossel	Comercial
<i>Carapa guianensis</i>	Tolerante à sombra, de dossel	Comercial
<i>Rinorea guianensis</i>	Tolerante à sombra, de subdossel	Não-comercial

As mudas foram plantadas sob a floresta fechada em março e abril de 1994, período em que a pluviosidade é mais alta. Vinte e sete parcelas de 5 m x 5,5 m foram demarcadas dentro de áreas de floresta madura. Todas as parcelas foram localizadas de tal forma que a vegetação existente dentro da área da parcela ficasse bem abaixo da altura do dossel da floresta, para minimizar a alteração do regime de luz, durante a limpeza das parcelas para o plantio das mudas. Estas foram plantadas de forma aleatória, em espaçamento de 50 cm x 50 cm, compreendendo dez linhas no sentido norte-sul e nove no sentido leste-oeste. O ponto central de cada parcela foi deixado vazio (para acomodar aparelhos de medição microclimática), e não foram plantadas mudas em locais onde

havia grandes raízes ou buracos naturais. Isto ocasionou um remanescente de uma a três mudas por parcela, as quais foram plantadas em uma décima primeira linha leste-oeste. Cada parcela continha 15 mudas de cada uma das seis espécies (quando a espécie *Jacaranda copaia* foi semeada totalizaram-se 90 mudas por parcela). No início de maio de 1994, todas as mudas mortas foram substituídas. Todas as mudas foram etiquetadas para um melhor monitoramento.

A manipulação experimental do dossel ocorreu tanto na estação seca (agosto de 1994) como na estação chuvosa (abril de 1995). A manipulação do dossel foi feita em quatro níveis ('tipos de parcela'), mais um controle, ou testemunha, que não foi manipulado. Um 'local' continha uma parcela (controle e clareira pequena) ou três parcelas de mudas (clareiras grandes). As clareiras pequenas foram criadas cortando-se toda a vegetação  $\geq 2$  m de altura numa área de 8 m x 8 m, e também qualquer árvore cuja copa estivesse em cima da parcela central de mudas. As clareiras grandes eram áreas de 25 m x 25 m, limpas de toda a vegetação  $\geq 2$  m de altura. Cada clareira grande continha três parcelas com mudas, uma no centro da clareira, outra na borda e uma terceira a uma distância de dez metros para dentro da floresta (a parcela da "circunvizinhança"). Nas clareiras grandes, as parcelas de mudas foram orientadas do norte (parcela central) para o sul (parcela da circunvizinhança). Nos locais onde as árvores proporcionavam obstáculos para colocar as parcelas precisamente nesta orientação, as parcelas de borda e circunvizinhança foram deslocadas em até dois metros para leste ou oeste. Para minimizar a interferência entre parcelas, os locais das clareiras grandes foram situados a, pelo menos, 50 metros de distância, e as clareiras pequenas situadas a, pelo menos, 30 m de distância de qualquer outra parcela.

Os tipos de parcela foram replicados três vezes para clareiras a serem criadas na estação seca e mais três vezes para clareiras a serem criadas na estação chuvosa. Houve também três parcelas que serviram para controle, perfazendo um total de 27 parcelas com 2.340 mudas.

No período, toda vegetação que surgia dentro das parcelas de mudas era removida, com limpezas realizadas a cada quatro a seis meses. Uma faixa com largura de 50 cm ao redor das parcelas foi mantida limpa, livre da vegetação competidora. Fora das parcelas, a vegetação secundária, que também surgia na área das clareiras grandes, foi cortada em maio de 1996, de forma a evitar uma redução na abertura do dossel. Alterações sutis no dossel da floresta, ocorridas após a manipulação experimental, foram integradas ao estudo através de um monitoramento regular do microclima. Todavia, a queda de uma árvore sobre uma das parcelas da circunvizinhança foi severa o suficiente para efetivamente alterar a natureza da parcela, e a mesma foi excluída das análises. Uma parcela de controle foi destruída por caçadores em agosto ou setembro de 1996, e esta parcela também foi excluída de todas as análises, envolvendo a enumeração final (setembro de 1996).

### Medições microclimáticas

A radiação fotossinteticamente ativa (PAR), a temperatura do ar e a umidade relativa foram monitoradas em dez parcelas de mudas, por um período de dois anos, empregando-se sensores e coletores de dados (Versão 2.01, Delta-T Devices Ltd., U.K.). PAR foi medida a cada dez segundos e armazenada como médias de dez minutos, numa altura superficial de um metro, usando sensores SKP215 (Skye Instruments Ltd. U.K.). A umidade relativa do ar e a temperatura foram medidas a cada hora, numa altura de 75 cm com sensores RHA1 (Delta-T Devices Ltd., U.K.). Além disso, fotografias hemisféricas (lente Fisheye-Nikkor 8mm, montada numa camara Nikon FM2) foram tiradas no momento do plantio das mudas e logo após a criação das clareiras e, posteriormente, a cada quatro a seis meses durante três anos. As fotos foram digitalizadas (Canon Still Video Camera RC-5CO and dedicated Canon ION software), com o limiar de escala cinza fixado (Versão 1.2<sup>©</sup> Hamlet Software Systems ApS). Abertura do dossel, fatores diretos, indiretos e totais do local e média diária estimada de PAR, foram determinados através das fotos, usando Winphot (versão 4.0,



Tersteegen, 1994). Uma descrição completa da metodologia, métodos e terminologia relativa a fotografias hemisféricas é dada por Mitchell & Whitmore (1993).

A umidade gravimétrica do solo em 15 parcelas de mudas (três para cada tipo de parcela) foi monitorada durante sete meses em 1995. Quatro amostras de solo foram coletadas por parcela, até uma profundidade de 25 cm. Estas foram acondicionadas em sacos de plástico vedados, e levadas ao laboratório onde foram pesadas, secadas até um peso constante e outra vez pesadas.

### Medições das mudas

Todas as mudas foram medidas imediatamente após a criação das clareiras de estação seca em agosto de 1994. Enumerações posteriores foram feitas a cada três a seis meses, das quais as cinco primeiras foram planejadas de forma a poderem englobar as estações seca e chuvosa. Medições adicionais foram realizadas um mês após a criação da clareira nas parcelas manipuladas recentemente, bem como nas parcelas de controle. A altura das mudas foi medida como sendo a altura ao nível do solo até ao ápice. A herbivoria das três folhas mais altas na muda e plenamente expandida foi registrada como 0 = 0% de perda de área foliar; 1 = 1-10% de perda; 2 = 11-25% de perda, 3 = maior que 25% de perda. Outras medidas de crescimento de muda, morfologia e parâmetros de danos não são relatados aqui (Jennings, 1997).

Os blocos de mudas plantadas forneceram grande número de indivíduos com densidade uniforme, e assim facilitaram a análise do desempenho das mudas. Entretanto, este procedimento deixa aberta a questão de até que ponto dados de mudas de viveiro transplantadas na floresta podem ser considerados como representativos dos dados de mudas naturais em condições microclimáticas semelhantes. Das seis espécies estudadas aqui, apenas *Vochysia maxima* possuía grandes populações de mudas na floresta da Revolta. Isto permitiu que fossem feitas comparações entre o desempenho das mudas plantadas e o de mudas de ocorrência natural.

Não foi constatada diferença significativa em termos de sobrevivência entre as mudas plantadas de *Vochysia maxima* e as populações naturais, embora após dois anos, as mudas plantadas fossem significativamente mais altas na maioria dos locais (Jennings, 1997).

### Análise estatística

Este experimento foi projetado como um experimento fatorial com replicações. A manipulação precisa de uma estrutura de grande complexidade geométrica, como é o caso do dossel de uma floresta tropical úmida, é uma dificuldade inevitável. Clareiras com diferenças sutis em termos de formato, tamanho e orientação vão produzir condições distintas de crescimento para as mudas no piso da floresta. Embora houvesse variação intratratamento no fator de local total ("Total site factor" - TSF), estimado através de fotografia hemisférica (Mitchell & Whitmore, 1993), os tratamentos foram discretos, a não ser para um grau de sobreposição entre as bordas das parcelas pequenas e grandes (clareiras). Análises preliminares indicaram que não houve diferenças significantes entre as parcelas replicadas do mesmo tratamento em termos de mortalidade (espécies combinadas, testes  $\chi^2$ ,  $p > 0.05$ ) ou crescimento em altura da muda (ANOVAs nas taxas de crescimento em altura de médias relativas transformadas em arco seno ( $RGR_H$ ),  $p > 0.06$ ). Não houve efeito significativo do local da clareira grande na mortalidade de mudas ou crescimento relativo de altura nos três tipos associados de parcela (Teste de Friedman: % mortalidade,  $S = 2.13$ , d.f. = 4,  $p = 0.71$ ;  $RGR_H$ :  $S = 6.00$ , d.f. = 4,  $p = 0.20$ ). Como consequência destas análises, todas as análises subsequentes do desempenho de mudas são conduzidas com o pressuposto de que os tratamentos experimentais tenham sido verdadeiramente replicados, e que os tipos de parcela são independentes.

Para as análises de crescimento em altura, foram usados apenas os dados das mudas que sobreviveram durante o período completo de 25 meses. A razão disso foi a alta mortalidade

sofrida pelas pequenas mudas, o que resultaria num aumento da altura média populacional com o tempo, mesmo na ausência de crescimento (Brown & Whitmore, 1992). A taxa de crescimento relativo de altura  $RGR_H$  ( $\text{cm cm}^{-1} \text{yr}^{-1}$ ) foi calculada segundo HUNT (1978):

$$RGR_H = (\ln H_1 - \ln H_0) / (t_1 - t_0) \quad \text{Eq. 1.}$$

onde  $H_0$  é a altura em centímetros de uma muda no tempo 0 ( $t_0$ ) e  $H_1$  é a altura da muda no tempo 1 ( $t_1$ ).

Todas as análises estatísticas foram feitas através do Minitab para Windows Release 10.1 (Minitab Inc., 3081 Enterprise Drive, State College PA 16801-3008, USA), com exceção de alguns testes não-paramétricos que se encontram descritos em Neave & Worthington (1988).

## RESULTADOS

### Microclima

Uma relação linear altamente significativa foi constatada entre as mensurações médias diárias de PAR e aquelas estimadas com base em fotografias hemisféricas ( $PAR_{(estimada)} = 0,993PAR_{(medida)} + 1,255$ ;  $R^2 = 93,7\%$ ;  $p < 0,001$ ). Na medida em que aumentou a abertura do dossel, quantidades maiores de PAR começaram a penetrar até o piso da floresta (Figura 2). As clareiras grandes resultaram num aumento da duração de extremos de alta temperatura e de baixa umidade relativa (Jennings, 1997).

Há óbvias variações microclimáticas durante o dia. O microclima também varia dia após dia, estação a estação e ano a ano. Estas flutuações são importantes porque as mudas estão respondendo em nível fisiológico, e não em valores médios das variáveis microclimáticas. O padrão da variação diária da radiação significa que há bastante sobreposição na recepção diária de luz entre parcelas com marcante diferença de abertura de dossel (Figura 2).

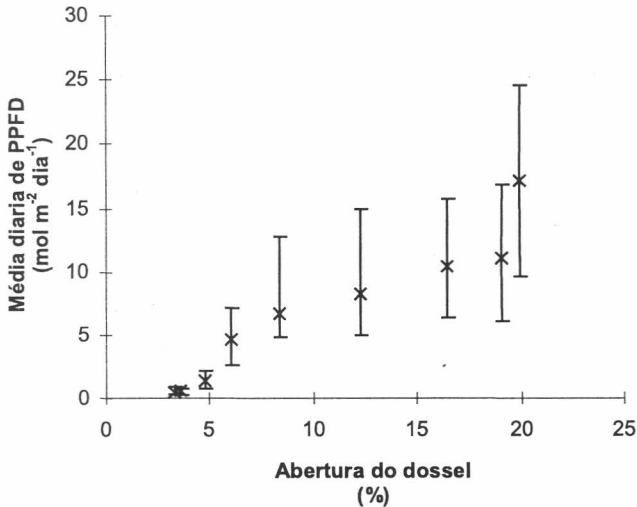


Figura 2. Médias diárias de PAR medidas durante dois anos contra % de abertura de dossel. Médias com letras diferentes têm diferenças significativas a  $p < 0.05$  (Teste T de Student). Barras indicam os 5<sup>o</sup> e 95<sup>o</sup> percentuais.

Na estação chuvosa no Tapajós, o piso da floresta recebe quantidades de PAR menores, porém mais variáveis do que na estação seca. A temperatura do ar foi mais baixa e a umidade relativa mais alta na estação chuvosa do que na seca (Jennings, 1997). A umidade gravimétrica do solo apresentou um declínio marcante na estação seca em todos os níveis de abertura do dossel (Figura 3).

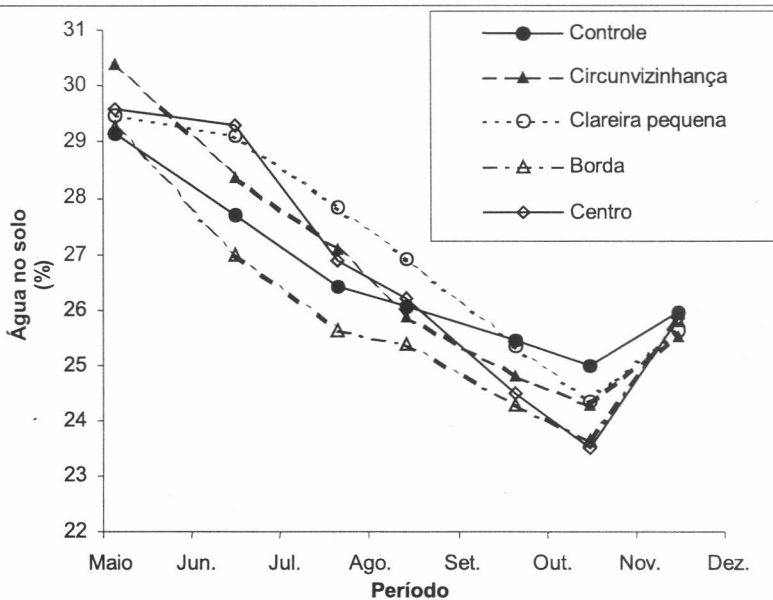


Figura 3. Umidade gravimétrica do solo nas parcelas de mudas na floresta da Revolta, município de Belterra, PA, de maio a novembro 1995.

## Respostas das mudas

### Sobrevivência

A sobrevivência das mudas aumentou com a elevação da radiação (Figura 4). O maior aumento na taxa de sobrevivência ocorreu entre as parcelas controle e circunvizinhança: com um aumento na abertura média do dossel de apenas 3,7% a 5,3%. As duas espécies mais demandantes por luz (*Jacaranda copaia* e *Vochysia maxima*) tiveram sobrevivência menor nos níveis de baixa radiação. A sobrevivência das outras espécies mais tolerantes à sombra foi superior a 80%, em todas as parcelas, menos nas de controle. Não houve diferença significativa na sobrevivência das mudas entre as clareiras criadas na estação seca e as clareiras criadas na estação chuvosa (Jennings et al. 200-).

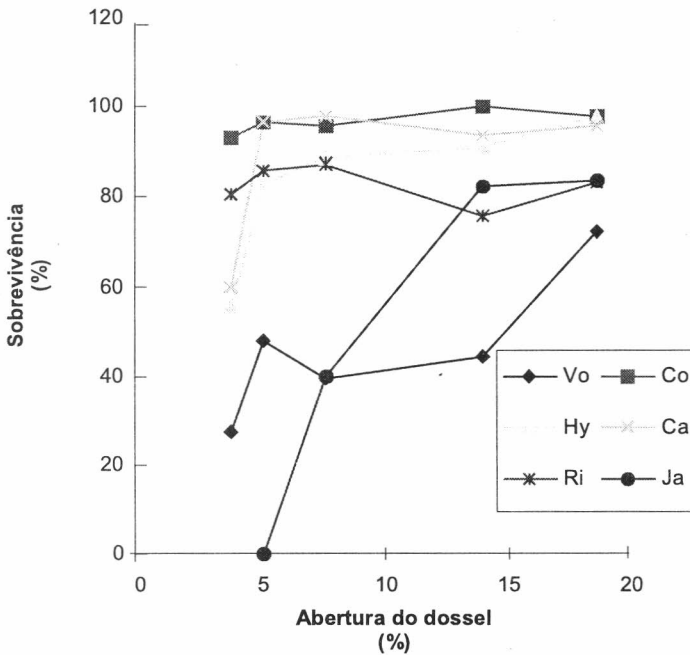


Figura 4. Porcentagem de sobrevivência de mudas de seis espécies, durante um período de 25 meses, em clareiras criadas experimentalmente na Revolta, município de Belterra, PA.

#### Crescimento de altura

O crescimento das mudas em altura aumentou com a elevação da radiação, entretanto houve alguma evidência de que o crescimento foi reduzido nos locais de máxima radiação (nas parcelas localizadas no centro das clareiras grandes (Figura 5b). A luz aparentemente teve pouco efeito no desempenho comparativo das espécies. *Carapa guianensis* foi a espécie que apresentou maior desenvolvimento em altura durante os 25 meses do estudo e em todos os níveis de abertura do dossel (Figura 5).

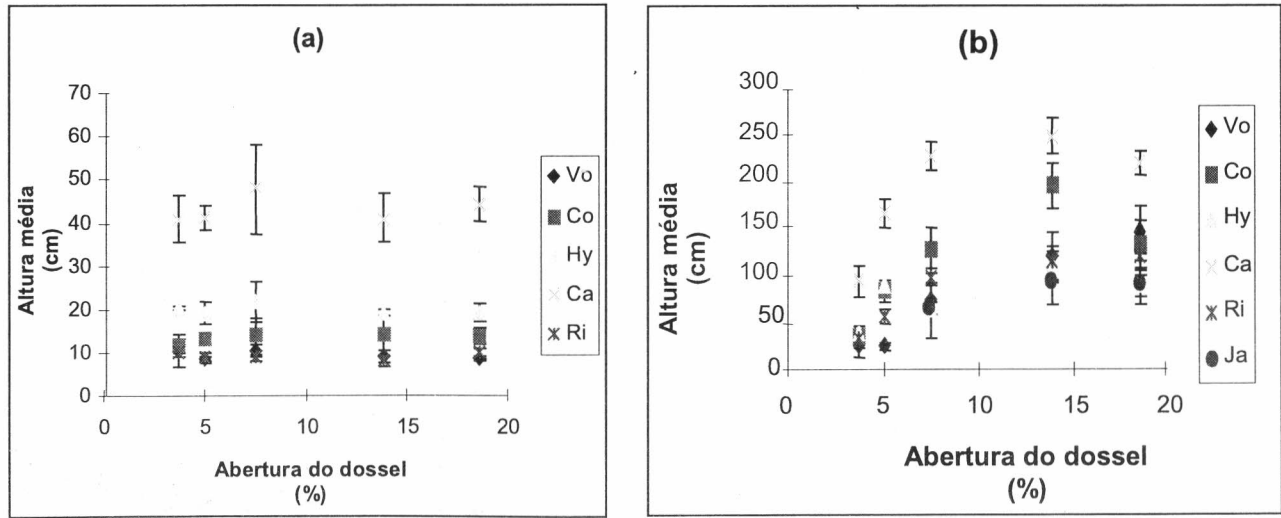


Figura 5. Altura média das mudas de seis espécies (a) no momento da criação da clareira e (b) 25 meses depois na Floresta da Revolta, no município de Belterra, PA. As barras indicam o intervalo de confiança de 95% em torno da média. Notar as diferentes escalas nos eixos dos y.

As alterações no *ranking* das alturas das mudas ficaram confinadas às espécies de tamanhos menores em todos os níveis de radiação (Tabela 2). Este padrão manteve-se consistente para as alturas médias das espécies e, também, quando foram considerados apenas os indivíduos de crescimento mais rápido de cada espécie. No início do estudo, *Carapa guianensis* constituiu-se na espécie que tinha as cinco mudas mais altas em todas as parcelas. Após os 25 meses do estudo, ela manteve a sua dominância como tendo ainda as cinco mudas mais altas nas parcelas de baixa radiação. O mesmo não se verificou nas parcelas com alta radiação, em que houve uma variação de espécies na constituição das cinco mudas mais altas por parcela. Isto pode ser a primeira indicação da experiência de Bornéo (Whitmore & Brown, 1996), que constatou que as alterações na dominância nas alturas das mudas foi verificada somente depois de cerca de quatro anos, a partir da criação da clareira. A estação de criação da clareira teve pouca relevância: apenas *Vochysia maxima* melhorou o seu *ranking* em altura nas clareiras de estação seca.

### Herbivoria

Uma alta proporção das mudas sofreu elevada incidência de herbivoria (notadamente *Vochysia maxima* e *Cordia goeldiana*), particularmente nas parcelas de baixa radiação (Figura 6). Uma associação significativa entre herbivoria severa (ou seja,  $\geq 25\%$  de perda de área foliar) foi constatada apenas para *Vochysia maxima* (Tabela 3).



TABELA 2. Alterações no posicionamento ordinal em altura das mudas de seis espécies florestais, em cinco tipos de parcela experimental (a) durante 25 meses ( $t_{25}$ ) em clareiras de estação seca (dsg) e (b) 17 meses ( $t_{17}$ ) após a criação de clareiras tanto em clareiras de estação chuvosa (wsg) como em seca, na floresta da Revolta, no município de Belterra, PA.

Espécie	Tipo de parcela									
	(a) 25 meses									
	Controle		Circunvizinhança		Clareira pequena		Borda		Centro	
$t_0$	$t_{25}$	Dsg	dsg	dsg	dsg	dsg	dsg	dsg	dsg	
<i>Carapa</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	
<i>Hymenaea</i>	2	2	4	6	5	6	5	6	6	
<i>Cordia</i>	3	3	2	2	2	2	2	2	3	
<i>Vochysia</i>	4	5	5	4	3	4	3	2	2	
<i>Rinorea</i>	5	4	3	3	4	4	4	4	4	
<i>Jacaranda</i>	-	-	-	5	5	5	5	5	5	

Espécie	(b) 17 meses após criação da clareira									
	Controle		Circunvizinhança		Clareira pequena		Borda		Centro	
	$t_0$	$t_{17}$	dsg	wsg	dsg	wsg	dsg	wsg	dsg	wsg
<i>Carapa</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Hymenaea</i>	2	2	2	4	4	4	3	6	4	4
<i>Cordia</i>	3	3	3	2	2	2	2	2	2	2
<i>Vochysia</i>	4	4	4	5	3	5	4	4	3	6
<i>Rinorea</i>	5	5	5	3	5	3	5	3	5	3
<i>Jacaranda</i>	-	-	-	-	6	6	6	5	6	5

OBS: Não houve medição nas parcelas das clareiras da estação seca após 17 meses, portanto a ordem do "ranking" em altura foi calculada da média ponderada das alturas das mudas presentes entre os censos de 15 e 21 meses.

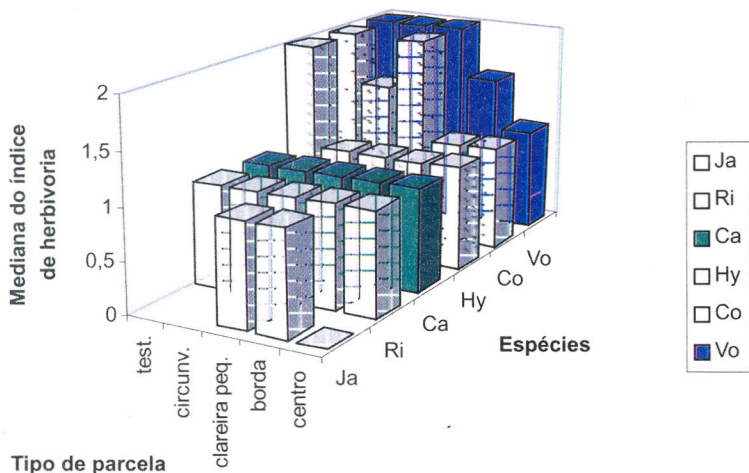


Figura 6. Perda mediana de área foliar através da herbivoria no período, para as seis espécies nos cinco tipos diferentes de parcela (são mostradas apenas as clareiras da estação seca), na floresta da Revolta, no município de Belterra, PA.

TABELA 3. Resultados de testes de  $\chi^2$ , comparando a mortalidade de mudas que foram classificadas como tendo  $> 25\%$  de perda de área foliar, em pelo menos uma ocasião, com aquelas classificadas como tendo  $\leq 25\%$  de perda em todos os censos. Nenhuma análise foi executada para *Jacaranda copaia*, já que um número pequeno demais de mudas sofreu perda severa de área foliar.

Espécie	% mort. de mudas com $<25\%$ perda de área foliar	% mort. de mudas com $>25\%$ perda de área foliar	gl	$\chi^2$	p
<i>Vochysia maxima</i>	54.7	73.8	1	11.13	$<0.001$
<i>Cordia goeldiana</i>	7.9	3.4	1	3.71	0.054
<i>Hymenaea parviflora</i>	22.1	19.0	1	0.44	0.509
<i>Carapa guianensis</i>	11.3	11.5	1	0.01	0.952
<i>Rinorea guianensis</i>	11.4	22.8	1	2.42	0.120

## DISCUSSÃO

### Microclima

As manipulações experimentais realizadas no dossel da floresta da Revolta criaram uma ampla variação de condições microclimáticas. Na medida em que o tamanho da clareira aumentou, houve também um aumento da radiação; a temperatura do ar foi mais alta por mais tempo e houve períodos mais longos de baixa umidade relativa. O tamanho da clareira teve pouco efeito sobre a umidade gravimétrica do solo. Um alto grau de variação temporal no regime de radiação foi observado.

A variação diária significou que as parcelas com níveis muito diferentes na abertura do dossel experimentaram sobreposições nos regimes de luz. A hipótese do partilhamento do tamanho das clareiras (Denslow, 1980) sugere que uma espécie irá sobrepujar as outras na competição quando todas as espécies estiverem crescendo juntas em uma mesma clareira, já que aquela espécie está especializada estreitamente em uma parte da escala microclimática. Todavia, se o microclima for de alta variabilidade em várias escalas temporais diferentes, então qualquer muda experimentalizará o seu microclima otimizado apenas eventualmente, e a vantagem competitiva será deslocada continuamente de uma espécie a outra. Baseado nesta evidência, parece improvável que as espécies possam ser altamente especializadas em clareiras de diferentes tamanhos.

Houve também um alto grau de variação sazonal no microclima. A variação dia após dia foi mais alta na estação chuvosa. Os níveis de radiação foram mais altos na estação seca, bem como também a temperatura do ar, sendo que a umidade relativa foi mais baixa. Os níveis de umidade gravimétrica do solo caíram durante a estação seca em todos os níveis de abertura do dossel. Nas clareiras grandes, e mais geralmente durante a estação seca, os solos secos e altas temperaturas combinaram-se de forma a limitar severamente o crescimento das mudas (Jennings, 1997).

## Respostas das mudas

O aumento na abertura do dossel (e portanto o aumento de radiação) resultou num aumento do crescimento em altura das mudas. Houve pouca evidência de que as espécies estivessem partilhando o gradiente do microclima, uma vez que a muda mais alta de *Carapa guianensis*, no início do experimento permaneceu como a mais alta em todos os tamanhos de clareira. O desempenho do crescimento das mudas nas clareiras criadas na estação chuvosa diferiu pouco daquelas crescendo nas clareiras de estação seca (Jennings et al. 200-). Mudanças no posicionamento ordinal em altura ocorreram apenas entre as espécies de menores tamanhos. Num experimento semelhante conduzido em Bornéu, Whitmore & Brown (1996) constataram que o partilhamento das clareiras entre as espécies começou a ocorrer aproximadamente quatro anos após a criação da clareira. No experimento da Revolta, é provável que algumas espécies comecem a alcançar *Carapa guianensis* em algumas das parcelas nos próximos anos. É, portanto, importante que as medições deste experimento continuem.

A mortalidade geralmente foi mais alta nos microlocais mais sombreados, e foi nestas parcelas que ocorreram as maiores diferenças interespecíficas em mortalidade. Este resultado é coerente com outros trabalhos realizados em florestas tropicais úmidas (De Stevens & Putz, 1984; Brown & Whitmore, 1992). Um pequeno aumento na abertura do dossel, e portanto, nos níveis de radiação acima de um dossel fechado (de 3,7% a 5,3%), resultou numa grande redução na mortalidade. A alta mortalidade de *Vochysia maxima* foi causada, pelo menos em parte, por uma severa herbivoria em sombra excessiva, não sendo apenas um resultado da sua resposta fisiológica à radiação. Isto demonstra a complexidade que está por trás das idéias aparentemente simples de “tolerante à sombra” e “exigente de luz”.

As respostas das mudas encontradas neste estudo aos distúrbios no dossel sugerem que mesmo uma leve alteração no dossel pode produzir grandes ganhos em termos de silvicultura,

promovendo a sobrevivência e o crescimento de espécies clímax, e ao mesmo tempo, não estimulando a germinação e o estabelecimento de pioneiras. Isto é uma das características do sistema silvicultural "shelterwood", que merece mais atenção na Amazônia. Este experimento também demonstrou que a germinação e o crescimento de espécies pioneiras com uma abertura do dossel igual ou inferior a 8% são pouco ou inexistentes. Isto sugere que onde forem desejadas as espécies clímax, o dossel da floresta não deve ser aberto acima deste nível. Nos próximos anos, a continuação das medições no experimento da Revolta devem ajudar a determinar o grau de abertura do dossel mais adequado ao crescimento otimizado das espécies estudadas, esta informação deverá ser útil na silvicultura de florestas naturais e de plantação.

A densidade das populações de mudas das espécies arbóreas de florestas tropicais úmidas varia imensamente durante períodos curtos ( Richards, 1952; Fox, 1973; Lopes, 1993; Jennings, 1997). O experimento mostrou que a espécie mais alta no momento da criação da clareira manteve a sua dominância em altura durante 25 meses em todos os tamanhos de clareira. Isto sugere que se as operações silviculturais (incluindo a derruba) forem conduzidas num momento em que uma espécie desejável tenha uma população densa, com mudas relativamente grandes, então aquela espécie tenderá a ser favorecida pela abertura do dossel. Desta forma, então, o efeito do sincronismo das operações florestais na composição subsequente da floresta merece mais atenção.

## REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ANDERSON, A.B.; MAY, P.H.; BALICK, M.J. **The subsidy from nature**. New York: Columbia University, 1991.
- ASHTON, P.M.S. Some measurements of the microclimate within a Sri Lankan tropical rain forest. **Agricultural and Forest Meteorology**, v. 59, p. 217-235, 1992.
- BARTON, A.M., FETCHER, N.; REDHEAD, S. The relationship between treefall gap size and light flux in a Neotropical rain forest in Costa Rica. **Journal of Tropical Ecology**, v.5, 437-439. 1989.
- BECKER, P.; RABENOLD, P.E.; IDOL, J.R.; SMITH, A.P. Water potential gradients for gaps and slopes in a Panamanian tropical moist forest's dry season. **Journal of Tropical Ecology**, v.4, p.173-184, 1988.
- BJÖRKMAN, O.; LUDLOW, M.M. Characterisation of the light climate on the floor of a Queensland rainforest. **Carnegie Institute of Washington Yearbook**, v. 71, p. 85-94, 1972.
- BROWN, N.D. **Dipterocarp regeneration in tropical rain forest gaps of different sizes**. Oxford: University of Oxford. 1990. Tese Doutorado.
- BROWN, N.D. The implications of climate and gap microclimate for seedling growth conditions in a Bornean lowland rain forest. **Journal of Tropical Ecology**, v.9, p.133-168, 1993.
- BROWN, N.D.; WHITMORE, T.C. Do dipterocarp seedlings really partition tropical rain forest gaps? **Philosophical Transactions of the Royal Society London, Series B**, v.335, p.369-387, 1992.
- BRUIJNZEEL, L.A. Managing tropical forest watersheds for production: where contradictory theory and practice co-exist. In: MILLER, F.R.; ADAM, K.L. (Ed.). **Wise management of tropical forests**. Oxford: Oxford Forestry Institute, 1992. p.37-75.
- CHAZDON, R.L.; FETCHER, N. Photosynthetic light environments in a lowland tropical rain forest in Costa Rica. **Journal of Ecology**, v.72, p.553-564, 1984.

- COSTA, D.H.M.; SILVA, J.N.M. **Inventário florestal de uma área experimental na localidade de Revolta, Belterra, PA.** Belém, 19--. Não publicado.
- DENSLOW, J.S. Gap partitioning among tropical rainforest trees. **Biotropica**, v.12, p.47-55, 1980. Supplement.
- DENSLOW, J.S. Tropical rain forest gaps and tree species diversity. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v.18, p.431-451, 1987.
- DENSLOW, J.S.; HARTSHORN, G.S. In: MCDADE, L.A.; BAWA, K.S.; HESPENHEIDE, H.A.; HARTSHORN, G.S. (eds.) **La Selva: ecology and natural history of a neotropical rain forest.** Chicago: The University of Chicago, 1994. p.120-127.
- DE STEVENS, D.; PUTZ, F.E. Impact of mammals on early recruitment of a tropical canopy tree, *Dipteryx panamensis*, in Panama. **Oikos**, v. 43, p. 207-216, 1984.
- DUBOIS, J.C.L. **Preliminary forest guidelines for the National Forest of Tapajós.** Belém: IBDF-PRODEPEF. 1976.
- FOX, J.E.D. Dipterocarp seedling behaviour in Sabah. **The Malaysian Forester**, v.36, p.205-214, 1973.
- HUNT, R. **Plant growth analysis.** London: Arnold, 1978. (Studies in Biology, 69).
- JENNINGS, S.B. **The response of tree seedlings to canopy disturbance in an Amazonian rain forest.** Oxford: University of Oxford. 1997. Tese Doutorado.
- JENNINGS, S.B.; WHITMORE, T.C.; BROWN, N.D.; LOPES, J. do C.A. The effect of timing of gap creation on the comparative performance of tropical rain forest tree seedlings. **Journal of Ecology**, [200-].
- KÖPPEN, W. **Die klimate de Erde.** Berlin: Walter de Gruyter, 1923.

- LOPES, J. do C.A. Demografia e flutuações temporais da regeneração natural após uma exploração florestal: FLONA do Tapajós-Pará. São Paulo: Universidade de São Paulo, 1993. Dissertação de Mestrado,
- MITCHELL, P.L.; WHITMORE, T.C. **Use of hemispherical photographs in forest ecology**. Oxford: Oxford Forestry Institute. 1993. (Occasional Papers, 44).
- NEAVE, H.R.; WORTHINGTON, P.L. **Distribution-free tests**. London: Unwin Hyman, 1988.
- PEARCY, R.W. The light environment and growth of C3 and C4 tree species in the understory of a Hawaiian forest. **Oecologia**, v. 58, p. 19-25, 1983.
- PLATT, W.J.; STRONG, D.R. (Ed.). Treefall gaps and forest dynamics. **Ecology**, v.70, p.534-575, 1989.
- RICHARDS, P.W. **The tropical rain forest**. Cambridge: Cambridge University, 1952.
- SANFORD, R.L. Fine root biomass under a tropical forest light gap opening in Costa Rica. **Journal of Tropical Ecology**, v. 5, p. 251-256, 1989.
- SILVA, J.M.L. da; MARTINS, J.S.; SANTOS, R.D. dos; SOARES, A.F.; LIMA, A.A.C.; GAMA, J.R.N.F.; SANTOS, P.L.DOS; RÊGO, R.S. **Levantamento de reconhecimento de média intensidade dos solos e avaliação da aptidão agrícola das terras da área do pólo Tapajós**. Belém: Embrapa-CPATU, 1983. (Embrapa-CPATU. Boletim de Pesquisa, 20).
- SWAINE, M.D.; WHITMORE, T.C. On the definition of ecological species groups in tropical rain forests. **Vegetatio**, v.75, p.81-86, 1988.
- UHL, C.; CLARK, K.; DEZZEO, N.; MAQUIRINO, P. Vegetation dynamics in Amazonian treefall gaps. **Ecology**, v.69, p.751-763, 1988.



- VÁZQUEZ-YANES, C.; OROZCO-SEGOVIA, A. Seed germination of a tropical rain forest tree *Heliocarpus donnell-smithii* in response to diurnal fluctuations of temperature. **Physiologia Plantarum**, v.56, p.295-298, 1982.
- VÁZQUEZ-YANES, C.; SMITH, H. Phytochrome control of seed germination in the tropical rain forest pioneer trees *Cecropia obtusifolia* and *Piper auritum* and its ecological significance. **New Phytologist**, v.92, p.477-485, 1982.
- VITOUSEK, P.M.; DENSLOW, J.S. Nitrogen and phosphorus availability in treefall gaps of a lowland tropical rain forest. **Journal of Ecology**, v. 74, p. 1167-1178, 1986.
- WATT, A.S. Pattern and process in the plant community. **Journal of Ecology**, v.35, p.1-22, 1947.
- WHITMORE, T.C. **Tropical rain forests of the Far East**. Oxford: Clarendon, 1975.
- WHITMORE, T.C. Gap size and species richness in tropical rain forests. **Biotropica**, v.16, p.239, 1984.
- WHITMORE, T.C.; BROWN, N.D. Dipterocarp seedling growth in rain forest canopy gaps during six and a half years. **Philosophical Transactions of the Royal Society London, Series B**, v.351, p.1195-1203, 1996.
- WYATT-SMITH, J. **Manual of Malayan silviculture for inland forest**. Kuala Lumpur: Forest Department, 1963. 2v. (Malayan Forest Records, v.23).