

CAPÍTULO 3

Regeneração Florestal em Clareiras Artificiais após Dois Anos de Abertura de Dossel no Estado do Acre – Amazônia Ocidental

Marcus Vinicio Neves d'Oliveira

1. Introdução

Clareiras abertas no dossel da floresta são consideradas como um dos fatores mais importantes para a regeneração das florestas. A criação da clareira provoca mudanças nos padrões estabelecidos no sub-bosque (BROKAW, 1989), é o ponto de partida para a sucessão vegetal (BROWN; WHITMORE, 1992), inicia o ciclo florestal e influencia na germinação, estabelecimento e crescimento das plantas. As variáveis mais importantes para determinação do resultado desse processo são tamanho, idade, tipo de micro habitat, características ecológicas e tamanho das plantas nas clareiras (UHL et al., 1988). A queda das árvores também contribui para a diversidade de espécies na floresta tropical, fornecendo oportunidades para a diferenciação dos nichos na regeneração (GRUBB, 1977; WELDEN et al., 1991). Desse modo, a fase da clareira é o estágio mais importante do ciclo de crescimento da floresta, para o estabelecimento da regeneração natural de árvores de espécies de dossel (WHITMORE, 1989; BROKAW, 1985a, 1989).

Um número de mudanças ambientais ocorre logo após a formação da clareira na floresta e a magnitude de cada uma é determinada pelo tamanho da clareira (ARRIAGA, 1988). A disponibilidade de luz aumenta e a competição das raízes declina, por causa da morte de árvores, da borda para o centro das clareiras (RICHARDS, 1952; HARTSHORN, 1978; BROKAW, 1985a). Como consequência a decomposição pode ser acelerada (BORMANN; LIKENS, 1979). Nas clareiras, a disponibilidade dos recursos como água e nutrientes do solo pode aumentar temporariamente (SWAINE et al., 1997; DENSLOW et al., 1998), mas a competição por nutrientes tende a aumentar a partir da sua criação. A maior irradiação no solo reduz a umidade relativa e aumenta a temperatura em relação ao sub-bosque (BROWN, 1993).

Embora mudanças na irradiação sejam fundamentais para o processo de regeneração em clareiras, há também modificações na disponibilidade de outros recursos (água e nutrientes) e condições microclimáticas (umidade e temperatura), que afetarão as plantas nas clareiras (BROKAW, 1985b; BURSLEM et al., 1996; SWAINE et al., 1997). As diferentes quantidades de irradiação geralmente conduzem a diferentes taxas de crescimento, composição das espécies e sobrevivência em clareiras. A irradiação é positivamente correlacionada com o tamanho das clareiras (BARTON et al., 1989; BROWN, 1993), mas diferentes tamanhos podem produzir medidas de irradiação similares (WHITMORE et al., 1993).

A dependência da abertura de clareiras para germinação de sementes e estabelecimento de plântulas tem sido usada para definir a diferença entre espécies pioneiras e não pioneiras (SWAINE; WHITMORE, 1988). Entretanto, a sobrevivência das plântulas é, provavelmente, o fator chave na diferenciação entre espécies (KEBBEDY; SWAINE, 1992; SWAINE; WHITMORE, 1988). Espécies pioneiras têm alta mortalidade em floresta sombreada, mas respondem positivamente aos aumentos de irradiação, enquanto não pioneiras têm baixa mortalidade em sombras, mas não respondem tão bem ao aumento da irradiação (HARTSHORN, 1978; BROKAW, 1985a; KOBE et al., 1995; SWAINE et al., 1997). Estas diferenças entre espécies pioneiras e tolerantes afetam a densidade relativa de diferentes tipos de espécies nas florestas com diferentes freqüências ou intensidades de perturbação (BROKAW, 1989).

Assim, ao contrário dos locais sem perturbação na floresta, a combinação das espécies primárias e secundárias é encontrada em clareiras do dossel (CHANDRASHEKARA; RAMAKRISHNAN, 1994). A criação de clareira provoca também o crescimento de plântulas de espécies não pioneiras, que têm a capacidade de germinação abaixo do dossel fechado, permanecendo suprimidas até uma clareira ser criada (BAZZAZ; PICKETT, 1980; BROKAW, 1985a).

A exploração florestal resulta na formação de clareiras de diferentes tamanhos, de acordo com o tamanho da árvore cortada, topografia, estrutura da floresta circunvizinha, método de exploração (ex. arraste das toras mecanizado ou tração animal) e intensidade de corte. As clareiras de exploração (originadas pela exploração das árvores) têm características muito variáveis. Estudos sobre a influência do tamanho da clareira na regeneração natural têm sido conduzidos em clareiras naturais (ex. BROKAW, 1989) e artificiais. As clareiras artificiais são usadas para obter um melhor controle do experimento considerando as características das clareiras abertas (ex. idade, tamanho, topografia e orientação) facilitando a análise dos resultados. Esta técnica também tem sido usada por diversos autores para estudar a sucessão vegetal na regeneração natural da floresta (BROWN; WHITMORE, 1992; KENNEDY; SWAINE, 1992; TOUMELA et al., 1996).

Os objetivos deste estudo foram: a) identificar mudanças no crescimento, ingresso, mortalidade, riqueza e diversidade das espécies produzidas pela abertura de clareiras artificiais de diferentes tamanhos no Estado do Acre; b) comparar o uso da definição de tamanho de clareira de Brokaw (1982) com medidas diretas realizadas por fotografia hemisférica; c) estudar qual o melhor tamanho de clareira para o estabelecimento da regeneração de espécies de dossel, com vistas à produção sustentável de madeira.

A densidade relativa de espécies pioneiras foi usada como parâmetro ambiental para demonstrar as diferenças entre a floresta natural, bordas das clareiras e diferentes tamanhos de clareiras. De acordo com Swaine e Whitmore (1988), existem dois grupos qualitativamente distintos de espécies: pioneiras e tolerantes. Subgrupos são aceitáveis, contanto que sejam considerados como segmentos arbitrários de um contínuo. Para este estudo três grupos foram considerados: espécie pioneira (Anexo I), tolerante e comercial (espécies que têm sido comercializadas no mercado de madeira em Rio Branco) (Anexo II).

2. Métodos

2.1. Descrição do Local

Os experimentos foram instalados em uma área de floresta densa, na estação experimental da Embrapa Acre (Centro de Pesquisa Agroflorestal do Estado do Acre), latitude 9° 58' 22" e longitude 67° 48' 40" W, no Estado do Acre, Amazônia Ocidental. Os solos são predominantemente Latossolos Distróficos, com alto índice de argila. O clima é Aw (Köppen) com precipitação anual de 1.800 mm, temperatura média de 25° e estação seca entre os meses de junho e setembro durante os quais o índice pluviométrico médio é normalmente abaixo de 100 mm por mês (BOLETIM..., 1996a; 1996b).

2.2. Criação das Clareiras e Estabelecimento dos Transectos

O estudo foi realizado em clareiras artificiais, e a floresta sem perturbação foi usada como controle do experimento. A regeneração natural foi estudada usando-se transectos de tamanho variável (de acordo com o tamanho da clareira) com subparcelas de 5 m x 5 m, instalados em floresta não perturbada e em clareiras. As clareiras artificiais foram criadas em 1997, durante a estação seca entre os meses de julho e agosto, removendo-se todas as árvores e plântulas acima de 1 m de altura para que as clareiras ficassem do tamanho adequado.

A definição de clareira de Brokaw (1982) foi usada para determinar o tamanho da clareira (projeção da borda da copa das árvores circunvizinhas até o solo). Embora tenha sido criticada (ex. por POPMA et al., 1988, que sugeriu a inclusão das áreas perturbadas das bordas da floresta como parte da clareira), essa definição vem sendo usada como padrão em estudos desta natureza (ex. OLIVEIRA; BRAZ, 1995). Clareiras artificiais foram criadas com áreas abertas de 100 m², 400 m², 800 m² e 1.200 m².

O experimento foi instalado em quatro linhas com oito clareiras em cada uma. No total foram 16 repetições de clareiras pequenas (100 m²), 8 de clareiras médias (400 m²) e 4 repetições para clareiras grandes (800 m²) e muito grandes (1.200 m²).

Os transectos foram compostos de acordo com o tamanho da clareira por quatro e até oito subparcelas de 5 x 5 m instalados ao longo das clareiras na direção leste-oeste, seguidos por mais duas subparcelas (5 x 5 m), entrando

no sub-bosque da floresta (Fig. 1). As duas últimas subparcelas localizadas além da borda da clareira foram classificadas como borda da floresta 1 e 2 e as subparcelas adjacentes às florestas como borda da clareira. Todas as outras subparcelas foram consideradas como centro da clareira, não obstante o tamanho de abertura. Quatro transectos adicionais formados por oito subparcelas contíguas de 5 x 5 m foram estabelecidos na floresta não perturbada, paralelos às linhas formadas pelos eixos centrais das clareiras, a uma distância de 50 m (Fig. 1).

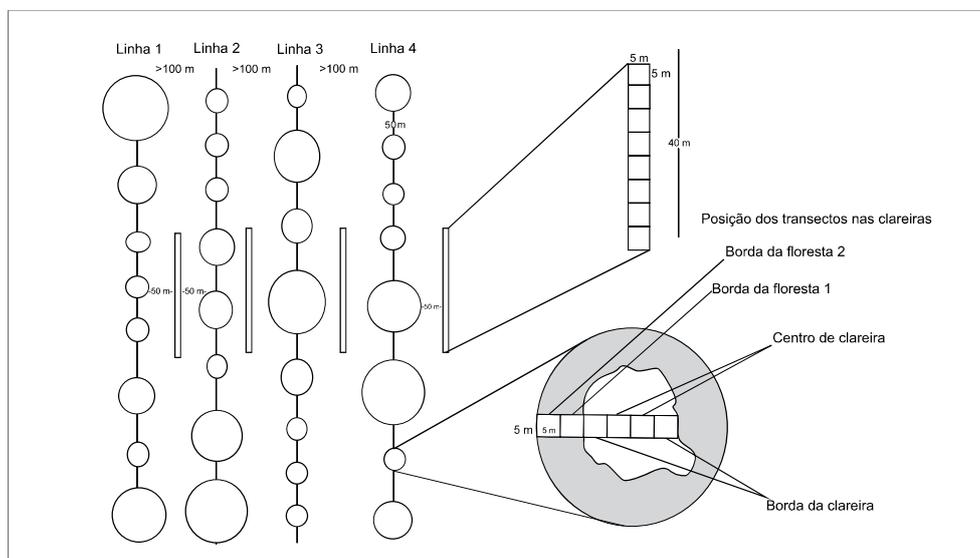


Fig. 1. Distribuição das clareiras, transectos e subparcelas nas clareiras artificiais e no sub-bosque da floresta natural.

O estudo envolveu medidas do crescimento das plântulas, ingresso, mortalidade, densidade, riquezas e diversidade das espécies. Todas as plântulas acima de 1 m de altura foram etiquetadas, identificadas e medidas (diâmetros tomados a 0,30 m de altura). Imediatamente após a abertura da clareira nenhuma plântula com mais de 1 m de altura sobreviveu.

As medidas nas parcelas iniciaram-se um ano após a abertura da clareira. Para analisar o crescimento no primeiro ano nas clareiras artificiais, considerou-se que as plantas cresceram do zero. Esta suposição foi possível tendo em vista que após a abertura das clareiras nenhuma plântula com mais de 1 m de altura foi encontrada.

A densidade relativa de espécies pioneiras foi usada como um parâmetro ambiental para demonstrar as diferenças entre floresta natural, bordas e tamanhos diferentes de clareiras.

2.3. Fotografia Hemisférica

As fotografias hemisféricas das clareiras, obtidas medindo a porcentagem de abertura do dossel (WHITMORE et al., 1993), foram tiradas no centro das clareiras, 1,3 m acima do solo em dias nublados no fim da estação seca (outubro de 1997).

As clareiras foram classificadas de acordo com suas porcentagens de abertura de dossel em sete classes (0,0%-9,9%, 10,0%-14,9%, 15,0%-19,9%, 20,0%-24,9%, 25,0%-29,9%, 30,0%-34,9% e > 35,0%).

Estes resultados foram obtidos com fotografias hemisféricas analisadas usando Winphot versão 4.0 (TER STEEGE, 1994). Antes da análise, as imagens foram tratadas pelo software Adobe Photoshop versão 4.01, usando o comando "Threshold" para converter a escala cinza das fotografias em imagens de alto contraste preto e branco.

O comando "Threshold" permitiu que um determinado nível da escala cinza fosse especificado como ponto inicial, de modo que todos os pixels mais claros do que este ponto inicial fossem convertidos ao branco, e todos os pixels mais escuros convertidos ao preto. O ponto inicial de 250 (em uma escala de 255) foi selecionado por experimentação e erro, e aplicado às fotografias hemisféricas, a fim de evitar problemas na interpretação das imagens (ex. confusão entre troncos cinzentos e o dossel aberto ou entre nuvens e as copas das árvores).

2.4. Manipulação de Dados e Análises

2.4.1. Taxa de Mortalidade

A taxa de mortalidade foi calculada como sugerido por Sheil et al. (1995), pela fórmula:

$$M = 1 - (N_t/N_0)^{1/T}$$

Onde:

N_0 e N_t são contagens das populações no início e no fim do intervalo de medição t .

2.4.2. Taxa de Ingresso

Foram considerados ingressos todas as plântulas nas subparcelas que alcançaram o mínimo de 1 m de altura. A taxa de ingresso foi padronizada dividindo o número total de ingressos em um censo pelo número de plantas em um censo precedente, dividido pelo intervalo em anos entre os censos (CONDIT et al., 1995).

2.4.3. Taxa de Crescimento

A taxa de crescimento foi calculada pela fórmula:

$$\Delta = (dbh_2 - dbh_1) / tempo$$

Onde:

dbh_1 - diâmetro da árvore em um censo precedente

dbh_2 - diâmetro da árvore em um censo subsequente

$tempo$ - intervalo em anos entre os censos

2.4.4. Riqueza das Espécies e Diversidade

A riqueza das espécies foi definida como o número total de espécies nas subparcelas (KENT; COKER, 1992) e a diversidade calculada pelo índice α de Fisher (CONDIT et al., 1996; 1998) que é adequado a mudanças no tamanho da amostra e pode ser usado para extrapolar e prever o número de espécies em amostras maiores (CONDIT et al., 1996; 1998). Diferenças no crescimento de plântulas foram estatisticamente testadas pela análise de variância.

2.4.5. Análise Estatística

As diferenças estatísticas de densidade relativa, taxa de mortalidade e taxa de ingresso foram testadas pelo teste do χ^2 (MANOKARAN; KOCHUMMEN, 1994).

Algumas clareiras pequenas foram completamente cobertas por apenas uma ou duas subparcelas. Nestes casos, estas subparcelas foram classificadas unicamente como centro da clareira. Por consequência, nestas clareiras não foi possível classificar nenhuma subparcela como borda da clareira. A análise estatística para as taxas de crescimento, mortalidade e ingresso foi feita em quatro estágios:

1) Dados de todas as quatro classes de tamanho da clareira foram analisados pela análise de variância usando um modelo que reflete o efeito de "nesting" (efeito de ninho) para os tratamentos de posição dentro das clareiras e usando apenas as três posições que podem ser identificadas em todas as clareiras (borda da floresta 1, borda da floresta 2 e clareira). Os fatores linha e tamanho foram considerados como principais e sua significância foi testada contra o erro principal da parcela, enquanto posição e posição em interação com tamanho da clareira foram testadas contra o erro restante da variância.

2) Para as três maiores classes de tamanho, foi possível identificar duas posições dentro da clareira (borda e centro da clareira). Crescimento, ingresso e mortalidade foram analisados por análise de variância usando um modelo que reflete o efeito de "nesting" para os tratamentos de posição dentro das clareiras. Os fatores linha e tamanho foram considerados como principais e sua significância foi testada contra o erro principal da parcela, enquanto posição e posição em interação com tamanho das clareiras foram testadas contra o erro restante da variância.

3) Dados das quatro classes de tamanho de clareira foram analisados por análise de variância usando um modelo que reflete o efeito de “nesting” para os tratamentos de posição dentro das clareiras, usando apenas as duas posições localizadas fora da clareira: borda da floresta 1 (subparcela na floresta em contato com a borda da clareira) e borda da floresta 2 (subparcela adjacente à anterior e sem contato com a clareira). Os fatores linha e tamanho foram considerados como principais e sua significância foi testada contra o erro principal da parcela, enquanto posição e posição por interação com tamanho foram testadas contra o erro restante da variância.

4) A análise de variância das classes de tamanho das clareiras, para crescimento, ingresso e mortalidade foi conduzida usando um modelo que considerou os fatores linha e tamanho e as diferenças estatísticas entre tamanhos de clareiras testadas pelo teste de Tukey ($p < 0,05$).

O efeito das aberturas de dossel no crescimento, ingresso e mortalidade da população de mudas amostradas nas clareiras artificiais e no sub-bosque da floresta natural foi analisado por regressão. Como houve evidência de que os resíduos não possuíam distribuição normal, os dados foram normalizados usando a transformação pela raiz quadrada.

3. Resultados

3.1. Classificação do Tamanho da Clareira

Quando a classificação de tamanho da clareira foi comparada com a abertura de dossel medida por meio de fotografia hemisférica, observou-se que algumas clareiras grandes apareceram classificadas de forma equivocada, uma vez que apresentaram aberturas de dossel menores do que clareiras em classes de tamanho menores (Fig. 2). Este erro na classificação foi causado pelas características da estrutura da floresta ao redor das clareiras.

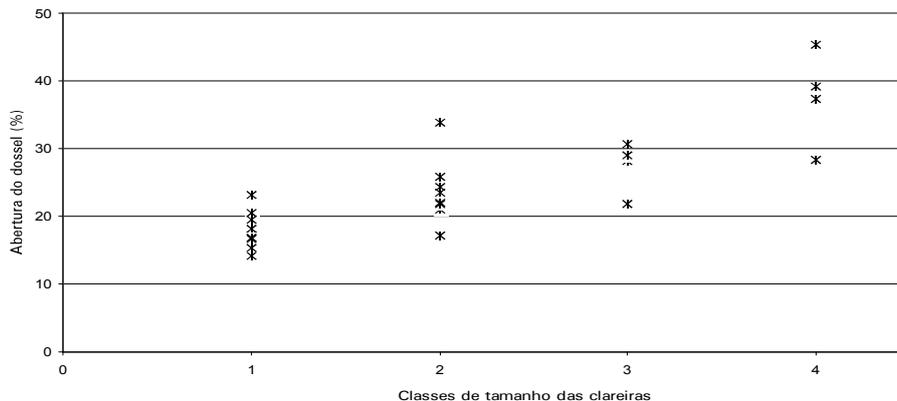


Fig. 2. Abertura do dossel de acordo com a distribuição das clareiras nas diferentes classes de tamanho: 1) pequena – 100 m²; 2) média – 400 m²; 3) grande – 800 m²; 4) muito grande – 1.200 m².

3.2. Densidade das Plântulas

A densidade das plântulas nas clareiras, um ano após sua abertura, foi similar à do sub-bosque da floresta apenas nas grandes clareiras. Houve uma tendência para o aumento da densidade das clareiras pequenas para as maiores. A densidade também aumentou com a abertura do dossel, mas somente para clareiras com aberturas do dossel acima de 30%.

No segundo ano foi observada uma redução na densidade das plantas nas clareiras grandes e na maior classe de abertura do dossel. As clareiras pequenas tiveram um pequeno aumento enquanto as clareiras médias e as outras classes de abertura do dossel permaneceram com densidade de plantas semelhante ao primeiro ano (Tabela 1). Este efeito foi provocado pelo aumento do ingresso nas clareiras menores e pelas taxas de mortalidade mais elevadas nas clareiras maiores.

A densidade de plantas nas clareiras, dois anos após a abertura, ainda foi menor dentro das clareiras do que no sub-bosque da floresta, com uma tendência para aumentar das bordas para os centros das clareiras. Nas bordas da floresta não houve nenhuma diferença significativa (Tabela 1).

Tabela 1. Densidade média (número de plantas por hectare) e erro padrão nas clareiras artificiais (por classe de tamanho de clareira) e no sub-bosque da floresta natural no primeiro (1998) e segundo (1999) ano após a abertura das clareiras.

	Nº	Ano			
		1998	Erro padrão	1999	Erro padrão
Sub-bosque	4	9.675	619	10.150	449
Tamanho da clareira					
Pequena	16	5.829	491	7.375	632
Média	8	9.431	898	9.389	835
Grande	4	9.913	724	9.185	1.004
Muito grande	4	9.725	1.250	8.862	1.443
Posição na clareira					
Borda da floresta 2	32	10.875	624	10.887	624
Borda da floresta 1	32	9.762	693	10.350	688
Borda da clareira	21	8.421	509	8.643	576
Centro da clareira	32	8.397	604	8.719	699

3.3. Composição, Riqueza e Diversidade de Espécies

As dez espécies mais comuns nas clareiras artificiais e floresta natural representaram respectivamente 43% e 32% do total da população de plântulas nestes ambientes em 1999. Não houve diferenças maiores porque clareiras artificiais foram consideradas juntas sem distinção de tamanho, mas ainda assim apenas uma espécie de urtiga (*Solanum* sp.) representou 17% da população total desta comunidade. Como esperado a maioria das espécies nas clareiras artificiais foi de pioneiras e, em floresta natural, de espécies tolerantes (Tabela 2).

Tabela 2. Número de plantas e densidade relativa das espécies mais comuns nas clareiras e no sub-bosque da floresta natural.

Clareiras artificiais			Sub-bosque da floresta natural		
Espécies	Nº de plantas	%	Espécies	Nº de plantas	%
<i>Solanum</i> sp.*	402	17,2	<i>Psychotria</i> sp.	57	7,1
<i>Cecropia</i> spp.*	131	5,2	<i>Annona</i> <i>ambotay</i>	34	4,2
<i>Urera</i> sp.*	104	4,4	<i>Brosimum</i> <i>uleanum</i>	29	3,6
<i>Aegiphila</i> sp.*	92	3,9	<i>Tetragastris</i> <i>altissima</i>	23	2,9
<i>Sapium</i> <i>marmiere*</i>	61	2,6	<i>Piper</i> <i>hispidinervium*</i>	20	2,5
<i>Justicia</i> sp.*	55	2,4	<i>Neea</i> sp.	20	2,5
<i>Metrodorea</i> <i>flavia*</i>	43	1,8	<i>Quararibea</i> <i>guianensis</i>	19	2,4
<i>Cassia</i> <i>lucens*</i>	39	1,7	<i>Metrodorea</i> <i>flavia</i>	18	2,2
<i>Schizolobium</i> <i>amazonicum*</i>	38	1,6	<i>Pithecellobium</i> sp.	18	2,2
<i>Piper</i> <i>hispidinervium*</i>	36	1,5	<i>Galipea</i> <i>trifoliata</i>	16	2,0
Total das espécies mais comuns	1.001	42,7		256	31,9
Total	2.342			802	

*Espécies que fazem parte do grupo de espécies pioneiras considerado neste estudo.

Espécies como *Metrodorea flavia* aparentemente têm a capacidade de se regenerar tanto em clareiras como no sub-bosque da floresta. No entanto, 31 espécies se regeneraram apenas nas clareiras, entre elas algumas de alto valor de mercado (ex. *Callycophyllum* *acreanum*, *Dipterix* *odorata* e *Hura* *creptans*) e quatro apenas no sub-bosque da floresta (ex. *Rheedia* *acuminata*). Rebrotos de espécies menos comuns na regeneração (ex. *Micropholis* *venulosa* e *Brosimum* *rubescens*) foram encontrados em clareiras. Eles cresceram a partir de árvores e plântulas cortadas durante a criação da clareira (Tabela 3).

O número de espécies variou de acordo com o tamanho da clareira. Subparcelas no sub-bosque da floresta, bordas e centros de pequenas e médias clareiras possuíram um número similar de espécies, gêneros e famílias. Nos centros das clareiras maiores foi observado um número menor de espécies um e dois anos após a abertura (Tabela 4).

Tabela 3. Ocorrência de espécies arbóreas com distribuição restrita às clareiras, bordas, sub-bosque da floresta natural, bordas e sub-bosque e bordas e clareiras.

Clareira	Bordas	Sub-bosque	Bordas e sub-bosque	Bordas e clareiras
<i>Aegiphila</i> sp.	<i>Ampelocera ruizii</i>	<i>Cordia goeldiana</i>	<i>Aspidosperma auriculatum</i>	<i>Abuta</i> sp.
<i>Astronium leicotei</i>	<i>Bactris gaviona</i>	<i>Eschweilera grandiflora</i>	<i>Ecclinusa</i> sp.	<i>Acalypha</i> sp.
<i>Bauhinia</i> sp.1	<i>Gallesia gorazema</i>	<i>Heisteria ovata</i>	<i>Guarea kunthiana</i>	<i>Ampelocera</i> sp.
<i>Bauhinia</i> sp.2	<i>Genoma</i> sp.	<i>Rheedia acuminata</i>	<i>Himatanthus sucuuba</i>	<i>Annona</i> sp.
<i>Brosimum rubecens</i>	<i>Gettarda</i> sp.		<i>Maytenus</i> sp.	<i>Apeiba timbourbou</i>
<i>Callycophyllum acreanum</i>	<i>Licaria</i> sp.		<i>Micropholis</i> sp.	<i>Apuleia leiocarpa</i>
<i>Cecropia</i> sp.1	<i>Oxandra</i> sp.		<i>Denocarpus bacaba</i>	<i>Brosimum acutifolium</i>
<i>Ceiba pentandra</i>	<i>Palicourea guianensis</i>		<i>Theobroma</i> sp.	<i>Casearia silvestris</i>
<i>Ceiba sumauma</i>	<i>Socratea exorrhiza</i>		<i>Tetragastris altissima</i>	<i>Cassia lucens</i>
<i>Coccoloba paniculata</i>	<i>Tapura juruna</i>			<i>Castilla ulei</i>
<i>Cordia alliodora</i>	<i>Theobroma microcarpum</i>			<i>Cecropia leucoma</i>
<i>Dipterix odorata</i>				<i>Cecropia</i> sp.2
<i>Drypetes</i> sp.				<i>Chrysophyllum auratum</i>
<i>Erythrina glauca</i>				<i>Eschweileira odorata</i>
<i>Hura creptans</i>				<i>Guadua werbembaueri</i>
<i>Jaracatea espinosa</i>				<i>Heliocarpus</i> sp.
<i>Maclura tinctoria</i>				<i>Hirtella</i> sp.
<i>Micropholis venulosa</i>				<i>Inga velutina</i>
<i>Miroxilum balsamum</i>				<i>Iryanthera paradoxa</i>
<i>Parinari</i> sp.				<i>Jacaranda copaia</i>
<i>Perebea mollis</i>				<i>Micropholis guyanensis</i>
<i>Pouroma</i> sp.1				<i>Pausandra trianae</i>
<i>Pseudobombax coriacea</i>				<i>Pouroma</i> sp.2
<i>Schefflera morototoni</i>				<i>Pouteria</i> sp.
<i>Sclerolobium</i> sp.				<i>Solanum</i> sp.
<i>Schizolobium amazonicum</i>				<i>Spondias lutea</i>
<i>Spondias mombin</i>				<i>Theobroma sylvestris</i>
<i>Spondias testudinis</i>				<i>Theobroma ovoratum</i>
<i>Trema micrantha</i>				<i>Urera</i> sp.
<i>Vernonia ferruginia</i>				<i>Zanthoxylum</i>
<i>Vismia</i> sp.				

Tabela 4. Número total de plantas nas parcelas, densidade relativa de espécies pioneiras, riqueza de espécies e índice de diversidade α de Fisher nas clareiras artificiais (classificados de acordo com o tamanho da clareira, abertura do dossel e posição da subparcela na clareira).

	Número de plantas	Densidade relativa de pioneiras (%)*	Riqueza de espécies	α (Fisher)
1998				
Sub-bosque	802	4,1a	112	35,4
Posição na clareira				
Borda da floresta 1	870	3,3a	115	35,5
Borda da floresta 2	782	4,2a	109	34,4
Borda da clareira	1.236	38,9b	134	38,2
Centro da clareira	1.243	48,6c	132	37,3
Tamanho da clareira				
Pequena	553	30,2b	108	40,1
Média	680	46,4c	105	34,7
Grande	582	38,0d	89	29,3
Muito grande	669	45,1c	80	23,7
1999				
Sub-bosque	803	3,0a	114	36,3
Posição na clareira				
Borda da floresta 1	852	3,2a	113	34,9
Borda da floresta 2	802	5,8b	121	39,6
Borda da clareira	1.191	36,9c	140	41,2
Centro da clareira	1.277	45,4d	138	39,3
Tamanho da clareira				
Pequena	672	28,5a	127	46,3
Média	667	42,8b	114	39,5
Grande	534	36,8c	93	32,5
Muito grande	595	52,4d	87	28,1

*Porcentagens seguidas da mesma letra não são significativamente diferentes (teste χ^2 , $p < 0,05$).

No primeiro ano, a diversidade foi mais alta no sub-bosque da floresta (controle) do que nas clareiras. No segundo ano após a abertura, clareiras pequenas e médias e subparcelas estabelecidas na borda da floresta (borda da floresta 1) apresentaram índice de diversidade de Fisher maior do que aqueles obtidos no sub-bosque da floresta. Em geral, a diversidade na maioria das áreas perturbadas (clareiras e borda da floresta 1) aumentou enquanto nas áreas não perturbadas (sub-bosque e borda da floresta 2) permaneceu constante (Tabela 4).

A porcentagem de espécies pioneiras na comunidade de plântulas aumentou das bordas para o centro das clareiras. No entanto, não houve diferenças significativas entre as bordas da clareira e o sub-bosque da floresta (controle).

As diferenças entre as bordas da floresta e clareiras foram altamente significativas. Diferenças entre bordas das clareiras e centro das clareiras também foram significantes ($p < 0,05$) (Tabela 4).

A proporção de espécies pioneiras em clareiras variou em torno de 30% a mais de 50%, de acordo com o tamanho da clareira e das aberturas do dossel (Fig. 3 e 4).

A proporção de espécies pioneiras na comunidade das plântulas também aumentou quando a abertura do dossel aumentou de 5% até 25%. Acima deste valor permaneceu quase constante até aumentar novamente nas clareiras maiores com aberturas de dossel acima de 40% (Fig. 4). A correlação entre abertura do dossel e a porcentagem de espécies pioneiras foi significativa ($R^2 = 0,32$, $GL = 35$, $p < 0,001$ no primeiro ano e $R^2 = 0,29$, $GL = 35$, $p = 0,001$ no segundo ano após a exploração) (Fig. 3).

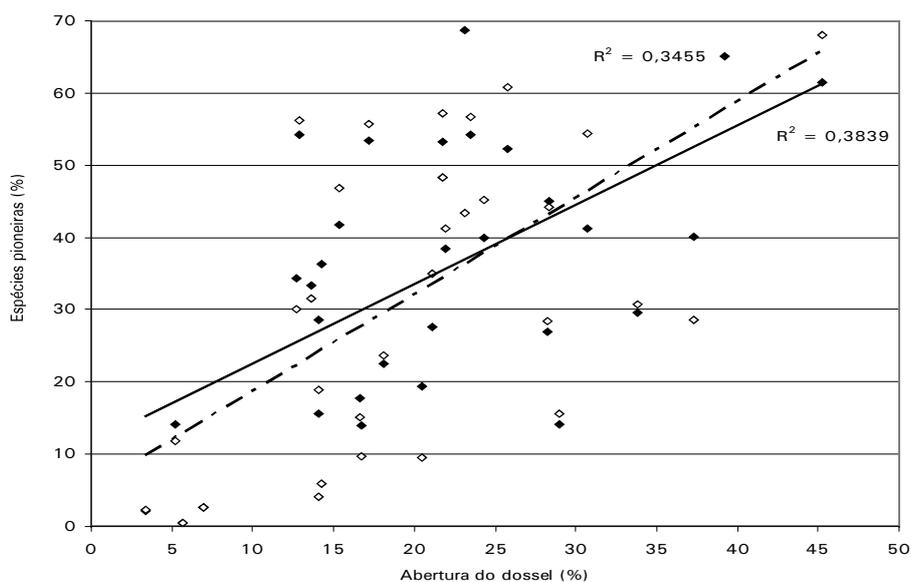


Fig. 3. Porcentagem média de espécies pioneiras na comunidade de plântulas, em relação à abertura do dossel, um ano (símbolos fechados) e dois anos (símbolos abertos) após a abertura das clareiras.

As linhas de regressão indicadas são as seguintes: $y = 12,4 + 0,25x$ ($R^2 = 0,32$, $GL = 35$, $p < 0,001$) um ano (linha intertrilhada) e $y = 11,6 + 0,271x$ ($R^2 = 0,29$, $GL = 35$, $p = 0,001$) dois anos (linha cheia) após a abertura das clareiras.

Conseqüentemente, as clareiras pequenas tiveram uma menor proporção de espécies pioneiras do que as de outros tamanhos. Era esperado que a proporção de espécies pioneiras aumentasse da menor clareira para a maior, no entanto, neste estudo, não houve nenhuma diferença significativa entre os outros tamanhos de clareira (Fig. 4).

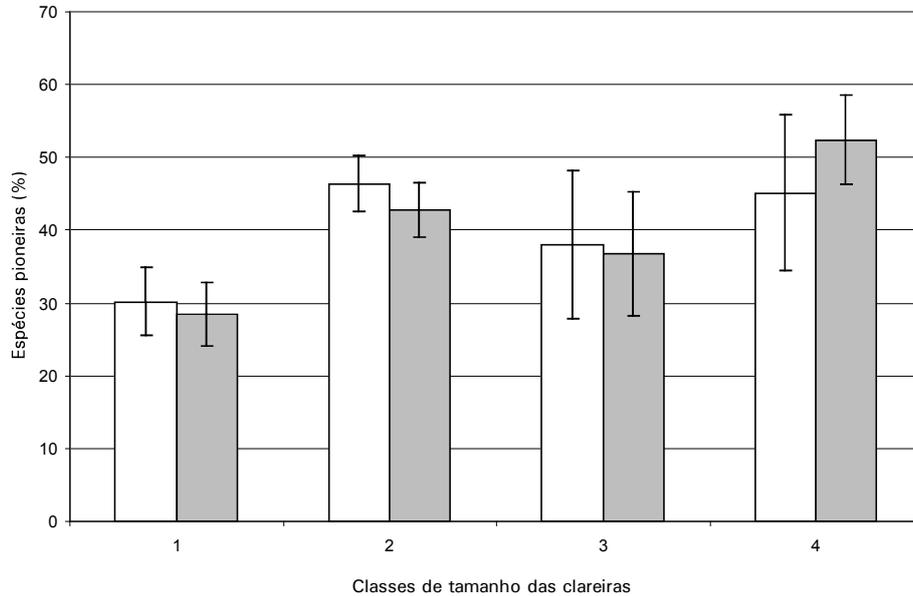


Fig. 4. Densidade relativa das espécies pioneiras de acordo com a classe de tamanho das clareiras: 1) pequena – 100 m²; 2) média – 400 m²; 3) grande – 800 m²; e 4) muito grande – 1.200 m²), um ano (colunas brancas) e dois anos (colunas cinza) após a abertura das clareiras.

3.4. Taxa de Crescimento de Plântulas

No primeiro ano, o crescimento de plântulas em clareiras foi alto e positivamente correlacionado com o tamanho da clareira, mas a taxa de crescimento diminuiu no segundo ano. Ambos, tamanho da clareira e aberturas do dossel, tiveram forte influência no crescimento das plântulas. O crescimento foi menor em clareiras pequenas, não houve diferenças entre clareiras médias e grandes, e clareiras muito grandes apresentaram crescimento significativamente maior (Tabelas 5 e 6, Fig. 5).

Tabela 5. Média e desvio-padrão para o incremento médio anual em diâmetro (cm · ano⁻¹) nas clareiras no primeiro e segundo ano após a abertura.

Tamanho da clareira	Nº	Incremento (cm · ano ⁻¹)*	Erro padrão	F	p
Pequena	16	1,04a	0,06		
Média	8	1,29ab	0,08		
Grande	4	1,24ab	0,12		
Muito grande	4	1,53b	0,12	5,62	< 0,004

*Médias seguidas da mesma letra não são significativamente diferentes (teste de Tukey, p < 0,05).

Os valores de F e p são derivados da análise de variância para testar os efeitos do tamanho da clareira isoladamente.

Tabela 6. Incremento médio anual e erro padrão ($\text{cm} \cdot \text{ano}^{-1}$) das plântulas dois anos após a criação das clareiras e resultados da Anova para comparar os efeitos do tamanho da clareira e da posição na clareira.

Posição na clareira	Nº	Incremento médio anual ($\text{cm} \cdot \text{ano}^{-1}$)	Erro padrão	Valor de F	Valor de p
a) Borda da clareira 1	32	0,27	0,04	1,63	0,21
Borda da clareira 2	32	0,35	0,04		
b) Borda da clareira	21	1,26	0,04	1,97	0,18
Centro da clareira	21	1,35	0,04		
c) Borda da floresta 1	32	0,27	0,04	161,00	< 0,001
Borda da floresta 2	32	0,35	0,04		
Clareira	32	1,27	0,04		
Sub-bosque	4	0,20	0,01		

Os valores F e p são derivados da análise de variância para testar: a) efeito das clareiras separadamente; b) efeito da posição borda da floresta "nested" no tamanho da clareira usando dados de todas as quatro classes de tamanho das clareiras; c) efeito das posições dentro das clareiras (borda x centro) "nested" no tamanho da clareira usando os dados das três maiores classes de tamanho; e d) efeito da posição das subparcelas considerando bordas da floresta 1, bordas da floresta 2 e todas as clareiras juntas "nested" no tamanho da clareira.

Do mesmo modo, aberturas do dossel nas classes 1 (testemunha de 0% a 10%), 2 (de 10% a 15%), 3 e 4 (de 15% a 25%), 5 e 6 (de 25% a 35%) e 7 (aberturas do dossel maior que 35%) apresentaram diferenças significantes na taxa de crescimento (Fig. 5 e Tabela 6). A regressão linear entre aberturas do dossel e taxa de crescimento de plântulas apresentou um alto $R^2 = 0,61$ (Fig. 5).

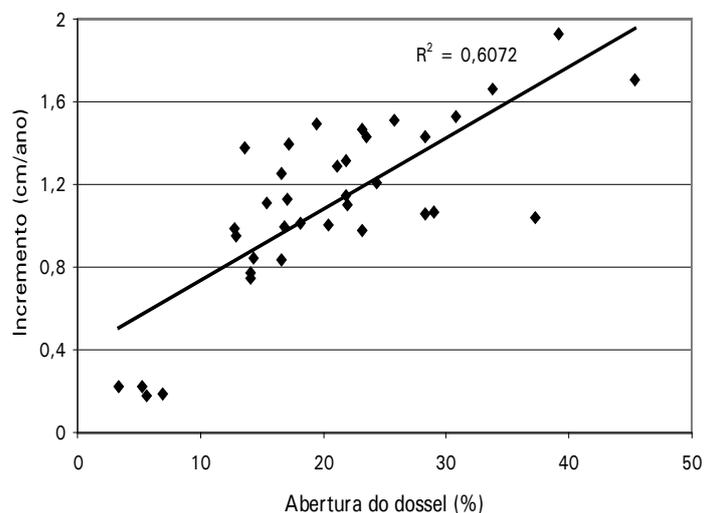


Fig. 5. Incremento médio em diâmetro em relação à abertura do dossel para as plântulas crescendo nas 32 clareiras artificiais e no sub-bosque da floresta natural nos dois primeiros anos após a abertura das clareiras.

A linha de regressão indicada tem a fórmula: $y = 0,387 + 0,0347 x$ ($R^2 = 0,61$, GL = 35, $p = 0,001$).

O crescimento das plântulas foi semelhante no sub-bosque e nas bordas da floresta 1 e 2. Não houve diferenças significativas entre as taxas de crescimento das plântulas na borda e centro das clareiras, mas as plântulas nas clareiras cresceram significativamente mais rápido do que as das bordas da floresta 1 e 2 (Tabela 6).

3.5. Ingresso e Mortalidade de Plântulas

Considerando que não havia plantas acima de 1 m de altura nas clareiras após a abertura em 1997, a densidade de plântulas amostrada em 1998 pode ser considerada como ingresso para este período.

Não houve diferenças significativas no ingresso com relação ao tamanho das clareiras. No entanto, nas clareiras maiores (classe 4) o ingresso apresentou valores bastante menores do que os observados nas outras classes de tamanho de clareiras.

O ingresso foi menor no sub-bosque do que nas clareiras e semelhante às médias da borda da floresta 2. O ingresso na borda da floresta 1 foi significativamente maior do que na borda da floresta 2. As três maiores classes de tamanho apresentaram ingresso no centro das clareiras superior ao das bordas (Tabela 7). A correlação entre abertura de dossel e ingresso não foi significativa ($R^2 = 0,03$, GL = 35, $p > 0,29$).

Tabela 7. Ingresso médio e erro padrão nas clareiras artificiais de acordo com o tamanho da clareira e posição da subparcela no segundo ano após a abertura das clareiras e no sub-bosque da floresta natural.

	Nº	Ingresso (plantas · ha ⁻¹)	Erro padrão	Valor de F	Valor de p
1) Tamanho da clareira					
Pequena	16	2.250	260		
Média	8	1.261	367		
Grande	4	1.133	520		
Muito grande	4	979	520	1,03	> 0,05
2) Posição na clareira					
a) Borda da floresta 2	32	350	215		
Borda da floresta 1	32	987	215	9,13	0,004
b) Borda da clareira	21	1.129	235		
Centro da clareira	21	1.833	235	4,48	0,049
c) Borda da floresta 2	32	350	171		
Borda da floresta 1	32	987	171		
Clareira	32	1.406	171	9,79	< 0,001
Sub-bosque	4	606	145		

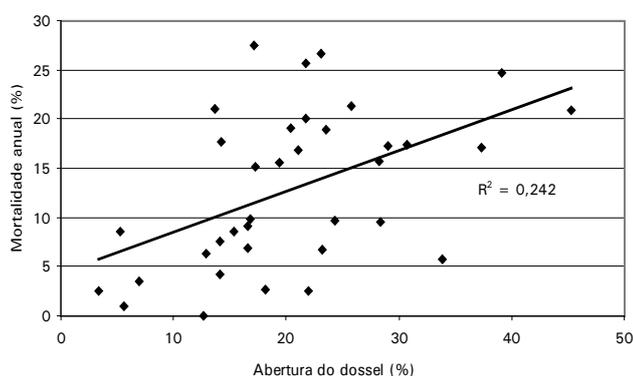
Os valores F e p são derivados da análise de variância para testar: 1) efeito das clareiras separadamente; 2a) efeito da posição borda da floresta "nested" no tamanho da clareira usando dados de todas as quatro classes de tamanho das clareiras; 2b) efeito das posições dentro das clareiras (borda x centro) "nested" no tamanho da clareira usando os dados das três maiores classes de tamanho; e 2c) efeito da posição das subparcelas considerando bordas da floresta 1, bordas da floresta 2 e todas as clareiras juntas "nested" no tamanho da clareira.

A mortalidade média anual das plântulas foi de 3,9% no sub-bosque da floresta natural, não apresentando diferença significativa entre os diferentes tamanhos de clareira estudados ou posições dentro ou ao redor das clareiras. No entanto, foi possível observar um aumento no valor da taxa de mortalidade das clareiras menores para as maiores. A mortalidade também foi significativamente mais alta nas clareiras do que nas bordas da floresta 1 e 2 (Tabela 8).

Tabela 8. Mortalidade média anual e erro padrão nas clareiras artificiais dois anos após a abertura das clareiras e no sub-bosque da floresta natural.

	Nº	Mortalidade (% ano ⁻¹)	Erro padrão	Valor de F	Valor de p
1) Tamanho da clareira					
Pequena	16	11,82	0,02		
Média	8	13,80	0,03		
Grande	4	18,99	0,04		
Muito grande	4	18,04	0,04	1,33	0,287
2) Posição na clareira					
a) Borda da floresta 2	32	2,65	2,19		
Borda da floresta 1	32	4,50	2,19	0,36	0,554
b) Borda da clareira	21	17,75	2,44		
Centro da clareira	21	16,03	2,44	0,19	0,667
c) Borda da floresta 2	32	4,49	2,06		
Borda da floresta 1	32	2,65	2,06		
Clareira	32	13,06	2,06	4,22	< 0,05
Sub-bosque	4	3,91	2,87		

Os valores F e p são derivados da análise de variância para testar: 1) efeito das clareiras separadamente; 2a) efeito da posição borda da floresta "nested" no tamanho da clareira usando dados de todas as quatro classes de tamanho das clareiras; 2b) efeito das posições dentro das clareiras (borda x centro) "nested" no tamanho da clareira usando os dados das três maiores classes de tamanho; e 2c) efeito da posição das subparcelas considerando bordas da floresta 1, bordas da floresta 2 e todas as clareiras juntas "nested" no tamanho da clareira.



A abertura do dossel apresentou uma correlação relativamente alta ($R^2 = 0,24$, $DF = 35$, $p < 0,002$) com uma clara tendência a aumentar com o aumento da abertura do dossel (Fig. 6).

A linha de regressão tem a fórmula $y = 4,33 + 0,416x$ ($R^2 = 0,24$, $GL = 35$, $p < 0,02$).

Fig. 6. Taxa de mortalidade das plântulas de acordo com a abertura do dossel nas 32 clareiras artificiais e no sub-bosque da floresta natural nos dois primeiros anos após a abertura das clareiras.

3.6. Regeneração de Espécies Comerciais

O número total de plântulas de espécies comerciais foi muito baixo para conduzir a análise estatística, e a densidade relativa apresentou uma tendência a diminuir das clareiras menores para as maiores (Tabela 9).

O ingresso de espécie comercial foi muito variável entre o tamanho da clareira e não mostrou nenhuma tendência consistente a aumentar ou diminuir, com picos nas clareiras pequenas e muito grandes e valores semelhantes nas outras classes de tamanho de clareira (Tabela 9).

Tabela 9. Médias e erro padrão para densidade de plântulas (ha^{-1}), ingresso (ha^{-1}), crescimento ($\text{cm} \cdot \text{ano}^{-1}$) e mortalidade ($\% \cdot \text{ano}^{-1}$), das espécies comerciais nas clareiras artificiais e no sub-bosque da floresta natural.

Densidade	Nº	Número de plantas (ha^{-1})	Erro padrão
Clareiras pequenas	16	892	221
Médias	8	728	141
Grandes	4	562	72
Muito grandes	4	646	294
Sub-bosque	4	1.137	275
Ingresso		Número de plantas (ha^{-1})	Erro padrão
Clareiras pequenas	16	471	215
Médias	8	71	38
Grandes	4	98	35
Muito grandes	4	200	82
Sub-bosque	4	150	54
Crescimento		Incremento médio em diâmetro ($\text{cm} \cdot \text{ano}^{-1}$)	Erro padrão
Clareiras pequenas	16	0,87	0,08
Médias	8	1,00	0,09
Grandes	4	1,08	0,13
Muito grandes	4	0,99	0,17
Sub-bosque	4	0,38	0,09
Mortalidade		Mortalidade média anual (%)	Erro padrão
Clareiras pequenas	16	2,08	2,01
Médias	8	7,71	3,84
Grandes	4	3,55	3,55
Muito grandes	4	13,00	9,43
Sub-bosque	4	3,08	1,08

O crescimento das espécies comerciais variou de modo similar ao tamanho da clareira, quando foi feita a análise com todas as espécies de plantas conjuntamente. A taxa de crescimento destas espécies foi maior ($0,38 \text{ cm} \cdot \text{ano}^{-1}$) no sub-bosque da floresta do que a média obtida para toda a população de plantas ($0,24 \text{ cm} \cdot \text{ano}^{-1}$) (Tabela 9). Provavelmente isto ocorreu porque a maioria das espécies comerciais é pioneira (sensu SWAINE; WHITMORE, 1988), enquanto no sub-bosque a maior parte da população (97%) é composta por espécies tolerantes (Tabela 4).

A mortalidade foi bem maior em clareiras muito grandes (13,0%) do que nas clareiras menores (2,1%), sugerindo que a mortalidade não afetou as espécies comerciais diferentemente das outras espécies (Tabela 9).

4. Discussão

A presença de *Piper hispidinervum* entre as espécies mais comuns na floresta natural é uma evidente influência de clareira natural na regeneração do sub-bosque da floresta.

A ocorrência de algumas espécies exclusivamente nas bordas das clareiras amostradas parece ser mais um acidente do que uma necessidade específica deste ambiente para a regeneração destas espécies. Algumas espécies pioneiras ocorreram apenas nas clareiras (ex. *Trema* sp., *Schefflera* sp., *Jaracatea* sp. e *Ceiba* sp.), assim como espécies (também pioneiras) comuns às áreas inundadas (*Callycophyllum* sp., *Erythrina* sp. e *Hura* sp.). As espécies *Ceiba* spp. na Amazônia Central e Oriental só são comuns nas várzeas (florestas inundadas) e aparentemente apenas nos estados do Acre e Rondônia são encontradas em terra firme (observação pessoal). Algumas espécies tolerantes à sombra, como *Micropholis venulosa* e *Brosimum rubecens*, foram encontradas somente em áreas de clareiras. Uma possível explicação para a presença destas espécies nesse ambiente são os rebrotos produzidos pelo corte de árvores e plântulas, o que também contribuiu para a elevada riqueza de espécies das clareiras.

A baixa diferença relativa entre riqueza e diversidade de espécies (índice α de Fisher) entre pequenas e médias clareiras e a floresta natural um ano após a abertura suporta a suposição de Hawthorne (1993) de que há pouca evidência para afirmar que a exploração florestal, quando bem conduzida, produza danos significativos à diversidade de espécies como um todo ou cause prejuízo à extração de produtos não-madeireiros.

O aumento observado no índice α de Fisher em todos os tamanhos de clareiras e classes de abertura de dossel, no segundo ano após a abertura das clareiras, considerando que este índice permaneceu praticamente estável no sub-bosque da floresta, sugere que há uma tendência de que a diversidade continuará a aumentar nas clareiras. Há também uma clara indicação de que essa diversidade se recupera mais lentamente em clareiras maiores que 1.000 m² ou em aberturas do dossel maiores que 25%. Clareiras deste tamanho são raras mesmo quando a extração das toras é mecanizada (ex. OLIVEIRA; BRAZ, 1995). Ainda assim, a tendência parece ser de que a composição e a riqueza das espécies em clareiras grandes, mesmo que de forma mais lenta, aumentarão com a continuidade do processo de sucessão vegetal (ex. RAJESH et al., 1996), tornando-se maior do que na floresta natural.

O aumento significativo da densidade relativa de espécies pioneiras com o aumento do tamanho da clareira e aberturas do dossel, nos dois primeiros anos da abertura das clareiras, suporta a afirmação de Barton (1984) de que a densidade de espécies pioneiras é maior em clareiras grandes. No estudo de Barton (1984), as espécies tolerantes à sombra mostraram uma pequena diferença na densidade relativa entre tamanhos de clareiras, e nenhuma evidência

pôde ser encontrada para a hipótese de que espécies pioneiras regeneram mais efetivamente (sic) no centro e espécies tolerantes à sombra nas bordas da clareira. No entanto, o resultado desse estudo com clareiras artificiais sugere que há uma diferença significativa na densidade relativa de espécies pioneiras da borda para o centro das clareiras. Este resultado indica a possibilidade de que espécies pioneiras tenham maior sucesso de estabelecimento na regeneração natural no centro das clareiras, especialmente em grandes clareiras onde a diferenciação destes ambientes (borda e centro) em número de horas de luz, temperatura e disponibilidade de água é mais evidente.

A elevada proporção de espécies pioneiras em clareiras grandes pode também ser um efeito da sazonalidade descrito por Brokaw (1982), uma vez que as clareiras artificiais foram abertas no meio da estação seca, período que coincide com a dispersão das sementes da maioria das espécies pioneiras. Embora as sementes não germinem durante a estação seca (junho–outubro) (GARWOOD, 1983), a chuva de semente nas clareiras pode favorecer posteriormente a germinação e estabelecimento das espécies pioneiras.

A menor densidade de plântulas em clareiras comparada com sub-bosque da floresta dois anos após a criação da clareira pode ser interpretada como resultado da alta taxa de mortalidade de plântulas no segundo ano, especialmente em clareiras grandes (Tabela 9).

Somente as pequenas clareiras (considerando classe de tamanho 1 e aberturas do dossel < 25%) continuaram a mostrar um alto ingresso de plântulas no segundo ano. O ano de 1998 foi marcado pelo evento “El Niño”, que promoveu uma longa estação seca no Acre e, provavelmente, resultou em um microclima (temperatura, umidade e variação da disponibilidade de água) desfavorável à sobrevivência das plântulas.

Desta forma, o centro das clareiras pequenas pode ter um ambiente similar à borda das clareiras grandes. Embora neste estudo nenhuma diferença significativa tenha sido encontrada na taxa de mortalidade entre o centro e a borda das clareiras, a maior mortalidade em grandes clareiras pode ser um efeito indireto do gradiente do microclima dentro das clareiras.

Apesar das espécies de Gramineae não terem sido amostradas neste estudo, a colonização por um tipo de Gramineae não identificada (nome vernacular Taquari), que não foi observada nas pequenas clareiras, provavelmente afetou a densidade e ingresso de plântulas em grandes clareiras.

Taxas de crescimento também foram muito afetadas pelo tamanho e aberturas do dossel. Após dois anos a taxa de crescimento diferiu significativamente entre quatro classes de abertura do dossel das seis consideradas no estudo das clareiras. Em clareiras grandes (classes de tamanho 3 e 4 e aberturas de dossel acima de 35%), provavelmente o número de horas de luz por dia foi maior e composto de maiores proporções de comprimentos de onda fotossinteticamente ativos (PAR – photosynthetically active radiation) do que nas pequenas clareiras ou no sub-bosque da floresta, favorecendo o crescimento de plantas e a germinação de sementes fotoblásticas (DENSLOW et al., 1990).

A posição das plântulas nas clareiras não resultou em uma diferença significativa na taxa de crescimento. No entanto, clareiras são reconhecidas

como ambientes não uniformes para o crescimento das plântulas, assim, embora PAR recebida decline com o aumento da distância do centro da clareira ainda permanece acima das condições normais do sub-bosque da floresta, muitos metros além da borda da clareira, dentro da floresta circunvizinha (BRONW, 1996), favorecendo o crescimento das plântulas nesta região.

Taxas de crescimento foram maiores no centro do que na borda das clareiras, mas não foram significativamente diferentes. Em clareiras grandes e muito grandes essa diferença foi ainda maior e caso fosse analisada de forma separada poderia ser estatisticamente significativa. No entanto, isto não pode ser verificado quando todas as clareiras foram analisadas juntas (sem distinção de tamanho ou abertura do dossel), indicando que um tamanho mínimo de clareira é necessário para que este efeito seja percebido.

Embora a regeneração das espécies comerciais tenha apresentado uma grande variação na densidade e ingresso nos diferentes tamanhos das clareiras estudadas, esta variação não foi estatisticamente significativa. A criação das clareiras afetou significativamente a taxa de crescimento das plântulas destas espécies, mas o tamanho da clareira não produziu variação no crescimento destas espécies. No entanto, algumas espécies pioneiras comerciais, como a *Cedrela odorata*, provavelmente poderão ser beneficiadas pela abertura de clareiras de tamanhos diferentes e isto foi mascarado pelo efeito do grupo.

5. Conclusões

1) Clareiras pequenas e médias (até 800 m²), ou clareiras com menos de 25% de abertura do dossel resultaram em melhores perspectivas para regeneração do ponto de vista do manejo florestal, com uma proporção menor de espécies pioneiras, maior diversidade e menor mortalidade, apesar das taxas de crescimento médio anual das plântulas nos dois primeiros anos terem sido significativamente menores do que nas grandes clareiras.

2) Tamanho de clareira e aberturas do dossel afetaram o crescimento, ingresso, mortalidade e composição da regeneração.

3) A classificação prévia de clareiras por tamanho concordou amplamente com medidas subseqüentes em aberturas do dossel, mas a categoria de tamanho às vezes subestima as aberturas do dossel, devido à influência da estrutura da floresta circunvizinha às clareiras. A proximidade de clareiras naturais pode potencializar o efeito da abertura do dossel de pequenas ou médias clareiras, fazendo suas aberturas apresentarem resultados similares aos de clareiras grandes. Esse fator limita o uso da definição de Brokaw (1982) com base unicamente na projeção das copas das árvores, e os resultados fornecidos pelas medidas das aberturas do dossel possuem maior precisão.

4) Apesar da impossibilidade da realização da análise estatística, aparentemente a regeneração das espécies comerciais não foi afetada pela abertura do dossel em nenhum outro modo, senão no aumento da taxa de crescimento.

5) A diferença não significativa em crescimento das espécies comerciais, nos diferentes tamanhos de clareiras, pode ter sido causada pelo fato de que

este grupo é composto por espécies com diferentes características ecológicas, e o crescimento mais lento das espécies tolerantes mascara o crescimento mais rápido das pioneiras.

6. Referências

ARRIAGA, L. Gap dynamics of a tropical cloud forest in Northeast Mexico. **Biotropica**, v. 20, 178-184, 1988.

BARTON, A. M. Neotropical pioneer and shade tolerant tree species: do they partition treefall gaps? **Tropical Ecology**, v. 25, p. 196-202, 1984.

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, p. 437-439, 1989.

BAZZAZ, F. A.; PICKETT, S. T. A. Physiological ecology of tropical succession: a comparative review. **Annual Review Ecology Systems**, v. 11, p. 287-310, 1980.

Boletim Agrometeorológico 1990-1994. Rio Branco, AC, n. 5, 1996a. Não paginado.

Boletim Agrometeorológico 1995. Rio Branco, AC, n. 6, 1996b. Não paginado.

BORMANN, F. H.; LIKENS, G. E. Development of vegetation after clear cutting: species strategy and plant community dynamics. In: BORMANN, F. H.; LIKENS, G. E. **Pattern and process in a forested ecosystem: disturbance, development and the steady state based on the Hubbard Brook ecosystem study**. New York: Springer-Verlag, 1979. 253 p. il. chap. 4, p. 101-137, 1979.

BROKAW, N. V. L. The definition of treefall gap and its effect on measures of forest dynamics. **Biotropica**, v. 14, p. 158-160, 1982.

BROKAW, N. V. L. Gap-phase regeneration in a tropical forest. **Ecology**, v. 66, p. 682-687, 1985a.

BROKAW, N. V. L. Treefalls, regrowth, and community structure in tropical forest. In: PICKETT, S. T. A.; WHITE, P. S. **The ecology of natural disturbance and path dynamics**. New York: Academic Press, 1985b.

BROKAW, N. V. L. 1989. Species composition in gaps and structure of a tropical forest. **Ecology**, v. 70, n. 3, p. 538-541, 1989.

BROWN, N.; WHITMORE, T. C. Do dipterocarp seedlings really partition tropical rain forest gaps. **Philosophical Transactions the Royal Society B**, n. 335, p. 369-378, 1992.

BROWN, N. A gradient of seedling growth from the centre of tropical rain forest canopy gap. **Forest Ecology and Management**, v. 82, n. 1/3, p. 239-244, 1996.

BROWN, N. The implications of climate and gap microclimate for seedling growth conditions in a Bornean lowland rain forest. **Journal of Tropical Ecology**, v. 9, p. 153-168, 1993.

BURSLEM, D. F. R. P.; ALDER, D.; WHITMORE, T. C. **COSSI**: a cohort simulation model of forest growth and yield in the Solomon Islands. Oxford: Oxford Forestry Institute, 1996. 64 p. (Occasional papers, 50).

CHANDRASHEKARA, U. M.; RAMAKRISHNAN, P. S. Successional patterns and gap phase dynamics of a humid tropical forest of the Western Ghats of Kerala, India: ground vegetation, biomass, productivity and nutrient cycling. **Forest Ecology and Management**, v. 70, n. 1/3, p. 23-40, 1994.

CONDIT, R.; HUBBELL, S. P.; FOSTER, R. B. Demography and harvest potential of Latin American timber species: data from a large permanent plot in Panama. **Journal of Tropical Forest Science**, v. 7, n. 4, p. 599-622, 1995.

CONDIT, R.; HUBBELL, S. P.; LAFRANKIE, J. V.; SUKUMAR, R.; MANOKARAN, N.; FOSTER, R. B. F.; ASHTON, P. S. Specie-area and species-individual relationships for tropical trees: a comparison of three 50-ha plots. **Journal of Ecology**, 84:549-562, 1996.

CONDIT, R.; FOSTER, R. B.; HUBBELL, S. P.; SUKUMAR, R.; LEIGH, E. G.; MANOKARAN, N.; LAO, S. L.; La FRANKIE, J. V.; ASHTON, P. S. Assessing forest diversity on small plots: calibration using species-individual curves from 50-ha plots. In: DALLMEIER, F.; COMISKEY, J. A. (Ed). **Forest biodiversity research, monitoring and modelling: conceptual back ground and old World Case Studies**. Agroforest Systems, v. 41, n. 3, 1998.

DENSLOW, J. S.; SCHULTZ, J. C.; STRAIN, B. R. Growth responses of tropical shrubs to treefall gap environments. **Ecology**, 71:165-179, 1990.

DENSLOW, J. S.; ELLISON, A. M.; SANFORD, R. Treefall gap size effects on above and below -ground process in a tropical wet forest. **Journal of Ecology**, v. 86, p. 597-609, 1998.

GARWOOD, N. C. Seed germination in a seasonal tropical forest in Panama: a community study. **Ecological Monographs**, v. 53, n. 2, p. 159-181, 1983.

GRUBB, P. J. The maintenance of species richness in plant communities: the importance of the regeneration niche. **Biology Review**, v. 52, p.107-145, 1977.

HARTSHORN, G. S. Tree falls and tropical forest dynamics. In: TOMLINSON, P. B.; ZIMMERMAN, M. H. (Ed.) **Tropical trees as living systems**. Cambridge: Cambridge University Press, 1978. p. 617-637, Chap. 26.

HAWTHORNE, W. D. Forest regeneration after logging. In: FINDINGS of a study in the Bia South Game Production Reserve Ghana. 1993. (ODA Forestry Series, n. 3) 52 p.

KENNEDY D. N. and SWAINE M. D. Germination and growth of colonising species in artificial gaps of different sizes in dipterocarp forest. **Philosophical Transactions the Royal Society B**, n. 335, p. 357-366, 1992.

KENT, M.; COKER, P. **Vegetation description and analysis: a practical approach**. England: J. Wiley and Sons, 1992. 363 p.

KOBE, R. K.; PACALA, S. W.; SILANDER JUNIOR, J. A. Juvenile tree survivorship as a component of shade tolerance. **Ecological Applications**, v. 5, p. 2, p. 517-532, 1995.

KYEREH, B.; SWAINE, M. D.; THOMPSON, J. Effect of light on the germination of forest trees in Ghana. **Journal of Ecology**, v. 87, p. 772-783, 1999.

MANOKARAN, N.; KOCHUMMEN, K. M. Recruitment, growth and mortality of three species in a lowland dipterocarp forest in Peninsular Malaysia. **Journal of Tropical Ecology**, v. 3, p. 315-330, 1987.

OLIVEIRA, M. V. N. d'; BRAZ, E. M. Reduction of damage to tropical moist forest through planned harvesting. **Commonwealth Forestry Review**, v. 74, n. 3, p. 208-210, 1995.

POPMA J.; BONGERS, F.; MARTINEZ-RAMOS, M.; VENEKLAAS, E. Pioneer species distribution in tree-fall gaps in Neotropical rain forest; a gap definition and its consequences. **Journal of Tropical Ecology**, v. 4, p. 77-88, 1988.

RAJESH, N.; KUMAR, B. M.; VIJAYAKUMAR, N. K. Regeneration characteristics of selection felled forest gaps of different ages in the ever green forests of Sholayar, Kerala, India. **Journal of Tropical Forest Science**, v. 8, n. 3, p. 355-368, 1996.

RICHARDS, P. W. **The Tropical Rain Forest**. Cambridge: Cambridge University Press, 1952. 450 p.

SHEIL, D.; BURSLEM, D. F. R. P.; ALDER, D. The interpretation and misinterpretation of mortality rate measures. **Journal of ecology**, v. 83, p. 331-333, 1995.

SWAINE, M. D. and WHITMORE, T. C. On the definition of ecological species groups in Tropical rain forests. **Vegetatio**, v. 75, p. 81-86, 1996.

SWAINE, M. D.; AGYEMAN, V. K.; KYEREH, B.; THOMPSON, J.; VEENENDAAL, E. M. 1997. **Ecology of tree species in Ghana**. 76 p. (ODA Forestry Series. n. 7).

TER STEEGE, H. **Hemiphot**: a programme to analyse vegetation indices, light and light quality from hemispherical photographs. The Netherlands: Tropenbos Wageningen, 1994. (Tropenbos. Documents No. 3).

TUOMELA, K.; KUUSIPALO, J.; VESA, LAURI, NURYANTO, K., SAGALA, A. P. S. and ADJERS, G. 1996. Growth of dipterocarp seedlings in artificial gaps: an experiment in a logged-over rainforest in south Kalimantan, Indonesia. **Forest Ecology and Management**, v. 81, n. 1/3, p. 95-100, 1996.

UHL, C.; CLARK, C.; DEZZEO, N.; MAQUIRINO, P. Vegetation Dynamics in Amazonian Treefall Gaps. **Ecology**, v. 69, p. 751-763, 1988.

WELDEN, C. W.; HEWETT, S. H.; HUBBELL, S. P.; FOSTER, R. B. 1991. Sapling survival, growth, and recruitment: relationship to canopy height in a Neotropical forest. **Ecology**, v. 72, p. 35-50, 1991.

WHITMORE, T. C. Canopy gaps and the two major groups of forest trees. **Ecology**, v. 70, p. 536-538, 1989.

WHITMORE, T. C.; BROWN, N. D.; SWAINE, M. D.; KENNEDY D.; GOODWIN-BAILEY; GONG, W. K. Use of hemispherical photographs in forest ecology: measurement of gap size and radiation totals in a Bornean tropical rain forest. **Journal of Tropical Ecology**, v. 9, p. 131-151, 1993.

Anexo I. Lista das espécies pioneiras.

Nome científico	Família	Nome comum
<i>Acacia pollyphylla</i> A. DC.	Mimosaceae	Espineiro-vermelho
<i>Acalypha</i> sp.	Euphorbiaceae	Maria-preta
<i>Acalypha</i> sp.	Euphorbiaceae	Pirarucu
<i>Apeiba echinata</i> Gaertn.	Tiliaceae	Envira-pente-de-macaco
<i>Apeiba timbourbou</i> Aubl.	Tiliaceae	Malva-pente-de-macaco
<i>Calycophyllum spruceanum</i> Benth.	Rubiaceae	Mulateiro
<i>Cavanillezia</i> sp.	Bombacaceae	Butijão
<i>Cecropia</i> spp.	Cecropiaceae	Embaúba
<i>Cedrela odorata</i> L.	Meliaceae	Cedro-vermelho
<i>Ceiba pentandra</i> (L.) Gaertn.	Bombacaceae	Sumaúma-branca
<i>Ceiba samauma</i>	Bombacaceae	Sumaúma-preta
<i>Chorizia speciosa</i> St. Hill.	Bombacaceae	Sumaúma-barriguda
<i>Cordia alliodora</i> (R.F.) Chaw	Boraginaceae	Freijó
<i>Cordia goeldiana</i> Hub.	Boraginaceae	Freijó-preto
<i>Cordia</i> sp.	Boraginaceae	Freijó-branco
<i>Erythrina glauca</i> Willd.	Fabaceae	Mulungu
<i>Goupia glabra</i> Aubl.	Celastraceae	Capoeiro
<i>Heliocarpus</i> sp.	Tiliaceae	Malva-branca
<i>Jacaranda copaia</i> (Aubl.) D. Don.	Bignoniaceae	Marupá
<i>Jaracatia espinosa</i> Aubl.	Caricacea	Jaracatia
<i>Maclura tinctoria</i> (L.) D. Don. ex. Steud.	Moraceae	Tatajuba
<i>Ochroma pyramidalis</i> Urb.	Bombacaceae	Pau-balsa
<i>Pachira</i> sp.	Bombacaceae	Paineira
<i>Piptadenia suaveolens</i> Miq.	Mimosaceae	Angico-amarelo
<i>Pourouma aspera</i> Trécul.	Cecropiaceae	Torém-lixá
<i>Sapium marmiere</i> Hub.	Euphorbiaceae	Burra-leiteira-folha-grande
<i>Sapium glandulatum</i> Pax.	Euphorbiaceae	Burra-leiteira-folha-miúda
<i>Schyzollubium amazonicum</i> Hub.	Caesalpiniaceae	Canafístula
<i>Solanum</i> sp.	Solanaceae	Jurubeba
<i>Tabebuia impetiginosa</i> (Mart.) Tol.	Bignoniaceae	Pau-d'arco-roxo
<i>Tabebuia serratifolia</i> (Vahl.) Nichols.	Bignoniaceae	Pau-d'arco-amarelo
<i>Trema micrantha</i> (L.) Blume	Ulmaceae	Piriquiteira
<i>Urera</i> sp.	Urticaceae	Urtiga-branca
<i>Zanthoxylum rhoifolium</i> Lam.	Rutaceae	Limãozinho (amarelo)

Anexo II. Lista das espécies consideradas comerciais neste trabalho.

Nome científico	Família	Nome comum
<i>Aniba canelila</i> (H.B.K.) Mez.	Lauraceae	Casca-preciosa
<i>Apuleia molaris</i> Spruce ex. Benth.	Caesalpiniaceae	Cumaru-cetim
<i>Aspidosperma vargasii</i> A. DC.	Sapotaceae	Amarelão
<i>Aspidosperma</i> sp.	Sapotaceae	Amarelinho-pereiro
<i>Aspidosperma macrocarpa</i> Mart.	Sapotaceae	Pereiro
<i>Astronium leicotei</i> Ducke	Anacardiaceae	Aroeira/Maracatiara
<i>Buchenavia</i> sp.	Combretaceae	Imbirindiba-roxa
<i>Calycophyllum spruceanum</i> Benth.	Rubiaceae	Mulateiro
<i>Carapa guianensis</i> Aubl.	Meliaceae	Andiroba
<i>Caryocar glabrum</i> (Aubl.) Pers.	Cariocaraceae	Piquiarana
<i>Cariniana</i> sp.	Lecythidaceae	Jequitibá
<i>Cedrela odorata</i> L.	Meliaceae	Cedro/Cedro-vermelho
<i>Copaifera multijuga</i> Hayne	Caesalpiniaceae	Copaíba
<i>Cordia alliodora</i> (R.F.) Chaw	Boraginaceae	Freijó
<i>Cordia goeldiana</i> Hub.	Boraginaceae	Freijó-preto
<i>Cordia</i> sp.	Boraginaceae	Freijó-branco
<i>Couratari macrosperma</i> A.S. Smith	Lecythidaceae	Tauari/Toari-vermelho
<i>Diplotropis purpurea</i> (Rich.) Amsh.	Fabaceae	Sucupira-preta
<i>Dipteryx odorata</i> (Aubl.) Willd	Fabaceae	Cumaru-ferro
<i>Enterolobium schomburskii</i> Benth.	Mimosaceae	Orelha-de-macaco
<i>Goupia glabra</i> Aubl.	Celastraceae	Capoeiro
<i>Guarea purusiana</i> C. DC.	Meliaceae	Jitó-terra-firme
<i>Guarea kunthiana</i> A. Juss.	Meliaceae	Jitó-preto
<i>Guarea pterorachis</i> Harms	Meliaceae	Jitó-vermelho
<i>Heisteria ovata</i> Benth.	Olacaceae	Itaubarana
<i>Hymenaea courbaril</i> L.	Caesalpiniaceae	Jatobá
<i>Hymenaea oblongifolia</i> Hub.	Caesalpiniaceae	Jutaí
<i>Hymenolobium excelsum</i> Ducke	Fabaceae	Angelim-da-mata
<i>Hymenolobium</i> sp.	Fabaceae	Angelim-amarelo
<i>Hymenolobium</i> sp.	Fabaceae	Angelim-rajado

Continua...

Anexo II. Continuação.

Nome científico	Família	Nome comum
<i>Macrobium acaceifolium</i> Benth.	Caesalpinaceae	Arapari
<i>Manilkara surinamensis</i> (Miq.) Dub.	Sapotaceae	Maçaranduba
<i>Mezilaurus itauba</i> (Meissn.) Taub.	Lauraceae	Itaúba
<i>Myroxylon balsamum</i> Harms	Fabaceae	Bálsamo
<i>Parkia pendula</i> Benth. ex. Walp.	Mimosaceae	Angelim-pedra
<i>Peltogyne</i> sp.	Caesalpinaceae	Roxinho
<i>Protium apiculatum</i> Swartz	Burseraceae	Breu-vermelho
<i>Qualea grandiflora</i> Mart.	Volchisiaceae	Catuaba-roxa
<i>Qualea tesmannii</i> Milldr.	Vochysiaceae	Catuaba
<i>Swietenia macrophylla</i> King.	Meliaceae	Aguano
<i>Tabebuia impetiginosa</i> (Mart.) Tol.	Bignoniaceae	Pau-d'arco-roxo
<i>Tabebuia serratifolia</i> (Vahl.) Nichols.	Bignoniaceae	Pau-d'arco-amarelo
<i>Terminalia</i> sp.	Combretaceae	Imbirindiba-amarela
<i>Torresea acreana</i> Ducke	Caesalpinaceae	Cerejeira
<i>Vatairea sericea</i> Ducke	Fabaceae	Sucupira-amarela
<i>Vatairea</i> sp.	Fabaceae	Angelim-amargoso