

CONSERVAÇÃO DA BIODIVERSIDADE

EM PAISAGENS ANTROPORIZADAS DO BRASIL

Carlos A. Peres, Jos Barlow, Toby A. Gardner
e Ima Célia Guimarães Vieira (Orgs.)



FUNDAÇÃO GRUPO BOTICÁRIO
DE PROTEÇÃO À NATUREZA

Editora
UFPR

CONSERVAÇÃO DA **BIODIVERSIDADE** EM PAISAGENS ANTROPIZADAS DO BRASIL

Carlos A. Peres, Jos Barlow, Toby A. Gardner
e Ima Célia Guimarães Vieira (Orgs.)



FUNDAÇÃO GRUPO BOTICÁRIO
DE PROTEÇÃO À NATUREZA

Editora
UFPR

© Carlos Peres, Jos Barlow, Toby Gardner e Ima Célia Guimarães Vieira (Orgs.)

**CONSERVAÇÃO DA
BIODIVERSIDADE**
EM PAISAGENS ANTROPIZADAS DO BRASIL

Coordenação editorial

Daniele Soares Carneiro

Revisão

Maria Cristina Périgo

Revisão final

Organizadores

Tradução dos capítulos 3, 9, 10, 15, 16, 17, 18 e 20

Paulo Roberto Maciel dos Santos

Projeto gráfico, capa e editoração eletrônica

Rachel Cristina Pavim

Série Pesquisa, n. 220

UNIVERSIDADE FEDERAL DO PARANÁ - SISTEMA DE BIBLIOTECAS
BIBLIOTECA CENTRAL – COORDENAÇÃO DE PROCESSOS TÉCNICOS

Conservação da biodiversidade em paisagens antropizadas do Brasil /
Carlos A. Peres... [et al.] (Orgs.) - Curitiba: Ed. UFPR, 2013.
587p. - il. algumas color., mapas, grafs., tabs. - (Pesquisa; n. 220)

ISBN 9788565888219

Inclui referências

1. Biodiversidade. 2. Florestas - Brasil. I. Peres, Carlos A. II. Série.

CDD 333.95

ISBN 978-85-65888-21-9

Ref. 697

Direitos desta edição reservados à

Editora UFPR

Rua João Negrão, 280 - Centro

Caixa Postal 17309

Tel.: (41) 3360-7489 / Fax: (41) 3360-7486

80010-200 - Curitiba - Paraná - Brasil

www.editora.ufpr.br

editora@ufpr.br

Fundação Grupo Boticário de Proteção à Natureza

Rua Gonçalves Dias, 225 - Batel
80240-340 - Curitiba - Paraná - Brasil

2013

Capítulo 13

Modelagem dos impactos a longo prazo do corte seletivo de árvores sobre a diversidade genética e estrutura demográfica de quatro espécies arbóreas tropicais na Floresta Amazônica¹

Alexandre M. Sebbenn. Instituto Florestal de São Paulo, Estação Experimental de Tupi, C.P. 339, 13400-970, Piracicaba, SP, Brazil. alexandresebbenn@yahoo.com.br. Institut für Forstgenetik und Forstpflanzenzüchtung, Bundesforschungsanstalt für Forst- und Holzwirtschaft, Sieker Landstrasse 2, D-22927 Grosshansdorf, Germany; **Bernd Degen.** Institut für Forstgenetik und Forstpflanzenzüchtung, Bundesforschungsanstalt für Forst- und Holzwirtschaft, Sieker Landstrasse 2, D-22927, Grosshansdorf, Germany; **Vânia C. R. Azevedo.** Embrapa Cenargen, C.P. 48, 66095-100, Brasília-DF, Brazil; **Marivana B. Silva.** Universidade Federal do Pará, Campus Bragança, Rua Leandro Ribeiro s/n, Bairro Aldeia, CEP 68600-000, Bragança-PA, Brazil; **André E. B. de Lacerda.** Embrapa Amazônia Oriental, C.P. 48, 66095-100, Belém-PA, Brazil; **Ana Y. Ciampi.** Embrapa Cenargen, C.P. 48, 66095-100, Brasília-DF, Brazil; **Milton Kanashiro.** Embrapa Amazônia Oriental, C.P. 48, 66095-100, Belém-PA, Brazil; **Francimary da S. Carneiro.** Embrapa Amazônia Oriental, C.P. 48, 66095-100, Belém-PA, Brazil; **Ian Thompson.** Embrapa Amazônia Oriental, C.P. 48, 66095-100, Belém-PA, Brazil; **Marilyn D. Loveless.** Department of Biology, The College of Wooster, 931 College Mall, Wooster, OH 44691, USA

Introdução

Nas últimas três décadas, a floresta tropical Amazônica tem experimentado altas taxas de desflorestamento, causada principalmente pela extração seletiva de madeira e conversão de terras florestais para a agricultura de grãos e pastagens (Asner *et al.*, 2005). Para espécies arbóreas tropicais o impacto do corte raso é obvio; as populações nestes sítios são perdidas e populações de espécies em florestas adjacentes não exploradas são mais ou menos isoladas em fragmentos de vários tamanhos. O corte seletivo é o sistema primário de produção de madeira em florestas tropicais (Sist *et al.*, 2003). Embora permaneça floresta após esta prática de corte, a remoção seletiva de árvores economicamente valiosas e seus genes podem alterar a estrutura genética da população residual, como também afetar a densidade populacional, distribuição diamétrica, produtividade da área e a estabilidade do ecossistema (Hawley *et al.*, 2005). A diversidade genética promove o potencial evolutivo para sustentar a saúde florestal em face de desafios bióticos e mudanças ambientais (Mosseler *et al.*, 2003). Portanto, conservar a estrutura de populações e a diversidade genética de espécies arbóreas é crucial na proteção de ecossistemas florestais (Mosseler *et al.*, 2003; Rajora e Pluhar, 2003). Populações de espécies arbóreas

1 Este capítulo foi publicado anteriormente como: Sebbenn, A. M., Degen, B., Azevedo, V. C. R., Silva, M. B., de Lacerda, A. E. B., Ciampi, A. Y., Kanashiro, M., Carneiro, F. S., Thompson, I., Loveless, M. D. 2008. Modelling the long-term impacts of selective logging on genetic diversity and demographic structure of four tropical tree species in the amazon forest. *Forest Ecology and Management* 254: 335-349. Reproduzido com permissão da Elsevier.

com reduzida diversidade genética são mais susceptíveis ao ambiente ou a doenças relacionadas com reduções em produtividade, adaptação e saúde (Bergmann *et al.*, 1990). A estrutura genética pode ser alterada pelo corte de árvores como um resultado de mudanças nas frequências gênicas nos indivíduos remanescentes ou alterações no sistema de reprodução dentro de populações com reduzida densidade após a exploração (Rajora *et al.*, 2000; Hawley *et al.*, 2005). As consequências genéticas do corte seletivo sobre a diversidade genética e sistema de reprodução de espécies arbóreas têm sido documentadas por estudos experimentais e simulações (Murawski *et al.*, 1994; Rajora e Pluhar, 2003; Gaubitz *et al.*, 2003; Hawley *et al.*, 2005; Degen *et al.*, 2006). Assim, é crucial entender as formas como a biologia das espécies e práticas de manejo interagem para fazer apropriadas decisões sobre o manejo florestal de espécies tropicais o que vai contribuir para a sustentabilidade florestal no longo prazo.

Em termos gerais, o corte seletivo pode ter dois principais efeitos sobre populações de espécies arbóreas tropicais: (a) redução no número total de indivíduos reprodutivos e (b) isolamento espacial de indivíduos remanescentes. Estes efeitos podem resultar na perda de alelos, redução nas heterozigosidades (Young e Boyle, 2000), aumento na taxa de autofecundação (Murawski *et al.*, 1994; Obayashi *et al.*, 2002; Ledig *et al.*, 2005), cruzamentos correlacionados (Ledig *et al.*, 2005), endogamia e parentesco, alterações na área de vizinhança de polinização (Aldrich e Hamrick, 1998), e redução no tamanho efetivo da população remanescente.

Em geral, muitos estudos têm examinado os efeitos da exploração sobre a diversidade genética, comparando populações não exploradas com populações próximas exploradas. Contudo, este método tem problemas, dado que este assume que as duas populações eram inicialmente idênticas. A comparação de várias populações exploradas com várias não exploradas pode tornar estes estudos mais robustos. Porém, mesmo assim, tais estudos documentam os resultados de um evento particular de corte e não os prováveis efeitos do processo de corte sobre muitos ciclos de cortes sucessivos. Eles promovem medidas de efeitos no curto prazo, geralmente apenas um simples episódio de corte. Contudo, muitos dos efeitos do corte são provavelmente cumulativos e complexos, potencialmente gerando mudanças progressivas ao longo dos cortes contínuos. Estes efeitos são impossíveis de serem detectados simplesmente pela comparação de populações não exploradas com populações recentemente exploradas pelo corte seletivo de árvores, especialmente na floresta Amazônica, onde em muitos casos apenas um simples ciclo de corte tem sido feito.

O paradigma para a exploração madeireira sustentável nos trópicos (em outros lugares) assume que as florestas serão exploradas repetitivamente, em pré-determinados ciclos de corte (muitas vezes determinados por aspectos econômicos). A pressuposição básica é que as florestas e as espécies que as compõem serão resistentes a estes eventos de corte, recobrando a área basal original em cada intervalo de tempo e permitindo a exploração sustentável das espécies no longo prazo, embora haja motivos para suspeitar que isto não ocorrerá. Esses efeitos não podem ser medidos em tempo real, dado que os requeridos

sistemas não existem, ainda com vários ciclos de corte. Para inferir os impactos no longo prazo da exploração ou outras mudanças no uso da terra, são necessários modelos de simulação.

O modelo EcoGene foi desenvolvido para estudar os efeitos do corte seletivo no curto e longo prazo sobre a diversidade genética e demografia de espécies arbóreas (Degen *et al.*, 1996; Degen *et al.*, 2006). O modelo combina elementos de genética de populações, dinâmica demográfica, crescimento das árvores e manejo florestal. Para iniciar as simulações são utilizados dados empíricos de genótipos de árvores individuais, sua posição espacial e seus diâmetros. Este modelo já foi usado para estudar os efeitos da poluição do ar, exploração madeireira por corte seletivo e fragmentação florestal sobre a diversidade genética de espécies arbóreas (Degen e Scholz, 1998; Degen *et al.*, 2002; Degen *et al.*, 2006).

Aqui, nós estudamos os efeitos no longo prazo do corte seletivo de árvores sobre a diversidade genética de quatro espécies arbóreas tropicais [*Bagassa guianensis* Aubl. (Moraceae), *Hymenaea courbaril* L. (Leguminosae), *Manilkara huberi* (Ducke) A. Chev. (Sapotaceae), e *Symphonia globulifera* L. f. (Clusiaceae)] ocorrendo na Floresta Nacional do Tapajós National, estado do Pará, Brasil. Os cenários foram selecionados para permitir comparar os métodos de manejo florestal correntemente utilizados ou propostos para serem utilizados no Brasil e Guiana Francesa.

Material e métodos

Área de estudo

Os dados sobre as espécies usadas para as simulações foram coletados pelo projeto Dendrogene (EMBRAPA/DFID) em uma parcela experimental de 500 ha na Floresta Nacional do Tapajós (55° 00' W, 2° 45' S), km 83, sul de Santarém, no estado do Pará, Brasil (Kanashiro *et al.*, 2002). A floresta do Tapajós é uma típica floresta úmida de *terra firme*. O clima da área é tropical úmido (*Ami* de acordo com o sistema Köppen), com uma precipitação média anual de 1900-2110 mm, uma estação úmida de dezembro a maio, e uma temperatura média mensal entre 24 e 26°C durante o ano.

Espécies estudadas

Todas as quatro espécies são elementos comuns de florestas de terra firme, algumas atingindo alturas de 40 m ou mais, e todas são exploradas para a produção de madeira na Amazônia brasileira. Contudo, as espécies diferem em suas densidades na floresta do Tapajós. *Manilkara* é a mais comum de todas as quatro espécies, com uma densidade de área de estudo de 3,35 árvores >10 cm de diâmetro a altura do peito (DAP) por hectare. *Symphonia* e *Hymenaea* são intermediárias em densidade (0,83 e 0,54 árvores, respectivamente, DAP >10 cm por hectare). A espécie menos comum é a *Bagassa*, a qual é uma pioneira de vida longa, com apenas 0,20 árvores com DAP >10

cm por hectare na região do Tapajós. Em adição, *Bagassa* é dioica, o que reduz ainda mais a densidade efetiva, em uma perspectiva de movimento de pólen. Assim, *Bagassa* é completamente de cruzamento, enquanto que nas outras três espécies, que são hermafroditas existe o potencial para autofecundação.

Todas as quatro espécies são visitadas por insetos, mas algumas têm vertebrados como polinizadores. *Manilkara* é provavelmente completamente polinizada por insetos; incluindo a visita de *Ornidia obesa*, *Eristalis sp.*, *Apis mellifera*, *Mellipona malanoverter*, *Mellipona compressipes*, *Paratetrapedia spp.*, e *Augochloropsis spp* (Maués, 2006). Em adição à polinização por insetos, *Hymenaea* é também indicada como sendo polinizada por morcegos (*Glossophaga soricina*, *Carollia perspicilata*, *Phyllostomus discolor*, e *Artibeus spp.*; Maues, 2006). *Symphonia* tem sido indicada por ter um diverso conjunto de polinizadores através de sua extensão Neotropical. Na costa Rica, lepidópteras têm sido indicados como os polinizadores primários (Pascarella, 1992), enquanto que aves têm sido indicadas como principais polinizadores na Guiana Francesa (Gill *et al.*, 1998) e beija-flores na Amazônia Central (Bittrich e Amaral, 1996). No nosso sítio, *Symphonia* é principalmente polinizada por beija-flores (Maues, 2001). Embora a morfologia floral sugira que *Bagassa* é polinizada por morcegos, a investigação detalhada na nossa área de estudo (Silva, 2005) mostrou que trips são comuns sobre as flores. De fato, a polinização em *Bagassa* é provavelmente pelo vento, associada com trips (Maues, 2006). Os parâmetros reprodutivos nos nossos cenários (Tabela 1) são escolhidos para refletir estas diferenças na biologia floral e síndromes de polinização.

Tabela 1 - Parâmetros utilizados nos cenários para as quatro espécies: *Bagassa guianensis* (Bg), *Hymenaea courbaril* (Hc), *Manilkara huberi* (Mh) e *Symphonia globulifera* (Sg)

No	Parâmetros	Bg	Hc	Mh	Sg
Crescimento					
P1	Taxa média de crescimento (cm/ano) ^a	0,35	0,40	0,37	0,42
P2	Desvio padrão de crescimento (cm/ano)	0,31	0,33	0,25	0,28
P3	Autocorrelação temporal de crescimento	0,43	0,55	0,61	0,53
P4	Máximo diâmetro a 95-percentagem (cm)	139	154	140	80
Demografia					
P5	Densidade de classe de diâmetro 0-10 (N/ha)	0,08	0,20	7,13	0,65
P6	Densidade de classe de diâmetro 10-20 (N/ha)	0,08	0,20	0,81	0,50
P7	Densidade de classe de diâmetro 20-30 (N/ha)	0,02	0,09	0,56	0,20
P8	Densidade de classe de diâmetro 30-40 (N/ha)	0,02	0,09	0,35	0,16
P9	Densidade de classe de diâmetro 40-50 (N/ha)	0,02	0,07	0,34	0,05
P10	Densidade de classe de diâmetro 50-60 (N/ha)	0,02	0,07	0,32	0,03
P11	Densidade de classe de diâmetro 60-70 (N/ha)	0,02	0,07	0,21	0,01
P12	Densidade de classe de diâmetro 70-100 (N/ha)	0,06	0,07	0,57	0,01
P13	Densidade de classe de diâmetro 100-150 (N/ha)	0,05	0,06	0,19	-
Fenologia					
P14	Porcentagem de adultos florescendo – Mínimo	80	48	10	84
P15	Porcentagem de adultos florescendo – Máximo	95	90	85	94

continua

		continuação			
P16	Mínimo diâmetro para a árvore florescer (cm)	42	49	35	20
P17	Ritmo de florescimento (ano/anos)	1/1	1/1	1/4	1/1
Polinização					
P18	Autoincompatibilidade – Mínima	1,0	0,9	0,85	0,85
P19	Autoincompatibilidade – Máxima	1,0	1,0	1,0	1,0
P20	Distância de voo do polinizador – Máximo (m)	2500	2500	800	800
P21	Distância de polinização aleatória (m)	100	100	50	50
Dispersão de sementes					
P22	Proporção de dispersão pelo vento	0	0	0,7	0,1
P23	Expoente para dispersão pelo vento	0	0	5	5
P24	Proporção de dispersão por pequenos pássaros e morcegos	1	0,3	0,3	0,4
P25	Distância para dispersão aleatória de sementes (m)	2000	200	1000	400
P26	Proporção de dispersão por grandes morcegos (poleiros)	0	0,7	-	0,5
P27	Máxima distância de voo até os poleiros (m)	0	2500	-	2500

a) Silva *et al.*, 1995; 1996; Phillips *et al.*, 2004.

Todas as quatro espécies produzem propágulos adaptados à dispersão animal. *Hymenaea* tem frutos grandes com poucas sementes, as quais são comestíveis e às vezes podem ser dispersas a longas distâncias por vertebrados. No entanto, a maioria dos frutos tende a cair debaixo da árvore mãe. Assim, a sua dispersão de sementes foi modelada como uma mistura de padrões, com 30% de sementes dispersas localmente, em um padrão aleatório, num raio de 200 m, e 70% dos frutos dispersos a longas distâncias com distribuição agrupada (como a de sítios de alimentação) até 2.500 m da árvore materna. As outras três espécies produzem pequenos frutos carnosos ou com polpa e, para estas espécies, a dispersão foi simulada por uma combinação de dispersão pelo vento (dispersão local com curva de frequência exponencial negativa), dispersão por pequenos pássaros/morcegos (aleatória) e dispersão a longas distâncias em capoeiras ou área de defecação, como é típico de morcegos e aves maiores (ver Tabela 1 para detalhes).

Tamanho amostral

Todos os indivíduos com DAP ≥ 20 cm dentro da parcela estudada de 500 ha foram mapeados, tiveram o DAP e a altura medida e, foram genotipados para locos microsatélites. Adicionalmente, uma subparcela de 100 ha foi estabelecida para *M. huberi* e *S. globulifera* onde todos os indivíduos ≥ 10 cm foram também mapeados e genotipados. Para cada espécie foram realizados durante um período de dois anos estudos ecológicos sobre fenologia de florescimento, recrutamento de plântulas e dispersão de sementes em floresta não manejada (Kanashiro *et al.*, 2002).

Devido às diferenças na densidade entre as espécies, o número de árvores adultas genotipadas variou de 92 (*Bagassa guianensis*) a 300 (*Manilkara huberi*). Foram revelados os genótipos de cinco a nove locos microsatélites. Os dados foram utilizados para

analisar as frequências alélicas, índices de fixação e a estrutura genética espacial dos adultos (Kanashiro *et al.*, 2002). Para estimar o fluxo gênico e o sistema de reprodução, foram coletadas estruturas de progênies de indivíduos reprodutivos. Entre 20 a 30 sementes foram coletadas de 18 a 30 árvores maternas individuais de cada espécie em pelo menos um ano. A análise genética das progênies foi usada para medir a taxa de cruzamento com base no modelo misto de reprodução (Ritland e Jain, 1981). A distância de dispersão de pólen foi calculada para todas as espécies utilizando a análise TwoGener (Smouse *et al.*, 2001) e adicionalmente *Bagassa*, *Hymenaea* e *Symphonia* utilizando análise de paternidade (Marshall *et al.*, 1998).

Modelo de simulação

No começo das simulações, os dados de entrada e os parâmetros são definidos (Tabela 1). A dinâmica da população de cada espécie é então simulada sobre um específico intervalo. Cada ano simulado inclui etapas em que as árvores crescem, o corte pode ou não ocorrer, indivíduos adultos florescem e são polinizados, o genótipo das sementes são gerados, as sementes são dispersas e indivíduos então sofrem mortalidade com base em parâmetros definidos no modelo. A Figura 1 mostra o fluxograma das diferentes etapas e processos integrados das simulações. Para a descrição detalhada do modelo ver Degen *et al.* (2006).

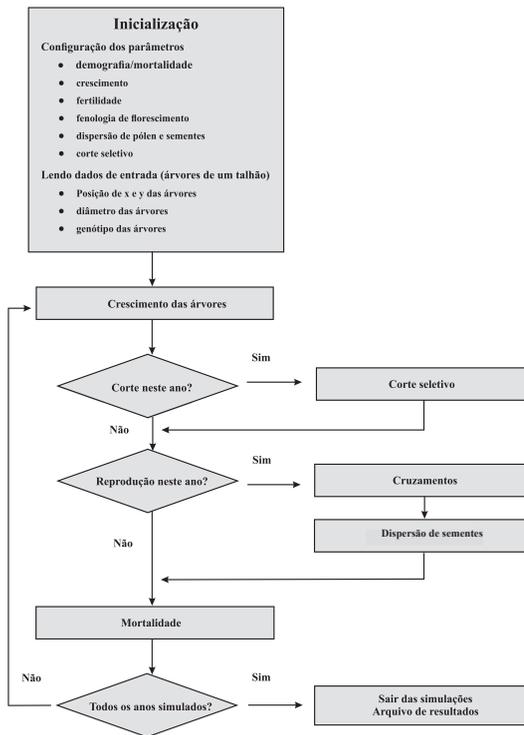


Figura 1 - Processos e fatores integrados no EcoGene.

Conjunto de dados

O conjunto de dados utilizados para as simulações foi gerado em duas etapas. O objetivo foi criar uma população inicial para cada espécie para curadamente refletir suas características genéticas e demográficas no local de estudo em Tapajós. O inventário original de campo forneceu a densidade e a distribuição de classe para árvores com DAP acima de 10 cm, como também o índice de agregação, especificando o agrupamento espacial dos indivíduos. As informações genéticas (frequências alélicas, índice de fixação e a autocorrelação espacial para cada loco) também vieram das populações de Tapajós. Contudo, o inventário não incluiu os juvenis (DAP < 10 cm), os quais são necessários para simular a população real no tempo. Em adição, a diferença na densidade entre as quatro espécies estudadas indicou que o tamanho das populações dentro do local estudado (500 ha) era muito diferente. Para acessar este ponto foi utilizado o subprograma, Data Generation Engine (Dendrobase), que agrega descritores como estes listados acima e gera uma população modelo de um dado tamanho de acordo com parâmetros genéticos e demográficos de campo. Este processo foi usado para produzir populações de 300 indivíduos adultos (tamanho reprodutivo) para cada espécie, para igualar os tamanhos das populações e permitir que os resultados finais das simulações sejam comparáveis entre as espécies. Devido às diferenças na densidade, as populações simuladas para cada espécie ocupavam áreas muito diferentes. Para *Bagassa*, foi requerida uma área de 1.869 ha para incluir 300 indivíduos reprodutivos. As áreas correspondentes para as outras três espécies foram 1.296 ha para *Symphonia*, 1.225 ha para *Hymenaea*, e 217 ha para *Manilkara*.

Para gerar as classes de idade dos juvenis, esta população adulta foi introduzida no modelo EcoGene, e rodada por 500 anos (1.300 anos para *Manilkara*), com florescimento, reprodução e dispersão de sementes como parametrizado dos dados de campo, até a população atingir um tamanho estável. A densidade e mortalidade para os juvenis foram determinadas de dados de campo de Tapajós, utilizando transectos para medir a densidade de plântulas, juvenis e árvores jovens. Após 500 anos (1.300 para *Manilkara*), se tinha uma população em que todas as classes de tamanhos estavam representadas em densidades que correspondem às observações de campo para este sítio florestal. Neste ponto, foram calculados parâmetros genéticos (índice de fixação, frequências gênicas e padrões de autocorrelação espacial) e comparados então com os dados de campo originais. Se eles não correspondiam aos parâmetros originais, o modelo era rodado novamente até a população final corresponder a todos os dados demográficos e genéticos descritores das espécies no local de estudo. Estas compostas populações finais foram então utilizadas como ponto inicial para simular os cenários de corte (Tabela 2).

Para *Bagassa* foram usados cinco locos microssatélites (Silva, 2005), para *Hymenaea* nove locos microssatélites (Lacerda, comunicação pessoal), para *Manilkara* dados de oito locos microssatélites (Azevedo *et al.*, 2005) e para *Symphonia*, dados de seis locos microssatélites (Degen *et al.*, 2004; Vison *et al.*, 2005, Carneiro *et al.*, 2007).

Tabela 2 - Parâmetros demográficos e genéticos da população inicial para os cenários de simulação de controle e corte de árvores das quatro espécies estudadas: *Bagassa guianensis* (Bg), *Hymenaea courbaril* (Hc), *Manilkara huberi* (Mh) e *Symphonia globulifera* (Sg)

Parâmetros	Bg	Hc	Mh	Sg
Tamanho da população	490	525	963	599
Área basal (m ² /ha)	0,066	0,135	0,755	0,035
Número de alelos –	32	183	122	141
Número efetivo de alelos –	2,49	3,59	6,43	9,61
Heteroizigossidade observada –	0,643	0,563	0,731	0,807
Índice de fixação –	-0,069	0,220	0,134	0,098
Número de genótipos unilocos –	88	829	675	843

Crescimento das árvores/densidade das árvores

Nas rodadas iniciais e nas simulações, para cada espécie foi designado uma específica função de crescimento (Tabela 1), derivada de medidas em uma série de parcelas experimentais em áreas de floresta não manejada na companhia Jarí Celulose e em área da Floresta Nacional do Tapajós, durante um período de 16 anos (Silva *et al.*, 1995; 1996; Phillips *et al.*, 2004).

Reprodução

A reprodução dentro do modelo de simulação EcoGene inclui parâmetros controlando a fenologia de florescimento, diferenças na fertilidade masculina e feminina, medidas de incompatibilidade e dispersão de pólen e sementes. Observações sobre a fenologia de florescimento na floresta Tapajós mostram que as populações de *Bagassa*, *Hymenaea* e *Synphonia* florescem anualmente, enquanto *Manilkara* floresce uma vez a cada 3 a 5 anos (Tabela 1). A proporção de plantas florescendo dentro de uma população varia entre anos e as árvores devem atingir certo diâmetro para começar a florescer. Coletivamente, estes parâmetros definem a sobreposição no florescimento dentro da fase masculina e feminina dentro de cada indivíduo e entre diferentes indivíduos de uma população. *Hymenaea*, *Manilkara* e *Symphonia* são hermafroditas e, assim, foi assumido período idêntico de florescimento masculino e feminino dentro de cada árvore. Contudo, *Bagassa* é uma espécie dioica, e por isso foi modelada a ocorrência de árvores masculinas e femininas pela definição de um loco adicional controlando o sexo de cada árvore (genótipo masculino 11, genótipo feminino 12). Na parcela em Tapajós, a razão sexual (M:F) de árvores adultas de *Bagassa* era de 1:1 (Silva, 2005).

Dispersão de pólen e fertilidade

Com base em dados experimentais, a taxa de autoincompatibilidade foi fixa em valores relativamente altos (90% para *Hymenaea*; 80% para *Manilkara* e *Symphonia*). A autoincompatibilidade foi fixada em 100% para a espécie dioica *Bagassa*. Para eventos de cruzamentos dentro do modelo, apenas árvores com sobreposição no período de cruzamentos podem dar origem a frutos. Voos dos polinizadores que não resultaram na dispersão de pólen entre árvores são eliminados com base nos níveis pré-fixados de autoincompatibilidade (Tabela 1). A produção de sementes foi simulada levando em conta possíveis variações na fertilidade masculina e feminina entre árvores. Árvores com alta fertilidade masculina e feminina têm proporcionalmente alta probabilidade de contribuir com seu pólen e óvulos para as sementes. Para cada árvore florescendo foi atribuído um relativo valor para a sua fertilidade, proporcional ao seu DAP e variações individuais como parentais foram simuladas com base em uma distribuição normal.

Recrutamento e mortalidade

O recrutamento de juvenis das sementes foi simulado com base na densidade e na distribuição de classes de tamanhos de cada espécie em florestas não exploradas da região de Tapajós. O diâmetro observado e a distribuição de frequências foram considerados valores absolutos para a regeneração e para a mortalidade de plântulas e juvenis. Com base neste conjunto de parâmetros, se existe suficiente reprodução na população após o corte, esta vai retornar a estes valores padrões de distribuição diamétrica. O modelo EcoGene calcula a probabilidade de mortalidade da razão da atual densidade (no fim de cada evento de reprodução e dispersão) em relação à densidade padrão.

Cenários

Nos cenários de corte foram avaliados dois elementos da prática de corte: mínimo diâmetro de corte e os ciclos de corte propostos. Os cenários de corte foram escolhidos para representar combinações das práticas de corte mais intensivas utilizadas na Amazônia Brasileira (mínimo diâmetro de corte de 45 cm e ciclos de corte de 30 anos) e práticas mais moderadas utilizadas na Guiana Francesa (mínimo diâmetro de corte de 60 cm e ciclos de corte hipotéticos de 65 anos). Para *Hymenaea*, contudo, as simulações utilizadas consideraram o diâmetro mínimo de corte de 55 cm, dado que os dados de campo indicam que esta espécie inicia o florescimento apenas quando as árvores atingem o DAP de 49 cm. Assim, as simulações de corte para *Hymenaea* são mais otimistas do que é o caso usual na Amazônia. As práticas atuais de corte utilizam o diâmetro mínimo de corte de 45 cm para todas as espécies. Com base nas observações da idade do primeiro florescimento, as simulações rodadas com o diâmetro mínimo de corte de 45 cm resultariam em falhas na reprodução para esta espécie.

É importante notar que atualmente ciclos de corte não têm sido implementados na exploração de florestas neotropicais, visto que a exploração madeireira, pelo menos na Amazônia, tem envolvido a exploração de áreas novas, de florestas não exploradas ao invés de voltar a locais previamente explorados. Modelos de “extração florestal sustentável” têm proposto tais ciclos de corte para gerar a produção sustentável de madeira para estas florestas. As simulações utilizadas procuram prever os resultados potenciais no longo prazo de práticas estendidas de corte sobre a demografia e genética das populações das espécies, utilizando características ecológicas espécie-específicas e que, para a maioria das espécies, são suposições de estabilidade de regeneração após o corte. As regras de exploração tentam atenuar a pressão do corte seletivo, requerendo que 10% das árvores (Tabela 1) são mantidas como árvores matrizes e que árvores ocas que são reprodutivas são deixadas para traz como porta sementes.

Para cada uma das quatro espécies foram simulados os efeitos no longo prazo de cenários pré-definidos de corte sobre seis ciclos sequenciais de corte. A população inicial cresceu e se reproduziu por dois anos antes do primeiro episódio de corte. Posteriormente, as populações foram cortadas em intervalos especificados (30 e 65 anos). Em cada caso, a população foi capaz de crescer e recobrir para mais um intervalo de corte após seis episódios de corte e parâmetros genéticos e demográficos foram então medidos na população final. Assim, para cenários com ciclos de corte de 30 anos, os parâmetros foram medidos após 182 anos (2 + (6 x 30) anos); o ciclo de corte de 65 anos resultou no cenário de 392 anos (2 + (6 x 65) anos). Dentro de cada ciclo de corte foram simulados os diâmetros mínimos de corte de 45 (55 para *Hymenaea*) ou 60 cm. Os resultados do corte foram comparados a um correspondente cenário controle sem corte, rodado pelo mesmo período de tempo total e com a mesma taxa de crescimento.

O modelo aplicava a mortalidade pós-corte no ano após cada episódio de corte. Nas simulações foram assumidos valores de mortalidade pós-corte baseados nas estimativas de Gourlet-Fleury *et al.* (2004). A mortalidade de árvores com DAP de 0-10 cm foi de 0,20; de árvores com DAP de 10-20 cm e 20-45 cm, os valores correspondentes foram 0,15 e 0,10. O corte removia 90% de todas as árvores acima de 45 (55) cm e 60 cm de DAP. Nos cenários com diâmetro limite de corte de 60 cm, árvores com 45 – 60 cm não sofriam mortalidade elevada após o corte. Estas mortalidades devido à exploração foram aplicadas apenas no ano após o corte, após o qual, as mortalidade eram restituídas ao padrão até o próximo corte.

O modelo EcoGene tem elementos estocásticos que acontecem dentro de vários estágios de vida em cada ano e ao longo de cada rodada. Assim, cada cenário foi rodado 50 vezes para estimar os valores médios e o desvio padrão dos parâmetros dos resultados. Como parâmetros dos resultados foram calculados um total número de indivíduos (N), área basal total em m^2

$$BA = \sum_{i=1}^N \left[\pi (dbh_i)^2 / 4 \right]$$

número médio de alelos sobre todos os locos

$$A = \sum_{i=1}^l k_i$$

em que k é o número de alelos no loco i , média da heterozigiosidade esperada

$$H_e = \frac{1}{l} \sum_{i=1}^l (1 - \sum p_k^2)$$

em que P_k é a frequência do alelo k no loco i ; l é o número de locos, efetivo número de alelos sobre os locos

$$A_e = \frac{1}{l} \sum_{i=1}^l \left[\frac{1}{1 - H_{e(i)}} \right]$$

em que $H_{e(i)}$ é a heterozigiosidade esperada no loco i , heterozigiosidade média observada

$$H_o = \frac{1}{l} \sum_{i=1}^l (1 - P_{ii})$$

em que P_{ii} é a frequência de genótipos homozigotos no loco l , índice de fixação médio

$$F = \frac{1}{l} \sum_{i=1}^l \left[1 - (H_{o(i)} / H_{e(i)}) \right]$$

em que $H_{o(i)}$ é a heterozigiosidade observada no loco i . A distância genética de Gregorius foi calculada entre a população inicial (ano 1) e a população no final das simulações

$$D_{Gregorius} = \frac{1}{l} \sum_{j=1}^l \left[0.5 \sum_{i=1}^n |p_{ij}(X) - p_{ij}(Y)| \right]$$

em que P_i é a frequência do alelo i no loco j , na população no tempo X (ano um) e ano Y (último ano de simulação); n é o número de alelos, l é o número de locos), e o número genótipos uni-loco sobre todos os locos (NG). A distância genética de Gregorius foi usada ao invés da estatística F_{ST} para quantificar diferenças entre a composição inicial e final da população devido ao F_{ST} ter sido mostrado ser uma medida fraca de diferenças genéticas, especialmente para locos altamente variáveis como os micros-satélites (Gregorius *et al.*, 2007; Hedrick, 2005).

Resultados

Parâmetros demográficos

A população controle (sem corte) mantinha um tamanho de população estável relativamente à população inicial através do período simulado (Tabelas 2, 3). O tamanho das populações em equilíbrio (incluindo os juvenis) foi similar (aproximadamente 500 indivíduos) para *Bagassa*, *Hymenaea*, e *Symphonia*, embora *Manilkara* mantivesse maiores tamanhos de populações controle. Contudo, das quatro espécies estudadas, apenas *Symphonia* foi capaz de recobrir seu tamanho de população sobre um ciclo de corte de 65 anos para ambos os diâmetros mínimos de corte de 45 e 60 cm (Tabela 3). Em adição, em um caso, *Manilkara* recobriu o tamanho (sobre 65/60). Para *Bagassa*, *Hymenaea*, e *Manilkara*, ciclos curtos de corte resultaram em menores tamanhos de populações após o corte. Para cada um dos dois diâmetros de corte, o ciclo curto produziu menores populações (grande redução proporcional em N) após seis ciclos de corte sucessivos. Dentro de cada um dos dois diferentes ciclos de corte, contudo, um maior diâmetro de corte permitiu que populações cortadas recobrissem mais o tamanho de sua população inicial.

Bagassa mostrou a maior redução nos tamanhos das populações sobre todos os regimes de corte (Tabela 3). Com um ciclo curto e menor diâmetro de corte (30/45), sua população final após seis cortes tinha apenas 53% do tamanho da população inicial. *Manilkara* foi intermediária no tamanho de sua população, diminuindo após o corte (exceto para menor intensidade de corte), mas, como *Bagassa*, foi mais fortemente afetada pelos ciclos curtos de corte. Para *Hymenaea* não existem diferenças na recuperação da população entre ciclos de corte de 30 e 65 anos. Houve um efeito dos ciclos de corte sobre o tamanho das populações, mas como o diâmetro de corte entre os tratamentos (55 cm vs 60 cm) difere apenas ligeiramente, os efeitos diferenciais do diâmetro de corte foram pequenos. O tamanho da população de *Symphonia* foi, contudo, virtualmente não afetado pelos cenários de corte. Embora, o tamanho da população final foi reduzido, na média 2,5% com ciclo de corte 30 anos diâmetro de corte 60 cm, este é virtualmente indistinguível dos resultados do correspondente controle. Assim, apenas *Symphonia* mostrou recuperação numericamente consistente para os cenários de corte.

Como foi verdadeiro para o tamanho da população, as simulações controle foram efetivas para manter a área basal inicial sobre o período do nosso modelo (linhas superiores pontilhadas, Figura 2). Assim, os efeitos do corte sobre as variáveis demográficas, medido em relação aos valores de controle são essencialmente os mesmos efeitos medidos em relação às condições de partida. Contudo, a área basal em equilíbrio variou amplamente, com *Symphonia* e *Bagassa* mantendo muito menor área basal do que as outras duas espécies. Em quase todos os casos, o corte tinha um impacto muito mais forte sobre a área basal do que o tamanho da população (Tabela

3); reduções proporcionais na área basal foram próximo ao dobro do que o tamanho das populações. Apenas *Symphonia* foi capaz de recobrir sua área basal inicial após o corte e sobre um longo (65 anos) ciclo de corte.

Igual ao tamanho da população, *Bagassa* mostrou os maiores efeitos proporcionais na área basal no longo prazo sobre forte pressão de corte. Com os parâmetros de corte correntemente utilizados no Brasil (30 anos, DAP de 45 cm), a área basal de *Bagassa* após os seis ciclos de corte foi reduzida para apenas 9% do seu tamanho inicial. *Hymenaea* perdeu quase 70% de sua área basal sobre forte pressão de corte, e 57% sobre o mais liberal cenário de corte. *Manilkara* foi também fortemente afetada pelos ciclos curto de corte e menor diâmetro de corte, recuperando apenas 65% de sua área basal sobre os mais amenos regimes de corte. Mesmo *Symphonia* mostrou uma perda de 20 a 30% de sua área basal após ciclos curto de corte (30 anos), embora sobre cenários de corte de 65 anos esta foi capaz de recobrir sua área basal inicial.

A Figura 2 mostra o comparativo efeito dos ciclos de corte e diâmetro mínimo de corte sobre a área basal em todas as quatro espécies. Nesta figura, apenas *Symphonia* obteve a sustentabilidade nominal em nossos cenários, e apenas com ciclos de corte quase o dobro do utilizado correntemente na Amazônia. Nenhum outro cenário prediz a recuperação da área basal entre episódios de corte, mesmo sobre o mais longo intervalo de corte e maiores diâmetros de corte. Para *Hymenaea*, as pequenas diferenças nos diâmetros de corte (55 cm vs. 60 cm) claramente têm um efeito mínimo sobre a recuperação da área basal. Ciclos longos de corte permitem que a população recupere ligeiramente mais a área basal entre os eventos de corte, mas o potencial de colheita é permanentemente reduzido para apenas 30% de seu volume inicial. *Manilkara* mostrou uma redução similar e permanente na área basal, embora os efeitos do diâmetro de corte são mais pronunciados para esta espécie. Embora esta mostra completa recuperação no número de indivíduos sobre um relativo longo ciclo de corte e maior mínimo diâmetro de corte, 65 anos/60 cm (Tabela 3), estes indivíduos correspondem a apenas 66% da área basal inicial. De uma perspectiva da área basal, *Manilkara* claramente é não sustentável, mesmo sobre um regime de corte de relativa baixa intensidade.

Das outras quatro espécies, *Bagassa* mostrou as maiores diferenças no impacto do ciclo de corte sobre a recuperação da área basal. Sobre ciclos curtos de corte, *Bagassa* continuou a perder área basal com cada adicional regime de corte. Contudo, com ciclos de corte de 65 anos, sua área basal se foi ligeiramente maior, embora continue ainda sendo não sustentável entre os ciclos de cortes.

Tabela 3 - Média (\pm erro padrão a 95%) dos parâmetros demográficos para as espécies *Bagassa guianensis* (Bg), *Hymenaea courbaril* (Hc), *Manilkara huberi* (Mh) e *Symphonia globulifera* (Sg), medidos após 182 e 392 anos simulados nos cenários sem corte (Controle), ciclos de corte de 30 e 65 anos e diâmetro de corte de 45 cm (55 cm para Hc) e 60 cm. *N* = número de indivíduos; *BA* = área basal em m²ha⁻¹. A porcentagem de mudança é a proporcional à diferença de cada resultado do correspondente cenário controle.

Cenários	<i>N</i>	<i>N</i> % change		<i>BA</i> % mudança
Bg_182_Controle	478 \pm 2,8		0,054 \pm 0,001	
Bg_182_30_45	224 \pm 1,9	-53,1%	0,005 \pm 0,000	-90,7%
Bg_182_30_60	262 \pm 2,5	-45,2%	0,011 \pm 0,000	-79,6%
Bg_392_Controle	439 \pm 3,3		0,054 \pm 0,001	
Bg_392_65_45	311 \pm 2,5	-29,2%	0,024 \pm 0,001	-55,6%
Bg_392_65_60	345 \pm 2,8	-21,4%	0,038 \pm 0,001	-29,6%
Hc_182_Controle	538 \pm 3,3		0,132 \pm 0,002	
Hc_182_30_55	466 \pm 1,7	-13,4%	0,042 \pm 0,001	-68,2%
Hc_182_30_60	482 \pm 1,7	-10,4%	0,049 \pm 0,001	-62,9%
Hc_392_Controle	555 \pm 3,0		0,132 \pm 0,002	
Hc_392_65_55	478 \pm 2,5	-13,9%	0,050 \pm 0,001	-62,1%
Hc_392_65_60	494 \pm 1,7	-11,0%	0,057 \pm 0,001	-56,8%
Mh_182_Controle	992 \pm 1,5		0,750 \pm 0,002	
Mh_182_30_45	689 \pm 1,5	-30,6%	0,185 \pm 0,001	-75,3%
Mh_182_30_60	794 \pm 1,5	-19,9%	0,307 \pm 0,002	-59,1%
Mh_392_Controle	918 \pm 1,5		0,751 \pm 0,003	
Mh_392_65_45	818 \pm 1,6	-10,9%	0,355 \pm 0,002	-52,7%
Mh_392_65_60	956 \pm 1,6	+4,6%	0,491 \pm 0,003	-34,7%
SG_182_Controle	569 \pm 5,8		0,035 \pm 0,001	
SG_182_30_45	576 \pm 3,3	+1,2%	0,025 \pm 0,000	-28,6%
SG_182_30_60	555 \pm 4,2	-2,5%	0,028 \pm 0,000	-20,0%
SG_392_Controle	551 \pm 6,9		0,034 \pm 0,001	
SG_392_65_45	646 \pm 5,5	+14,7%	0,034 \pm 0,000	0,0%
SG_392_65_60	623 \pm 5,0	+11,6%	0,034 \pm 0,000	0,0%

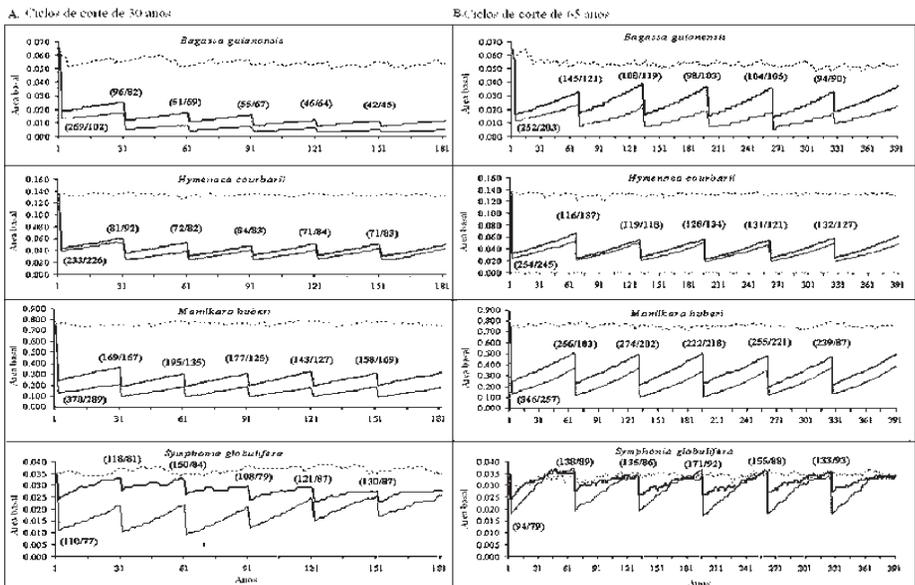


Figura 2 - Mudanças na área basal ($m^2 ha^{-1}$) sobre cenários de controle e vários cenários de corte de árvores. Painel (a) mostra a área basal sobre ciclos de corte de 30 anos; painel (b) mostra ciclos de corte de 65 anos. Os gráficos separados são mostrados para cada espécie: *Bagassa guianensis*, *Hymenaea courbaril*, *Manilkara huberi* e *Symphonia globulifera*. As linhas pontilhadas na parte superior mostram o cenário controle; linhas em negrito representam o diâmetro de corte de 60 cm, e as linhas finas o diâmetro de corte de 45 cm (55 cm para *Hymenaea*). Note as grandes diferenças na escala do eixo y. Os gráficos representam o resultado de uma simples simulação escolhida aleatoriamente para cada espécie. O primeiro número em parênteses representa o número de árvores cortadas com um DAP mínimo de corte de 45 cm e o segundo, o número de árvores cortadas para o diâmetro mínimo de corte de 60 cm.

Variáveis genéticas

A teoria básica de genética de populações demonstra o importante efeito do tamanho da população (e, portanto, da deriva genética) sobre medidas de variabilidade genética. Assim, a correlação de Pearson foi examinada entre o tamanho final das populações (N) e as variáveis genéticas (A , A_e , H_o , G_D , e NG) utilizando-se o Proc CORR (S.A.S. Institutes, 1999). O tamanho das populações é significativamente correlacionado com todas as variáveis genéticas, com exceção da distância genética (Tabela 4). Contudo, os tamanhos finais das populações nos cenários de corte diferiram amplamente como um resultado de diferenças ecológicas entre as quatro espécies estudadas, e, assim, o modelo pode permitir generalizações sobre os efeitos preditos dos processos de corte no longo prazo sobre parâmetros genéticos.

Mesmo nos cenários de controle, todas as quatro espécies experimentaram uma perda de alelos (A) e um declínio no número efetivo de alelos por loco (A_e) comparativamente à população inicial (Tabela 5). Estas perdas foram maiores para as simulações de 392

anos do que as correspondentes de 182 anos, implicando que a deriva genética, mesmo nestas populações relativamente grandes, foi eliminando alelos das populações durante este período de tempo. Igual as variáveis demográficas, *Symphonia* mostrou apenas pequena perda na riqueza alélica total sobre ciclos curtos de corte, e ausência de perda (e, de fato, um significativo ganho, relativo ao controle) com intervalos longos de corte. Contudo, para as outras três espécies, os cenários de corte resultaram em algumas perdas de alelos. Em geral, os mais restritos parâmetros de corte (30 anos, DAP de 45/55 cm) produziram as maiores perdas alélicas sobre os cenários de controle; para *Hymenaea*, esta foi de 13,4%, e para *Manilkara*, 4,8%. *Bagassa*, contudo, perdeu mais alelos (8,2%) sobre um cenário de corte com ciclos de corte de 65 anos e diâmetros mínimos de corte de 45 cm. O efetivo número de alelos por locos mostrou geralmente padrões similares. Os valores de H_o e F mostraram apenas mudanças como um resultado dos cenários de corte e os padrões de mudanças para cada uma das espécies geralmente seguiram os resultados das outras variáveis (Tabela 5). Em *Hymenaea* e *Manilkara*, o índice de fixação declinou ligeiramente nos cenários de corte. *Symphonia* não mostrou nenhuma consistente mudança na fixação de alelos nos modelos de corte e, *Bagassa*, um ligeiro excesso de heterozigotos nos cenários de controle tornaram-se marginalmente menos pronunciados após seis ciclos de corte.

A distância genética de Gregorius (G_p) foi a variável que mais diferiu entre os cenários de controle e de corte (Tabela 5). Para todas as quatro espécies, o efeito foi mais forte nos ciclos curtos e menores diâmetros de corte. Em relação aos correspondentes cenários de controle, quase todos os cenários de corte mostraram consideráveis aumentos na distância genética de Gregorius no final do período de simulações. *Symphonia* foi novamente a exceção. Com um curto ciclo de corte (30 anos), a distância genética após o corte em *Symphonia* foi, de fato, ligeiramente maior do que no controle (provavelmente como um resultado de elementos estocásticos simples nos processos do modelo). Contudo, com intervalo longo de corte, a população atualmente cortada diverge menos da população inicial do que dos cenários de controle. A distância genética de *Symphonia* é assim pouco impactada pelo corte nas simulações, especialmente sobre longo ciclo de corte.

Para *Bagassa*, os efeitos do ciclo curto de corte foram mais fortes do que os efeitos do menor diâmetro de corte no aumento da divergência genética das populações cortadas. Contudo, dentro de cada um dos dois modelados ciclos de corte, o corte de árvores menores acentua a divergência genética da população cortada em relação ao ponto inicial da população. Em *Bagassa*, o tratamento mais forte causou um aumento de 232% na distância genética na população final em relação à medida análoga na população controle. Os efeitos globais foram também consideráveis para *Manilkara* e *Hymenaea*. Porém, a distância genética nestas duas espécies foi mais afetada pelo mínimo diâmetro de corte e não pelo comprimento dos ciclos de corte. Os aumentos da distância genética após o corte foram quase idênticos entre os dois contrastantes diâmetros de corte, independente do ciclo de corte.

O número de genótipos uniloco a ser produzido em uma população é uma função do número de locos analisados, da diversidade alélica dos locos e do sistema de reprodução pelo quais os gametas são unidos. Assim, não é possível comparar diretamente mudanças nos genótipos entre espécies. Contudo, a Tabela 5 mostra que a redução proporcional no número de genótipos entre as espécies segue um padrão similar a estes de outros parâmetros genéticos. A perda do número de genótipos unilocos foi maior em *Bagassa*, que tinha os menores níveis de diversidade genética e os menores tamanhos de população após o corte. A diversidade genotípica em *Symphonia* foi pouco afetada pelo corte. Nas outras duas espécies, a diversidade genética foi mais fortemente afetada pelos ciclos curto de corte. Sobre ciclos de 65 anos, *Manilkara* mantinha 90% ou mais de sua diversidade genotípica. *Hymenaea* mostrou mudanças proporcionalmente similares no número de genótipos, independente dos padrões de corte. A diferença em 5 cm no mínimo diâmetro de corte em *Hymenaea* produziu uma redução no número de genótipos aproximadamente igual à redução causada também pelo ciclo longo de corte (assim, um maior período de tempo sobre o qual a deriva poderia operar).

Tabela 4 - Estimativa da correlação de Pearson entre o tamanho da população (N) e vários parâmetros genéticos.

Parâmetros	Probabilidade	
Número de alelos –	0,44	0,030
Efetivo número de alelos –	0,51	0,010
Heterozigosidade observada –	0,63	0,001
Distância genética de Gregorius –	0,11	0,622
Número de genótipos unilocos –	0,51	0,012

Tabela 5 - Média (\pm desvio padrão) de parâmetros genéticos para as espécies *Bagassa guianensis* (Bg), *Hymenaea courbaril* (Hc), *Manilkara huberi* (Mh) e *Symphonia globulifera* (Sg), medidos após 182 e 392 anos simulados em cenários sem corte (Controle), ciclos de corte de 30 e 65 anos e diâmetro de corte de 45 cm e 60 cm. A = número médio de alelos; A_e = efetivo número médio de alelos; H_o = heterozigosidade média observada; F = índice de fixação médio; $D_{Gregorius}$ = distância genética de Gregorius; NG = número de genótipo unilocos produzidos. A percentagem de mudança é a proporcional diferença de cada resultado do correspondente cenário controle.

Cenários							D_e % mudança	NG % mudança
Bg_182_Controle	31,9 \pm 0,00	2,47 \pm 0,00	0,618 \pm 0,000	-0,039 \pm 0,001	0,025 \pm 0,000		84,5 \pm 0,1	
Bg_182_30_45	30,0 \pm 0,03	2,44 \pm 0,00	0,599 \pm 0,001	-0,018 \pm 0,001	0,083 \pm 0,001	+232,0%	66,6 \pm 0,2	-21,2%
Bg_182_30_60	30,7 \pm 0,03	2,46 \pm 0,00	0,607 \pm 0,001	-0,021 \pm 0,001	0,052 \pm 0,001	+108,0%	72,7 \pm 0,2	-14,0%
Bg_392_Controle	31,6 \pm 0,03	2,46 \pm 0,00	0,597 \pm 0,000	-0,007 \pm 0,001	0,037 \pm 0,000		82,3 \pm 0,1	
Bg_392_65_45	29,0 \pm 0,05	2,41 \pm 0,00	0,584 \pm 0,001	0,001 \pm 0,001	0,081 \pm 0,001	+118,9%	69,7 \pm 0,2	-15,3%
Bg_392_65_60	30,1 \pm 0,05	2,45 \pm 0,00	0,588 \pm 0,001	0,005 \pm 0,001	0,062 \pm 0,001	+67,6%	74,6 \pm 0,2	-9,4%
Hc_182_Controle	170,5 \pm 0,69	3,59 \pm 0,02	0,618 \pm 0,002	0,146 \pm 0,003	0,063 \pm 0,002		846,3 \pm 8,4	
Hc_182_30_55	147,6 \pm 1,41	3,54 \pm 0,04	0,622 \pm 0,004	0,139 \pm 0,005	0,101 \pm 0,002	+60,3%	752,2 \pm 7,6	-11,1%

continua

	continuação							
Hc_182_30_60	149,9 ± 1,11	3,55 ± 0,04	0,620 ± 0,004	0,140 ± 0,004	0,091 ± 0,002	+44,4%	772,3 ± 5,8	-8,7%
Hc_392_Controle	164,3 ± 0,83	3,57 ± 0,02	0,630 ± 0,002	0,126 ± 0,003	0,083 ± 0,002		819,7 ± 6,2	
Hc_392_65_55	148,9 ± 1,19	3,46 ± 0,04	0,627 ± 0,003	0,117 ± 0,004	0,135 ± 0,003	+62,7%	689,6 ± 10,2	-15,9%
Hc_392_65_60	153,3 ± 1,03	3,47 ± 0,04	0,626 ± 0,004	0,121 ± 0,004	0,117 ± 0,003	+41,0%	720,9 ± 8,5	-12,1%
Mh_182_Controle	119,7 ± 0,2	6,38 ± 0,02	0,729 ± 0,001	0,136 ± 0,001	0,053 ± 0,001		669,4 ± 1,5	
Mh_182_30_45	114,0 ± 0,2	6,24 ± 0,03	0,734 ± 0,001	0,125 ± 0,002	0,088 ± 0,001	+66,0%	581,0 ± 1,7	-13,2%
Mh_182_30_60	116,3 ± 0,3	6,34 ± 0,02	0,735 ± 0,002	0,127 ± 0,002	0,070 ± 0,001	+32,1%	616,5 ± 2,0	-7,9%
Mh_392_Controle	116,8 ± 0,2	6,33 ± 0,03	0,726 ± 0,001	0,137 ± 0,002	0,073 ± 0,001		639,6 ± 2,1	
Mh_392_65_45	109,0 ± 0,3	6,15 ± 0,03	0,727 ± 0,001	0,132 ± 0,002	0,120 ± 0,001	+64,4%	570,8 ± 3,0	-10,8%
Mh_392_65_60	112,6 ± 0,2	6,28 ± 0,03	0,731 ± 0,001	0,130 ± 0,002	0,091 ± 0,001	+24,7%	619,3 ± 2,5	-3,2%
SG_182_Controle	138,3 ± 0,44	9,68 ± 0,09	0,792 ± 0,003	0,116 ± 0,004	0,078 ± 0,002		859,6 ± 7,3	
SG_182_30_45	136,7 ± 0,50	9,45 ± 0,10	0,787 ± 0,002	0,120 ± 0,003	0,088 ± 0,002	+12,8%	841,9 ± 5,9	-2,1%
SG_182_30_60	136,7 ± 0,53	9,51 ± 0,09	0,789 ± 0,003	0,118 ± 0,003	0,085 ± 0,002	+9,0%	836,8 ± 5,3	-2,7%
SG_392_Controle	132,1 ± 0,64	9,39 ± 0,12	0,780 ± 0,003	0,126 ± 0,003	0,116 ± 0,002		803,2 ± 8,1	
SG_392_65_45	133,3 ± 0,64	9,44 ± 0,12	0,780 ± 0,004	0,127 ± 0,004	0,112 ± 0,002	-3,4%	855,6 ± 7,7	+6,1%
SG_392_65_60	133,5 ± 0,58	9,39 ± 0,11	0,779 ± 0,003	0,128 ± 0,003	0,110 ± 0,002	-5,2%	844,7 ± 7,2	+4,9%

Discussão

Realismo do modelo

O objetivo central deste estudo de simulação foi explorar como espécies com diferentes características ecológicas e de história de vida poderiam ser afetadas pela exploração madeireira. Para fazer isso, foram criadas populações que correspondiam aos dados de campo em ambos os aspectos genéticos e demográficos. A distribuição das classes diamétricas, a densidade de adultos e juvenis, o índice de fixação, as frequências alélicas e a estrutura genética espacial para cada população inicial eram equivalentes as estas observadas nas populações reais (Tabela 2). Em adição, foram usados dados de campo para parametrizar os processos iniciais de crescimento, reprodução, produção de sementes e recrutamento, baseados sobre medidas em populações reais (Tabela 1). A taxa de crescimento e as categorias das distribuições diamétricas foi espécie-específicas, como foram também os padrões de fenologia, movimento dos polinizadores e propriedades da dispersão de sementes. Assim foram utilizados os melhores dados avaliados para construir cenários realistas que encapsulam diferenças ecológicas críticas entre as quatro espécies. As populações de controle foram demograficamente estáveis sobre os 182 e 392 anos de simulações, mantendo ambos os tamanhos e área basal das populações finais e iniciais. Isto indica que os parâmetros ecológicos utilizados para rodar o modelo não foram realistas, mas foram apropriados para gerar a estrutura de idade e tamanho das populações das quatro espécies atualmente medidas na Floresta Nacional do Tapajós.

Tamanho da população e área basal

Populações manejadas diminuíram em tamanho e em área basal após cada episódio de corte e cresceram de acordo com taxas de crescimento espécie-específicas, e foram altamente variáveis em suas habilidades de retomar o seu tamanho inicial entre os episódios de corte. Entre as espécies estudadas, *Symphonia* tinha a menor área basal em pé, como também a menor área basal removida, mesmo no primeiro corte. Esta foi também a última espécie afetada demograficamente pelo corte seletivo. Sobre diferentes combinações de ciclos e diâmetros de corte, *Symphonia* foi capaz, ou aproximadamente capaz de recuperar seu tamanho de população e área basal antes do corte. Isto pode ser explicado por sua relativa alta densidade de indivíduos na classe de juvenis e sua rápida taxa de crescimento (Tabela 1) e sua baixa área basal em florestas não exploradas. Após cada corte, a população de *Symphonia* consistia de muitas pequenas árvores que mostravam um rápido crescimento para dentro das classes de diâmetro maiores. Seu pequeno tamanho (20 cm) para atingir o estágio reprodutivo garante que, mesmo após o corte, muitos indivíduos reprodutivos permanecem nas populações. Uma grande fração destes indivíduos reprodutivos se reproduz anualmente, de forma que plântulas e juvenis crescem e mantêm a população grande, mesmo após o corte. Em adição, o máximo diâmetro (percentil de 95%) para a sobrevivência de *Symphonia* foi apenas 80 cm, produzindo um rápido retorno da população. Nos cenários menos intensos de corte, com 65 anos entre as colheitas, mesmo árvores com DAP abaixo do limite de corte de 45 cm podiam crescer até quase o seu máximo tamanho antes do próximo evento de colheita. Consequentemente, *Symphonia* foi demograficamente muito mais resiliente do que as outras três espécies estudadas. Apesar de esta não recuperar sua área basal no ciclo curto de corte (30 anos), para o intervalo de corte de 65 anos, a área basal de *Symphonia* podia ser explorada pelo corte seletivo em nível sustentável.

Em contraste, todas as outras três espécies mostraram dramática redução negativa na dinâmica das populações após o corte (Figura 2). Embora existissem importantes diferenças em sua resposta ao corte de árvores, nenhuma destas espécies – todas são árvores madeireiras importantes da Amazônia – pôde recuperar mesmo 1/3 de suas áreas basais iniciais sobre práticas correntes de manejo adotadas no Brasil, mesmo após um simples ciclo de corte. Todas as três espécies são grandes, membros do dossel de florestas não exploradas, atingindo diâmetros maiores do que 150 cm na maturidade. Assim, sua área basal em pé, antes do corte é, sobretudo, alojada em poucos indivíduos muito grandes. Mesmo sobre crescimento relativamente rápido, uma população explorada não será capaz de recuperar as maiores classes de diâmetros entre os intervalos de colheita, mesmo sobre o ciclo longo de corte. Mesmo com estas semelhanças, as espécies, contudo, comportaram-se diferentemente nas simulações. Assim, parece que um complexo de variáveis ecológicas e demográficas afeta como as espécies vão responder as pressões de colheita.

Variáveis genéticas

Todas as quatro espécies estudadas mostraram uma ligeira redução no número de alelos (A) e número efetivo de alelos (A_e) sobre muitos dos cenários de exploração, e uma correspondente perda no número de genótipos unilocos (Tabela 5), uma variável altamente correlacionada ($P < 0.0001$) com a diversidade alélica. A redução no tamanho da população após o episódio de corte criou um efeito de gargalo genético nas árvores acima do diâmetro de corte (indivíduos mais prováveis de serem reprodutivos). Contudo, a perda de alelos vai depender da magnitude do gargalo genético, do tempo que ele persistir e da frequência dos alelos nos locos (Nei, 1975). Os alelos raros serão os primeiros a serem perdidos. A perda de alelos após o corte seletivo tem sido documentada em vários estudos comparando populações manejadas com populações naturais (Rajora *et al.*, 2000; Degen *et al.*, 2002; Gaubitz *et al.*, 2003; Lowe *et al.*, 2005, Degen *et al.*, 2006).

Apesar do fato de que o tamanho das populações das espécies estudadas diminuiriam após cada episódio de corte, uma grande população de pequenas árvores sempre persistiu. Exceto para um simples ano de alta mortalidade após o corte seletivo, os juvenis continuaram a crescer no modelo para dentro de classes diamétricas maiores e então se reproduzirão em taxas específicas de tamanhos, equivalentes a estas antes do corte seletivo. Assim, sobre as condições dos cenários utilizados, nunca ocorreu um gargalo genético severo e poucos alelos foram perdidos, mesmo após seis ciclos de corte. Embora as frequências possam mudar entre gerações (Frankel e Soulé, 1981; Ericksson, 1996), populações de mais de 100 indivíduos são pouco prováveis de perder alelos comuns (Krusche e Geburek, 1991). Estes alelos comuns são esperados serem importantes para a adaptação da população (Gregorius, 1991). Embora os locos SSR utilizados sejam esperados serem marcadores genéticos neutros, o mesmo processo que resulta em sua perda vai afetar proporções codificantes do genoma. Mesmo a perda de alelos raros não deve ser considerada sem importância. Estes alelos raros que não são correntemente favorecidos, que promovem variação genética que permite uma população se adaptar a futuras mudanças ambientais ou condições bióticas, tal como parasitas e predadores ou mudanças no clima (Krusche e Geburek, 1991; Mosseler *et al.*, 2003; Rajora e Pluhar, 2003; Hawey *et al.*, 2005).

A heterozigosidade e a diversidade alélica não mostram grandes declínios nas simulações, sugerindo que estes parâmetros genéticos são menos sensíveis aos potenciais impactos negativos do corte seletivo de árvores. Em sua revisão de 31 estudos sobre os impactos da degradação e fragmentação sobre florestas tropicais, Lowe *et al.* (2006) também notou que, em geral, medidas de diversidade genética foram menos sensíveis às consequências de distúrbios do que medidas de resultados de reprodução e de adaptação. Um padrão semelhante de parâmetros genéticos sensíveis e menos sensíveis foi observado por Degen *et al.* (2006) em seu estudo de simulação EcoGene dos efeitos do corte seletivo de árvores sobre a diversidade

genética das espécies arbóreas tropicais *Sexonia rubra*, *Symphonia globulifera*, *Vouacapoua americana* e *Dicorynia guianensis* na Guiana Francesa. Buchert *et al.* (1997) comparou o conjunto gênico antes do corte com depois do corte em dois talhões adjacentes velhos de *Pinus strobus* no centro do estado e Ontário (Canadá), utilizando isoenzimas. Eles detectaram uma redução de 25% no número de alelos após o corte das árvores. Isto incluiu a perda de aproximadamente 40% de alelos com baixa frequência ($0,25 < p \geq 0,01$) e 80% de alelos raros ($p < 0,01$). Nos nossos cenários de corte, o número efetivo de alelos por locos e a heterozigosidade foram pouco afetados, indicando que os alelos perdidos eram alelos raros. A heterozigosidade é esgotada por deriva genética muito lentamente, em uma taxa de $1/2 N_e$ por geração (Savolainen e Kärkkäinen, 1992). Assim a teoria de genética de populações concorda que estes parâmetros genéticos não devem ser afetados, exceto para reduções muito severas no tamanho das populações, bem abaixo dos níveis tipicamente encontrados em operações de corte seletivo de árvores.

Estudos empíricos como estes citados acima medem os efeitos imediatos do corte seletivo sobre uma população, e assim documentam os impactos do corte seletivo no curto prazo sobre a diversidade genética. Além disso, contudo, eles muitas vezes avaliam a H_o com base em adultos em sítios após o corte, ignorando a contribuição genética potencial que pode eventualmente vir de juvenis nos locais manejados. Em contraste, nossas simulações medem as mudanças genéticas cumulativas no longo prazo após seis ciclos de corte. Assim, nossos cenários de corte incluem repetidas perdas cíclicas de grandes indivíduos com novo crescimento gradual da população não explorada. Assumindo que o corte seletivo é aleatório na remoção de genótipos adultos e que os regenerantes refletem a composição genética de grandes árvores, os juvenis servem como reservatórios da diversidade alélica. Assim, nossas medidas de diversidade gênica e riqueza alélica são mais conservadoras do que pelo menos alguns estudos empíricos, devido a elas incluírem a memória genética que está localizada em grandes populações de árvores jovens em florestas após o corte.

O índice de fixação (F) também mudou relativamente pouco, nos cenários, mesmo sobre forte pressão de exploração madeireira. O índice de fixação é geralmente considerado uma medida de endogamia, mas é melhor no presente caso pensar como uma medida de deficiência de heterozigotos. Embora a população inicial de *Bagassa* não tivesse uma forte estrutura genética espacial, as outras três espécies mostraram evidências de tal estrutura. Por exemplo, em *Symphonia* o coeficiente médio de coancestria para a classe de distância de zero a 50 m entre árvores ($\hat{\theta}_{xy} = 0,119$; $p < 0,05$) foi aproximadamente o esperado para meios irmãos (Carneiro *et al.*, 2007). Assim, com tal forte estruturação, os altos índices de fixação detectados em *Hymenaea*, *Manilkara*, e *Symphonia* poderiam ser devido ao efeito Wahlund.

A distância genética (D_g) e a diversidade genotípica uniloco (NG) mostraram nas simulações maiores mudanças do que as outras variáveis genéticas. Igual a A , A_e , e H_o , NG é fortemente correlacionado com o tamanho da população. Da mesma forma

que foi verdadeiro para os parâmetros demográficos, a maior redução no NG ocorreu em *Bagassa*, e a menor em *Symphonia*, com *Manilkara* e *Hymenaea* tendo uma resposta intermediária. Fatores ecológicos que mantêm grandes populações – tal como recrutamento e densidade da população juvenil – mantêm os alelos na população, assim permitindo que estes se expressem nos genótipos. Além disso, fatores como a densidade de indivíduos reprodutivos e frequência de florescimento vão aumentar o movimento de genes entre indivíduos, criando assim um grande número de permutações genóticas. No entanto, o corte seletivo de árvores pode afetar o sistema de reprodução das espécies pelo aumento na distância entre coespecíficos e redução na densidade de indivíduos reprodutivos na população (Murawski *et al.*, 1994; Obayashi *et al.*, 2002; Ledig *et al.*, 2005). Assim, o comportamento dos polinizadores e sua habilidade para mover-se a longa distância será um fator determinante nos padrões de reprodução após o distúrbio. A redução no número de árvores adultas capazes de cruzar pode também ser um fator na redução de combinações genóticas nas florestas após o corte seletivo de árvores.

A distância genética mostrou os mais dramáticos impactos nos cenários de corte no presente estudo. Todas as três maiores espécies de dossel mostraram aumento no grau em que elas divergem de sua composição genética inicial sobre cortes sucessivos de árvores. Dado que G_D não é correlacionado com N , isto não pode ser explicado simplesmente com um produto de diferenças demográficas entre as espécies. Ao invés disso, este parâmetro integra os efeitos conjuntos da perda de alelos por deriva genética e mudanças nas frequências gênicas que surgem dos cruzamentos não aleatórios. Esta é composta pela estrutura genética pré-existente, mudanças na estrutura no tempo de simulações, variação na contribuição individual para o conjunto de sementes e os padrões de fluxo gênico entre indivíduos reprodutivos.

Symphonia mostrou pequeno aumento na distância genética no ciclo curto de corte e nenhum efeito sobre o ciclo longo. Mesmo com o diâmetro mínimo de corte de 45 cm removeu uma pequena fração da população, e a espécie se recuperou rapidamente. Assim, o corte de *Symphonia* produziu apenas um menor impacto sobre a distância genética, relativa à população de controle.

Hymenaea e *Manilkara* mostraram níveis intermediários de mudanças na distância genética em ambas as espécies, o diâmetro de corte foi mais importante do que o comprimento dos ciclos de corte na produção dessas mudanças (Tabela 5). Um menor diâmetro mínimo de corte (45 ou 55 cm) produziu uma grande mudança proporcional na distância genética do que o maior tamanho de corte (60 cm), relativo aos cenários de controle. O aumento da distância genética para cada um dos diâmetros de corte foi sempre idêntico, independente dos ciclos de corte em que eles foram incorporados. Isto ocorreu porque as mudanças proporcionais de G_D foram calculadas relativamente aos correspondentes cenários de controle, os quais foram todos modelados para um apropriado número de anos. Dado que G_D mede os efeitos cumulativos da deriva genética e mudanças nos padrões de reprodução em uma

população, o aumento do ciclo de corte simplesmente aumenta o período de tempo sobre o quais ambos os cenários de controle e corte seletivo de árvores mudaram a composição genética de sua população inicial. O cálculo das mudanças de G_d como desvios proporcionais do controle, essencialmente normaliza os efeitos do ciclo de corte. Ao mesmo tempo, a magnitude destas mudanças foi relativamente semelhante entre *Hymenaea* e *Manilkara*, apesar de suas grandes diferenças nas características demográficas e reprodutivas.

Bagassa, por outro lado, mostrou padrões muito diferentes das outras duas espécies de dossel na forma como o G_d responde ao corte seletivo de árvores. Para esta espécie, ambos os diâmetros mínimo de corte e comprimentos do ciclo de corte contribuíram progressivamente no aumento dos efeitos do corte sobre a composição genética das populações. Embora ciclos longos de corte produzissem desvios menos dramáticos na composição genética, seu efeito não foi normalizado em comparação com o controle, como foi o caso para *Hymenaea* e *Manilkara*. E embora sua densidade de juvenis fosse às vezes menores do que em *Hymenaea*, características de vida gerais, por si só não parecem explicar estas respostas tão diferentes na composição genética. Deve haver algumas características em *Bagassa* que faz com que ela responda à duração dos ciclos curto de corte, fazendo com que ciclos curtos tenham um grande impacto sobre como a genética das populações é alterado sobre corte seletivo.

As características que colocam *Bagassa* distante das outras três espécies é o fato de que esta é a única dioica. Nos cenários de controle, sem corte, *Bagassa* deve reter a razão sexual 1:1 presente na população inicial. Mas quando as populações são exploradas, os poucos indivíduos remanescentes acima do tamanho reprodutivo (42 cm) muito provavelmente mostram desvios da razão 1:1, e os desvios da razão sexual têm um forte impacto negativo sobre o tamanho efetivo da população. Seis ciclos de corte têm assim o potencial para produzir desigualdade na frequência de indivíduos masculinos e femininos na população de reprodução, especialmente sobre ciclos curto de corte. Assim, contribuições genéticas desiguais para o conjunto das sementes progressivamente acentuam as mudanças nas frequências alélicas, deriva genética e distância genética em *Bagassa*, acima da experimentada pelas outras espécies, as quais são hermafroditas.

Limitações do modelo

Embora os parâmetros demográficos e de mortalidade produzissem um estado de equilíbrio na população (essencialmente constantes N e BA), em todos os oito cenários de controle, isto, não é por si só, garantia de que as características ecológicas utilizadas são estas que deram origem à floresta existente, ou estaria continuamente operando na floresta sobre períodos de centenas de anos. A estrutura florestal instantânea para os quais nós temos os dados de campo, não é, por si só, provável por ter um estado estacionário. É muito mais provável que uma complicada história do crescimento da floresta foi combinada para produzir a floresta do Tapajós Forest existente em 2002.

No entanto, os parâmetros ecológicos utilizados refletem a densidade e a dinâmica da floresta correntemente sobre pressão do corte seletivo de árvores e, assim, representam uma razoável aproximação da dinâmica florestal existente.

Os parâmetros de crescimento e recrutamento utilizados poderiam manter a perpetuidade da floresta. No entanto, a mortalidade e recrutamento real, a taxa de crescimento e a pressão que esta floresta pode experimentar, na ausência de distúrbios de exploração, poderiam de fato ser mais variáveis do que os parâmetros pelos quais foi simulada a persistência da população no modelo, mesmo levando em conta a herança estocástica do programa EcoGene. O modelo SIMFLORA de van Gardingen *et al.* (2006) prevê a substituição pela exploração corrente, de espécies de crescimento lento do dossel (tais como estas no nosso modelo) por espécies de crescimento rápido, espécies pioneiras e espécies acima do dossel de rápido crescimento. Como no presente estudo, eles descobriram que a corrente extração na Amazônia Brasileira (ciclos de corte de 30 anos, com volume corrente extraído de $35 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1}$) era insustentável. Nós utilizamos dados ecológicos e genéticos para proporcionar um melhor quadro do conjunto de dados da hipótese nula – o de populações contínuas estruturadas nas atuais florestas expostas a repetidas pressões de corte. Dessa forma, os nossos resultados preveem o que aconteceria, se a floresta existente no Tapajós fosse repetidamente cortada em intervalos de 30 ou 65 anos. Se, como sugerido por van Gardingen *et al.* (2006), as espécies que estão sendo modeladas irão, de fato, desaparecer nas futuras florestas após o corte, os impactos demográficos e genéticos sobre essas espécies serão muito mais pronunciados do que estes aqui demonstrados. O que queremos dizer é que se todas as outras coisas forem iguais, o corte seletivo de nossos cenários vai produzir resultados para essas quatro espécies, pelo menos com a problemática sugerida nos nossos resultados.

Implicações para a exploração de madeira em florestas tropicais

Os resultados do nosso estudo deixam claro que o plano de corte seletivo atualmente em curso no Brasil, em condições intensas (DAP mínimo de corte de 45 cm, ciclos de corte de 30 anos e exploração de 90% das árvores com acima do DAP mínimo de corte) é insustentável para todas as quatro espécies que nós modelamos. Parâmetros menos rigorosos de corte resultaram em efeitos negativos menos severos, mas um ciclo de corte de 65 anos e um DAP mínimo de 60 cm poderia ser sustentável apenas para *Symphonia*, uma espécie que apenas uma pequena área basal é extraída dessas florestas. Embora nosso estudo modelasse os efeitos no prazo longo de seis ciclos sucessivos de corte sobre estas populações, a resposta demográfica dessas espécies não mostra impactos negativos cumulativos com cada corte sucessivo. Em vez disso, a regeneração de cada espécie foi essencialmente idêntica entre os eventos de corte, como nossos parâmetros ecológicos estáveis poderiam prever. Assumindo que existe suficiente recrutamento em cada período entre os cortes, as variáveis críticas para recuperar a área basal parecem ser a taxa em que indivíduos abaixo do diâmetro mínimo de

corte crescem e entram nas classes de maiores diâmetros, e também a magnitude real que a área basal de cada espécie tem na população base. Isto é mostrado na Figura 3, que demonstra o incremento da área basal dessas quatro espécies se lhe é permitido crescer de acordo com os nossos parâmetros (Tabela 1) sem um segundo evento de corte. *Symphonia*, com a taxa mais rápida de crescimento e a menor área basal de pé, recuperou sua área basal em 40 anos. *Bagassa* que tem o crescimento mais lento, mas como *Symphonia*, tem relativamente uma pequena área basal na floresta do Tapajós; vai requerer 121 anos para recuperar a área basal original. *Manilkara* e *Hymenaea* recuperaram a área basal após 146 e 143 anos, respectivamente.

De uma perspectiva genética, *Bagassa* foi claramente a espécie mais suscetível ao repetido corte seletivo de árvores. Esta mostrou substancial impacto genético, mesmo sobre intervalos de corte de 65 anos e mínimo diâmetro de corte de 60 cm. *Hymenaea* e *Manilkara* mostraram mudanças proporcionais semelhantes e seus parâmetros genéticos sobre os quatro cenários de corte, embora *Manilkara* foi mesmo afetada do que *Hymenaea* sobre parâmetros de corte menos intenso. *Symphonia* mostrou mudanças relativamente pequenas na composição genética com um ciclo de corte de 30 anos, assim como para a sua demografia, ausência de impactos genéticos negativos com ciclo de corte de 65 anos. Esta classificação das espécies é similar, mas não idêntica à densidade relativa das espécies na parcela estudada em Tapajós (*Bagassa* < *Hymenaea* < *Symphonia* < *Manilkara*). A classificação é, contudo, exatamente a mesma dos níveis intrínsecos de diversidade genética detectados nessas quatro populações (*Bagassa* < *Hymenaea* < *Manilkara* < *Symphonia*). A questão que então surge é se as mudanças na composição genética são simplesmente um subproduto dos diferentes níveis de variação genética dentro de populações de espécies arbóreas tropicais. Será que baixos níveis de variação genética predispõe uma espécie as mais severas consequências genéticas quando submetida à exploração? Ou existem fatores mais complicados contribuindo para a forma como as espécies respondem após o corte?

De fato, acredita-se que espécies com alta diversidade genética devem mostrar mudanças mais dramáticas após o corte. Locos com múltiplos alelos devem conter uma grande proporção de alelos raros, que são mais facilmente perdidos quando o tamanho das populações reduzem. Assim, não pensamos que baixa diversidade genética poderia, por si só, predispor uma espécie a fortes efeitos da exploração. Ao mesmo tempo, processos ecológicos inerentes que podem produzir baixos níveis de diversidade dentro de uma espécie podem também torná-las suscetíveis ao corte. Populações de espécies que estão em baixa densidade, que recrutam principalmente em clareiras grandes que ocorrem em baixa frequência e que florescem apenas com grandes dimensões podem, como um resultado, mostrar menores níveis de variação do que espécies menores e com crescimento rápido. Assim, características ecológicas que parecem fazer espécies mais vulneráveis ao corte também dirigem seus níveis inerentes de variação genética.

Utilizando um modelo de crescimento, van Gardigen *et al.* (2006) concluíram que a prática de corte seletivo atualmente utilizada na Amazônia Brasileira (ciclos de 30 anos, diâmetro de corte de 45 cm e remoção de 90% das árvores acima do diâmetro mínimo) não é sustentável. Eles recomendam forte redução na intensidade de corte, ligadas a mudanças no ciclo de corte. Um estudo feito por Shulze *et al.* (2005) modelando populações de *Hymenaea courbaril*, *Manilkara huberi* e *Tabebuia impetiginosa*, recomendou um aumento no ciclo de corte (para 60 anos) e redução da intensidade de corte. Nossos resultados corroboram com estas recomendações. Modificações no ciclo de corte, diâmetro de corte e intensidades de exploração representam elementos de interação nas práticas de corte que devem ser ajustadas para permitir que a população se recupere após o corte. Em particular, nosso estudo mostra a importância de aumentar o diâmetro mínimo de corte para 60 cm de DAP ou mais, especialmente para que atinjam a maturidade reprodutiva apenas com grandes tamanhos.

Mais importante, nossos resultados sugerem que nós precisamos repensar os parâmetros de corte que devem ser aplicados na Amazônia brasileira. Cada uma das quatro espécies em nosso modelo respondeu de forma diferente, ambas demográfica e geneticamente para os cenários de corte utilizados. Isto sugere que mudar de simples modelo de Corte com Impacto Reduzido (Reduced Impact Logging – RIL) para a uma verdadeira produção madeireira sustentável (Sustained Timber Yield – STY) vai requerer parâmetros de exploração espécie-específicos, levando em conta detalhes ecológicos e característica de história de vida das diferentes espécies madeireiras. O manejo florestal baseado sobre sustentabilidade das espécies é uma reflexão necessária da diversidade biológica real e complexidade das florestas tropicais úmidas. Do ponto de vista prático, isto pode envolver o agrupamento de espécies, mas as categorias utilizadas devem refletir mais acuradamente todas as qualidades ecológicas importantes para as espécies se recuperarem. Esta abordagem parece para nós ser o próximo passo importante na gestão de florestas tropicais, e é essencial para a manutenção, conservação e efetivamente utilização das florestas tropicais úmidas da Amazônia.

Finalmente, precisamos de simulações mais sutis e complicadas que vão nos ajudar a melhor entender os efeitos no longo prazo de parâmetros de corte sobre como cada espécie responde ao corte seletivo. Novos modelos devem incorporar mais do que uma espécie, simulando a complexidade ecológica das florestas após o corte e devem focar sobre uma grande escala espacial para estimar os impactos da fragmentação florestal, em adição aos efeitos do corte seletivo de árvores. Muitas espécies arbóreas tropicais têm fluxo gênico via pólen e sementes a longa distância. Assim, em muitos casos, os impactos do corte seletivo de árvores sobre a diversidade genética podem apenas ser estimados e entendidos se nós acessarmos a escala de metapopulação. E, como sempre é verdade em modelagem, os resultados devem, na medida do possível, ser testados e confirmados pelos estudos de campo, para verificar e interpretar resultados de simulações e ligar estes aos processos biológicos observados.

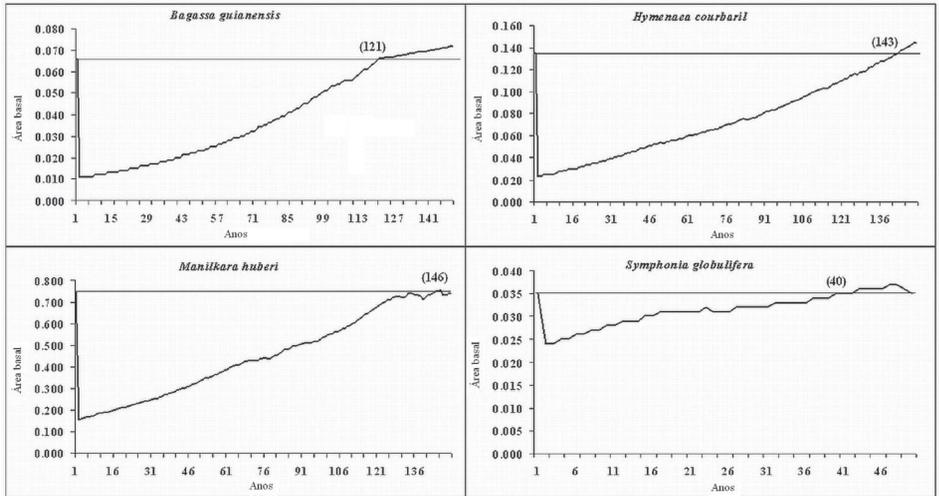


Figura 3 - Área basal ($m^2 ha^{-1}$) recoberta para as quatro espécies estudadas após um simples episódio de corte de 90% das árvores acima do diâmetro mínimo de corte de 45 cm (55 cm para *Hymenaea*). A linha horizontal representa a área basal inicial na população inicial. O número em parênteses mostra os anos para cada espécie recuperar a área basal inicial. Note a diferença na escala do eixo y.

Agradecimentos

O estudo foi financiado pelo DFID UK e EMBRAPA Brazil “Projeto Dendrogene”, através do acordo regional de cooperação entre Guiana Francesa e Brasil “Formation supérieure et diffusion des résultats de la recherche pour la gestion durable des forêts de Guyane Française et d’Amazonie Brésilienne” como também, pelo projeto EU-INCO “Distribution of genetic diversity in tree species from the Neotropics based on DNA fingerprinting assays: Implications for conservation, sustainable utilization and management” (número do contrato: ICA4-CT-2001-10101, <http://thoth.nbu.ac.uk/geneo>). O autor A. M. S agradece ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) pela bolsa de pós-doutorado para seus estudos no Institut für Forstgenetik und Forstpflanzenzüchtung, Bundesforschungsanstalt für Forst- und Holzwirtschaft (BFH) na Alemanha. Os autores são também gratos a três revisores por suas importantes sugestões e criticismo construtivo em uma prévia versão deste artigo.

Referências

- Aldrich, P. R. & J. L. Hamrick. 1998. Reproductive dominance of pasture trees in a fragmented tropical forest mosaic. *Science* 281: 103-105.
- Asner, G. P., D. E. Knapp, E. N. Broadbent, P. J. C. Oliveira, M. Keller & J. N. Silva. 2005. Selective logging in the Brazilian Amazon. *Science* 130: 480-482.
- Azevedo, V. C. R., C. C. Vison & A. Y. Ciampi. 2005. Twelve microsatellite loci in *Manilkara huberi* (Ducke) Standl. (Saponeae), an Amazonian timber species. *Mol. Ecol. Not.* 5: 13-15.

Bergmann, F., H.-R. Gregorius & J. B. Larsen. 1990. Levels of genetic variation in European silver fir (*Abies alba*) – are they related to the species decline? *Genetica* 82: 1-10.

Bittrich, V. & M. C. E. Amaral. 1996. Pollination biology of *Symphonia globulifera* (Clusiaceae). *Plant. Syst. Evol.* 200: 101-110.

Buchert, G. P., O. P. Rajora & J. V. Hood. 1997. Effects of harvesting on genetic diversity in old-growth eastern white pine in Ontario, Canada. *Cons. Biol.* 11: 747-758.

Carneiro, F., A. M. Sebbenn, M. Kanashiro & B. Degen. 2007. Low inter-annual variation of mating systems and gene flow of *Symphonia globulifera* in the Brazilian Amazon. *Biotropica* 39: 628-636.

Degen, B., H.-R. Gregorius & F. Scholz. 1996. ECO-GENE: a model for simulation studies on the spatial and temporal dynamics of genetic structures of tree populations. *Silvae Genet.* 45: 323-329.

Degen, B. & F. Scholz. 1998. Ecological genetics in forest ecosystems under stress as analyzed by the simulation model Eco-gene. *Chem.* 36: 819-824.

Degen, B., D. Roubik & M. D. Loveless. 2002. Impact of selective logging and forest fragmentation on the seed cohorts of an insect-pollinated tree: a simulation study. In: Degen, B., M. D. Loveless & A. Kremer (eds.) *Modelling and Experimental Research on Genetic Process in Tropical and Temperate Forest*. p. 108-110. EMBRAPA Amazônia Oriental, Belém, Brazil.

Degen, B., E. Bandou & H. Caron. 2004. Limited pollen dispersal and biparental inbreeding in *Symphonia globulifera* in French Guiana. *Heredity* 93: 585-591.

Degen, B., L. Blanc, H. Caron, L. Maggie, A. Kremer & S. Gourlet-Fleury. 2006. Impact of selective logging on genetic composition and demographic structure of four tropical tree species. *Biol. Conserv.* 131: 386-401.

Ericksson, G. 1996. A policy suggestion for conservation of Noble Hardwoods genetic resources in Sweden. In: Tutock, J., G. Ericsson, J. Kleinschmit & S. Canger (eds.) *Noble Hardwoods Network*. Report of the first meeting. 24-27 March 1996. p. 147-154. Escherode, Germany.

Frankel, O. H. & M. S. Soulé. 1981. *Conservation and Evolution*. Cambridge, Cambridge University Press.

Jennings, S. B., N. D. Brown, D. H. Boshier, T. C. Whitmore & J. C. A. Lopes. 2000. Ecology provides a pragmatic solution to the maintenance of genetic diversity in sustainably managed tropical rain forests. *For. Ecol. Manage.* 154: 1-10.

Glaubitz, J. C., J. C. Murrell & G. F. Moram. 2003. Effects of native forest regeneration practices on genetic diversity in *Eucalyptus consideriana*. *Theor. Appl. Genet.* 107: 422-431.

Gill, G. E., R. T. Fowler & S. A. Mori. 1998. Pollination biology of *Symphonia globulifera* (Clusiaceae) in Central French Guiana. *Biotropica* 30: 139-144.

Gourlet-Fleury, S., V. Favrichon & P. Petronelli. 2004. Consequences of silvicultural treatments on stand dynamics at Paracou. In: Gourlet-Fleury, S., J. M. Guehl & O. Laroussinie (eds.) *Lessons Drawn from Paracou, a Long-term Experimental Research Site in French Guiana*. p. 254-280. Elsevier, Paris.

Gregorius, H. R., B. Degen & A. König. 2007. Problems in the analysis of genetic differentiation among populations – a case study in *Quercus robur*. *Silvae Genetica* 56: 190-199.

- Gregorius, H.-R. 1991 Gene conservation and the preservation of adaptability. In: Seitz, A. & V. Loeschcke (eds.) *Species conservation: A population-biological approach*. p. 31-47. Birkhauser Verlag, Berlin.
- Hawley, G. J., P. G. Schaberg, D. H. DeHayes & J. C. Brissette. 2005. Silviculture alters the genetic structure of an eastern hemlock forest in Maine, USA. *Can. J. For. Res.* 35: 143-150.
- Hedrick, P. W. 2005. A standardized genetic differentiation measure. *Evolution* 59: 1633-1638.
- Kanashiro, M., I. S. Thompson, J. A. G. Yared, M. D. Loveless, P. Coventry, R. C. V. Martins-da-Silva, B. Degen & W. A. Amaral. 2002. Improving conservation values of managed forests: the Dendrogene Project in the Brazilian Amazon. *Unasylva* 209: 26-33.
- Krusche, D. & Th. Geburek. 1991. Conservation of forest gene resources as related to sample size. *For. Ecol. Manage.* 40: 145-150.
- Ledig, F. T., P. D. Hodgskiss & D. R. Johnson. 2005. Genetic diversity, genetic structure, and mating system of Brewer spruce (*Pinaceae*), a relict of the Arcto-Tertiary forest. *Am. J. Bot.* 92: 1975-1968.
- Lowe, A. J., D. Boshier, M. Ward, C. F. E. Bacles & C. Navarro. 2005. Genetic resource impacts of habitat loss and degradation; reconciling empirical evidence and predicted theory for Neotropical trees. *Heredity* 95: 255-273.
- Marshall, T. C., J. Slate, L. E. B. Kruuk & J. M. Pemberton. 1998. Statistical confidence for likelihood-based paternity inference in natural populations. *Mol. Ecol.* 7: 639-655.
- Maues, M. M. 2001. Importance of the floral biology and pollinators on the sustainability of forest management. *Acta Hortic.* 561: 81-85.
- Maues, M. M. 2006. *Estratégias reprodutivas de espécies arbóreas e sua importância para o manejo e a conservação florestal: Floresta Nacional do Tapajós (Beletera-Pará)*. PhD. These. Brasília: Universidade Federal de Brasília. 206 p.
- Mosseler, A., J. E. Major & O. P. Rajora. 2003. Old-growth red spruce forests as reservoirs of genetic diversity and reproductive fitness. *Theor. Appl. Genet.* 106: 931-937.
- Murawski, D. A., I. A. U. N. Gunatilleke & K. S. Bawas. 1994. The effects of selective logging on inbreeding in *Shorea megistophylla* (Dipterocarpaceae) from Sri Lanka. *Cons. Biol.* 8: 997-1002.
- Nei, M. 1975. Molecular population genetics and evolution. In: Neuberger, A. & E. L. Tatum. (eds.) *Frontiers of Biology*. Elsevier, New York, v. 40.
- Obayashi, K., J. Kalasa, J. J. Armesto & S. L. Collins. 2002. The ecological concept of disturbance and its expression at various hierarchical levels. *Inter. J. Plan. Sci.* 163: 151-158.
- Pascarella, J. B. 1992. Notes on flowering phenology, nectar robbing and pollination of *Symphonia globulifera* L.F. (Clusiaceae) in a lowland rain forest in Costa Rica. *Brenesia* 38: 83-86.
- Phillips, P. D., C. P. Azevedo, B. Degen, P. R. van Gardingen, I. S. Thompson & J. N. M. Silva. 2004. An individual-based spatially explicit simulation model for strategic forest management planning in the eastern Amazon. *Ecol. Modelling* 173: 335-354.

- Putz, F. E. 2005. *Science, society, and tropical forests: confronting the conservation challenges*. Prince Bernhard Centre for International Nature Conservation, Utrecht University, Utrecht, Netherlands. 39 p.
- Rajora, O. P. & S. A. Pluhar. 2003. Genetic diversity impacts of forest fire, forest harvesting, and alternative reforestation practices in black spruce (*Picea mariana*). *Theor. Appl. Genet.* 106: 1203-1212.
- Rajora, O. P., M. H. Rahman, G. P. Buchert & B. P. Dancik. 2000. Microsatellite DNA analysis of genetic effects of harvesting in old-growth eastern white pine (*Pinus strobus*) in Ontario, Canada. *Mol. Ecol.* 9: 339-348.
- Ritland, K. & S. Jain. 1981. A model for the estimation of outcrossing rate and gene frequencies using independent loci. *Heredity* 47: 35-52.
- S.A.S. 1999. Institute Inc. *SAS Procedures Guide. Version 8 (TSMO)*. SAS Institute Inc. Cary, N.C., 27513, USA.
- Savolainen, O. & K. Kärkkäinen. 1992. Effect of forest management on gene pools. *New Forest* 6: 329-345.
- Schulze, M., E. Vidal, J. Grogan, J. Zweede, D. Zarin. 2005. Madeiras nobres em perigo. *Ciência Hoje* 36: 66-69.
- Silva, M. B. 2005. *Aspectos ecológicos e genéticos de Bagassa guianensis Aubl. (Moraceae): um enfoque para o manejo florestal sustentado das espécies*. PhD. These. Belém, UFP. 165 p.
- Silva, J. N. M., J. O. P. Carvalho, J. C. A. Lopes, B. F. Almeida, D. H. M. Costa, L. C. Oliveira, J. K. Vanclay & J. P. Skovsgaard. 1995. Growth and yield of a tropical rain forest in the Brazilian Amazon 13 years after logging. *For. Ecol. Manage.* 71: 267-274.
- Silva, J. N. M., J. O. P. Carvalho, J. C. A. Lopes, R. P. Oliveira & L. C. Oliveira. 1996. Growth and yield studies in the Tapajós region, Central Brazilian Amazon. *Commonw. For. Rev.* 75: 325-329.
- Smouse, P. E., R. J. Dyer, R. D. Westfall & V. L. Sork. 2001. Two-generation analysis of pollen flow across a landscape. I. Male gamete heterogeneity among females. *Evolution* 55: 260-271.
- Sist, P., R. Fimbel, D. Sheil, R. Nasi & M.-H. Chevallier. 2003. Towards sustainable management of mixed dipterocarp forest of South-East Asia: moving beyond minimum diameter cutting limits. *Environ. Conser.* 30: 364-374.
- van Gardingen, P. R., D. Valle & I. Thompson. 2006. Evaluation of yield regulation options for primary forest in Tapajós National Forest, Brazil. *For. Ecol. Manage.* 231: 184-194.
- Vison, C. C., A. C. Amaral, I. Sampaio & A. Y. Ciampi. 2005. Characterization and isolation of DNA microsatellite primers for the tropical tree, *Symphonia globulifera* Linn. *Mol. Ecol. Not.* 5: 202-204.
- Young, A. G. & T. J. Boyle. 2000. Forest fragmentation. In: Young, A. G., D. Boshier, T. J. Boyle (eds.) *Forest conservation genetics: principles and practice*. p. 123-134. Melbourne: CSIRO Publishing.