



**DINÂMICA E ECOLOGIA DE ÁRVORES EM FLORESTAS MANEJADAS NA  
AMAZÔNIA ORIENTAL BRASILEIRA**

**JORGE LUIS REATEGUI BETANCOURT**

**TESE DE DOUTORADO EM CIÊNCIAS FLORESTAIS  
DEPARTAMENTO DE ENGENHARIA FLORESTAL**

**FACULDADE DE TECNOLOGIA  
UNIVERSIDADE DE BRASÍLIA-UnB**

**UNIVERSIDADE DE BRASÍLIA**  
**FACULDADE DE TECNOLOGIA**  
**DEPARTAMENTO DE ENGENHARIA FLORESTAL**  
**PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS FLORESTAIS**

**DINÂMICA E ECOLOGIA DE ÁRVORES EM FLORESTAS MANEJADAS NA  
AMAZÔNIA ORIENTAL BRASILEIRA**

**JORGE LUIS REATEGUI BETANCOURT**

**ORIENTADOR: Dr. LUCAS JOSE MAZZEI DE FREITAS**  
**COORIENTADOR: Dr. ERALDO APARECIDO TROMBOLI MATRICARDI**

**TESE DE DOUTORADO EM CIÊNCIAS FLORESTAIS**

**BRASÍLIA – DF**  
**AGOSTO DE 2023**

UNIVERSIDADE DE BRASÍLIA  
FACULDADE DE TECNOLOGIA  
DEPARTAMENTO DE ENGENHARIA FLORESTAL PROGRAMA DE PÓS-  
GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS FLORESTAIS

**DINÂMICA E ECOLOGIA DE ÁRVORES EM FLORESTAS MANEJADAS NA  
AMAZÔNIA ORIENTAL BRASILEIRA**

JORGE LUIS REATEGUI  
BETANCOURT

TESE DE DOUTORADO SUBMETIDA AO DEPARTAMENTO DE ENGENHARIA  
FLORESTAL DA FACULDADE DE TECNOLOGIA DA UNIVERSIDADE DE  
BRASÍLIA, COMO PARTE DOS REQUISITOS NECESSÁRIOS À OBTENÇÃO DO  
GRAU DE DOUTOR EM CIÊNCIAS FLORESTAIS.

**APROVADO POR:**

---

**Prof. Dr. Lucas Jose Mazzei de Freitas (Departamento de Engenharia  
Florestal - UnB).  
(Presidente)**

---

**Prof. Dr. Éder Pereira Miguel (Departamento de Engenharia Florestal -  
UnB).  
(Examinador Interno)**

---

**Pesquisador. Dr. Evaldo Muñoz Braz (Embrapa Florestas).  
(Examinador Externo)**

---

**Prof. Dr. Rodrigo Geroni Mendes Nascimento (Universidade Federal  
Rural da Amazônia – UFRA)  
(Examinador Externo)**

---

**Prof. Dr. Samuel De Pádua Chaves e Carvalho (Departamento de  
Engenharia Florestal - UFMT).  
(Examinador Suplente)**

**Brasília-DF, 30 de agosto de 2023**

# **FICHA CATALOGRÁFICA**

## **REFERÊNCIA**

REATEGUI-BETANCOURT, J. L. (2023). Dinâmica e ecologia de árvores em florestas manejadas na Amazônia Oriental brasileira. Tese de Doutorado em Ciências Florestais, Publicação PPGEFL.TD/2023, Programa de Pós-Graduação em Ciências Florestais, Universidade de Brasília, Brasília-DF, 121 p.

## **CESSÃO DE DIREITOS**

AUTOR: Jorge Luis Reategui Betancourt.

TÍTULO: Dinâmica e ecologia de árvores em florestas manejadas na Amazônia Oriental brasileira.

GRAU: Doutor; ANO: 2023; ÁREA DE CONCENTRAÇÃO: Manejo Florestal.

É concedido à Universidade de Brasília permissão para reproduzir cópias desta tese de doutorado e para emprestar ou vender tais cópias somente para propósitos acadêmicos e científicos. O autor reserva outros direitos de publicação e nenhuma parte desta tese de doutorado pode ser reproduzida sem autorização por escrito do autor.

---

Jorge Luis Reategui Betancourt  
jorgereategui91@gmail.com

*A minha família, principalmente  
para minhas filhas, pelo amor  
incondicional, pois sem eles nada  
disto se realizaria.*

**DEDICO.**

## **AGRADECIMENTOS**

Gratidão a Deus pela vida e por mais uma conquista na minha formação profissional.

Ao Programa de Aliança Educação e Formação (PAEC) entre a Organização dos Estados Americanos (OEA) e o Grupo Coimbra de Universidades Brasileiras (GCUB).

A Universidade de Brasília, em especial ao Programa de Pós-Graduação em Ciências Florestais, por todas as oportunidades concedidas e a todos os professores que compartilharam seus conhecimentos ao longo destes 4 anos.

A Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES), pela concessão da bolsa de doutorado.

Grato ao meu orientador, Dr. Lucas Jose Mazzei de Freitas, e coorientador, Dr. Eraldo Aparecido Tromboli Matricardi, pelos ensinamentos, exigências, orientações, paciência e amizade.

Ao Prof. Dr. Rodrigo Geroni Mendes Nascimento, pelas dicas e sugestões nas análises dos dados. Muito obrigado mesmo.

A banca examinadora Profa. Dra. Alba Valéria Rezende, Pesquisador Dr. Evaldo Muñoz Braz e Prof. Dr. Rodrigo Geroni Mendes Nascimento, pelas correções e valiosas sugestões.

A toda a minha família que sempre me apoiou na realização dos meus sonhos. Enormemente, dedico esse esforço para meus dois amores: Damaris e Christel; minha motivação e inspiração para trilhar um dia por vez.

A todos os amigos e colegas que tive o prazer de conhecer durante a Pós-Graduação, em especial aqueles que se tornaram grandes companheiros e que me brindaram com seu inestimável apoio em distintos momentos, pela amizade e pelo crescimento proporcionado em discussões e troca de ideias, o meu sincero reconhecimento.

## RESUMO

REATEGUI-BETANCOURT, Jorge Luis, D.Sc., Universidade de Brasília, agosto de 2023. **Dinâmica e ecologia de árvores em florestas manejadas na Amazônia Oriental brasileira.** Orientador: Lucas José Mazzei de Freitas. Coorientador: Eraldo Aparecido Tromboli Matricardi.

A dinâmica e a ecologia de árvores em florestas manejadas na Amazônia oriental brasileira são temas de extrema importância para a conservação e manejo sustentável dessas florestas. No capítulo 1, avaliou-se a produtividade de volume de madeira em pé de quatro grupos de espécies de valor (baixo, médio, alto valor e misto) em florestas exploradas e não exploradas na região do planalto do rio Tapajós, na Amazônia brasileira. Observou-se que a exploração madeireira seletiva após 33 anos afeta diretamente a dinâmica das espécies arbóreas, resultando em perda significativa de produtividade de volume devido à alta mortalidade de árvores após a exploração. Espécies não pioneiras demandantes de luz têm maior impacto na produtividade florestal, enquanto espécies tolerantes à sombra contribuem pouco no primeiro ciclo de corte. O monitoramento contínuo das árvores remanescentes é fundamental para o manejo sustentável, e a aplicação de tratamentos silviculturais pode favorecer o crescimento e reduzir a perda de árvores. As regras de manejo florestal na Amazônia brasileira precisam ser aprimoradas para alcançar a sustentabilidade a longo prazo. No capítulo 2, abordou-se a taxa de mortalidade de árvores remanescentes em diferentes grupos ecológicos e fases das florestas manejadas na Amazônia brasileira. As taxas de mortalidade variaram entre as florestas exploradas e não exploradas, sendo mais altas para espécies pioneiras e demandantes de luz na fase intermediária após a exploração. As características do solo influenciaram na mortalidade de espécies tolerantes à sombra na fase inicial das florestas exploradas, enquanto nas florestas não exploradas, a estrutura da floresta e fatores climáticos também tiveram papel importante nas taxas de mortalidade para espécies pioneiras e demandantes de luz. Nas fases intermediária e final de monitoramento das florestas exploradas, características do solo e eventos climáticos extremos, como secas intensas e ocorrências de El Niño, foram relevantes para a mortalidade das árvores. O tempo decorrido após a exploração também influenciou nas taxas de mortalidade. Se evidenciam a complexa interação entre solo, clima e estrutura da floresta com a mortalidade e ecologia das árvores, destacando a importância da gestão e conservação desses ecossistemas diante de eventos climáticos extremos e práticas de manejo florestal. No capítulo 3, o desafio foi compreender o crescimento das árvores em florestas exploradas devido à grande diversidade de espécies e suas interações com o clima e o solo. O estudo focou na influência das variáveis de solo, clima e exploração nos incrementos diamétricos de árvores em diferentes grupos de espécies. Foram obtidos 10 grupos de espécies com crescimentos e tamanhos de árvores estatisticamente diferentes. A análise mostrou a relevância do agrupamento de espécies para o manejo sustentável das florestas, considerando fatores como luz, nutrientes e competição. As propriedades do solo, como porcentagem de areia, carbono total e capacidade de troca catiônica, podem afetar o crescimento das árvores. O estudo destaca a importância do monitoramento contínuo e da análise de dados de longo prazo para tomar decisões informadas sobre a conservação e o manejo adequado das florestas diante de mudanças climáticas e práticas de manejo.

**Palavras-chave:** produtividade de madeira, crescimento, mortalidade, grupos ecológicos, clima, solo, manejo florestal.

## ABSTRACT

The dynamics and ecology of trees in managed forests in the Brazilian Eastern Amazon are of utmost importance for the conservation and sustainable management of these forests. In Chapter 1, we assessed the standing wood volume productivity of four groups of valuable tree species (low, medium, high value, and mixed) in both exploited and unexploited forests in the Tapajós River plateau region of the Brazilian Amazon. It was observed that selective logging after 33 years directly affects the dynamics of tree species, resulting in a significant loss of volume productivity due to high tree mortality post-exploitation. Non-pioneer light-demanding species have a greater impact on forest productivity, whereas shade-tolerant species contribute less in the first logging cycle. Continuous monitoring of the remaining trees is essential for sustainable management, and the implementation of silvicultural treatments can promote growth and reduce tree losses. The forest management guidelines in the Brazilian Amazon need improvement to achieve long-term sustainability. In Chapter 2, we focused on the mortality rate of remaining trees in different ecological groups and stages of managed forests in the Brazilian Amazon. Mortality rates varied between exploited and unexploited forests, being higher for pioneer and light-demanding species in the intermediate phase after logging. Soil characteristics influenced the mortality of shade-tolerant species in the initial phase of exploited forests, while in unexploited forests, forest structure and climatic factors also played a significant role in the mortality rates of pioneer and light-demanding species. In the intermediate and final phases of exploited forests, soil characteristics and extreme climatic events, such as intense droughts and El Niño occurrences, were relevant to tree mortality. The time elapsed after logging also influenced mortality rates. These findings highlight the complex interaction between soil, climate, and forest structure with tree mortality and ecology, emphasizing the importance of considering these factors in the management and conservation of these ecosystems in the face of extreme climatic events and forest management practices. In Chapter 3, the challenge was to predict tree growth in exploited forests due to the vast diversity of species and their interactions with climate and soil. The study focused on the influence of soil, climate, and logging variables on the diameter increments of trees in different species groups. Ten species groups with statistically different tree growth and sizes were identified. The analysis highlighted the relevance of species grouping for sustainable forest management, considering factors such as light, nutrients, and competition. Soil properties, such as sand percentage, total carbon, and cation exchange capacity, can affect tree growth. The study emphasizes the importance of continuous monitoring and long-term data analysis to make informed decisions regarding conservation and proper forest management in the face of climate change and logging practices.

**Keywords:** Wood productivity, growth, mortality, ecological groups, climate, soil, forest management.

## SUMÁRIO

1. INTRODUÇÃO GERAL .....	13
2. OBJETIVOS.....	15
2.1. Objetivo Geral .....	15
2.2. Objetivos Específicos .....	15
3. ESTRUTURA DA TESE .....	16
4. HIPÓTESES .....	16
5. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS .....	17
CAPÍTULO I.....	21
TIMBER YIELD OF COMMERCIAL TREE SPECIES IN THE EASTERN BRAZILIAN AMAZON BASED ON 33 YEARS OF INVENTORY DATA .....	21
CAPÍTULO II.....	32
MORTALIDADE DE ÁRVORES POR GRUPOS ECOLÓGICOS APÓS EXPLORAÇÃO FLORESTAL NA AMAZÔNIA BRASILEIRA .....	32
1. INTRODUÇÃO.....	33
2. MATERIAL E MÉTODOS.....	35
2.1. Descrição e Localização da Área de Estudo.....	35
2.2. Delineamento do Experimento .....	37
2.3. Análise de Dados .....	39
3. RESULTADOS .....	42
3.1. Mortalidade de árvores na Amazônia e grupos ecológicos .....	42
3.2. Potenciais impulsionadores da mortalidade .....	43
3.3. Diversidade arborea e relação com a mortalidade de árvores dos sítios de estudo ..	49
4. DISCUSSÃO.....	49
5. CONCLUSÃO.....	53
6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS .....	54

CAPÍTULO III .....	61
RITMO DE CRESCIMENTO DIAMÉTRICO DAS ÁRBORES APÓS EXPLORAÇÃO FLORESTAL NA AMAZÔNIA BRASILEIRA .....	61
1. INTRODUÇÃO.....	62
2. MATERIAL E MÉTODOS.....	64
2.1. Localização e Descrição da Área de Estudo.....	64
2.3. Análise Estatística .....	66
2.3.1 Dados utilizados .....	66
2.3.2. Agrupamento de espécies .....	67
2.3.3. Variáveis explicativas do incremento diamétrico relacionadas à exploração, ao clima e ao solo dos sítios experimentais.....	68
2.3.4. Modelo de incremento do diâmetro.....	68
3. RESULTADOS .....	69
3.1. Grupos de espécies .....	69
3.2. Ajuste do modelo CAFOGROM com os dados dos cinco sítios experimentais .....	71
3.3. Variáveis que influenciam no crescimento das árvores.....	73
4. DISCUSSÃO .....	75
5. CONCLUSÃO.....	79
6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS .....	80
CAPÍTULO VI.....	86
1. CONSIDERAÇÕES FINAIS .....	86
2. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS .....	90

## LISTA DE FIGURAS

### CAPÍTULO I

No table of contents entries found.

### CAPÍTULO II

Figura 1. Localização das áreas experimentais de monitoramento da dinâmica de árvores da Embrapa Amazônia Oriental, Brasil. ....37

Figura 2. Etapas de avaliação do monitoramento: Inicial, Intermediária e Final, após exploração florestal de acordo aos períodos de inventários. ....38

Figura 3. Taxa de mortalidade das etapas de monitoramento: inicial, intermediária e final. Letras representam valores diferentes de taxas de mortalidade pelo teste de Tukey ao nível de significância de 5%. ....42

Figura 4. Taxa média da mortalidade por grupos ecológicos: Pioneiras (P), Demandantes de luz (LD), tolerantes à sombra (ST) nas florestas exploradas e não exploradas nas diferentes etapas de monitoramento. Letras diferentes representam valores diferentes de taxas de mortalidade pelo teste de Tukey ao nível de significância de 5%. ....43

Figura 5. Análise de componentes principais (ACP) das variáveis explicativas das áreas experimentais em florestas exploradas e não exploradas. ....45

Figura 6: Modelo linear representando a relação entre Eixo 1 e Eixo 2 e a taxa de mortalidade por grupos ecológicos: Pioneiras (P), Demandantes de luz (LD), tolerantes à sombra (ST) nas florestas exploradas e não exploradas nas diferentes etapas de monitoramento. ....47

Figura 7. Diagrama de Venn à partir da riqueza de espécies dos sítios florestais apresentado espécies compartilhadas (intersecções) e exclusivas de cada tipo de florestas exploradas e não exploradas. ....49

### CAPÍTULO III

Figura 1. Localização das áreas experimentais de manejo florestal da Embrapa Amazônia Oriental, Brasil. ....65

Figura 2. Datas dos inventários e da exploração florestal nos sítios de monitoramento da Embrapa Amazônia Oriental. ....66

Figura 3. A) Agrupamento de espécies pelo método kmeans. B) Relação entre o incremento médio das espécies e $DAP_{max}$ . Na tabela: DBH = média do $DAP_{max}$ das espécies do grupo; PAId – incremento periódico diamétrico médio das espécies do grupo.....	70
Figura 4. Grupo de espécies em relação aos principais comportamentos ecológicos. $DAP_{max}$ = DBH e incremento diamétrico = PAId. Adaptado de ALDER & SILVA (2000) a partir dos resultados. ....	71
Figura 5. Incremento em diâmetro ajustados para todos os grupos de espécies com base o modelo CAFOGROM. ....	73

## **LISTA DE TABELAS**

### **CAPÍTULO I**

No table of contents entries found.

### **CAPÍTULO II**

Tabela 1: Delineamento das áreas experimentais da Embrapa Amazônia Oriental .....	37
Tabela 2. Descrição das variáveis ambientais e ecológicas utilizadas no estudo.....	40
Tabela 3. Cargas e variação explicadas pelos dois eixos principais de variação usando as variáveis explicativas da estrutura, da exploração, climáticas e do solo, registradas para as florestas exploradas e não exploradas. ....	48

### **CAPÍTULO III**

Tabela 1: Parcelas de pesquisa das áreas experimentais da Embrapa Amazônia Oriental .....	66
Tabela 2. Variáveis explicativas relacionadas à exploração, ao clima e ao solo utilizadas neste capítulo. ....	68
Tabela 3. Tabela dos coeficientes de incremento do diâmetro do modelo CAFOGROM. ....	71
Tabela 4. Variáveis correlacionadas com o ritmo de crescimento diamétrico dos diferentes grupos de espécie ao nível de significância de 5% ( $p > 0.05$ ).....	74

## 1. INTRODUÇÃO GERAL

O manejo florestal refere-se à gestão e à utilização das florestas nativas por meio de planejamento adequado que garanta a conservação e a produtividade dos recursos florestais ao longo do tempo. As florestas manejadas constituem importantes componentes da paisagem em regiões tropicais e contribuem para a conservação da biodiversidade e para o provisionamento de serviços ecossistêmicos (GIBSON et al., 2011; DE AVILA et al., 2015; MARTIN et al., 2015; CHAUDHARY et al., 2016), além de garantir a provisão de recursos florestais, notadamente madeira (BERIO FORTINI, 2019).

Embora a produção madeireira na Amazônia seja antiga e amplamente conhecida, apenas em meados da década de 1990 o manejo florestal na região foi normatizado pelo Ministério do Meio Ambiente, isso ocorreu através da Instrução Normativa 48 de 1995. O final da década de 1990 e início dos anos 2000 foram marcados por progressos na gestão florestal na região. Entre eles, pode-se citar o aumento do comando e do controle das atividades de extração ilegal de madeira e da consequente adequação e validação do manejo florestal. O estabelecimento do método de exploração, conhecido como Exploração de Impacto Reduzido (EIR) (PINARD; PUTZ; TAY, 1995; MOURA-COSTA; TAY, 1996; ARMSTRONG; INGLIS, 2000; DURST et al., 2001), que consiste na implementação de uma série de diretrizes pré e pós-exploração (SABOGAL et al., 2000), é um exemplo de adequação e ajuste no manejo florestal nessa época, mas que ainda hoje não são suficientes para alcançar os objetivos do manejo florestal.

Estudos indicam que as florestas tropicais naturais estão sendo exploradas com intensidades superiores à sua capacidade de recuperação (FORTINI; CROPPER; ZARIN, 2015; SIST; FERREIRA, 2007; ZIMMERMAN; KORMOS, 2012; (REATEGUI-BETANCOURT et al., 2023), embora seja improvável que as práticas de colheita manejadas causem mudanças substanciais na composição das espécies arbóreas ao longo do tempo (DE AVILA et al., 2015).

A dinâmica de crescimento da floresta se modifica após uma intervenção de manejo, devido principalmente à abertura do dossel (MANZANERO; PINELO, 2004). O tempo necessário para a floresta se regenerar após o distúrbio causado pela exploração seletiva do manejo florestal e a capacidade em manter suas funções ecológicas depende da intensidade e do grau de dano provocado pela exploração (SIST; FERREIRA, 2007). Os danos ocasionados na população florestal e no ecossistema de forma geral influenciam

diretamente no aumento do ciclo de corte se o objetivo do manejo visa o retorno da estrutura e a da composição florística original (SIST; NGUYEN-THÉ, 2002). Na Malásia, por exemplo, a recuperação completa da altura do dossel de uma floresta explorada pode levar 70 anos, período superior ao ciclo de corte (OKUDA et al., 2019).

Seguindo estritamente a legislação e aplicando a intensidade de corte sugerida para florestas amazônicas no Brasil, o estoque comercial disponível de espécies madeireiras após o primeiro ciclo é diferente do estoque inicial, uma vez que o tempo de recuperação não é suficiente para que as populações de espécies exploradas recuperem seu volume inicial (SANTOS, 2018). Putz et al. (2012) mostraram que o volume de madeira em pé das espécies exploradas diminui em cerca de 46% após o primeiro ciclo de corte, mas se mantém neste nível nos próximos ciclos de corte. A maioria das estratégias de seleção de espécies e árvores para a colheita de madeira ocorre sem a devida preocupação com o tamanho das árvores ou com o estoque remanescente das espécies utilizadas (FORTINI; CROPPER; ZARIN, 2015). Para alguns pesquisadores e pesquisadoras, para ser considerada sustentável, o manejo florestal precisa garantir a recuperação dos volumes iniciais de madeira das espécies exploradas no final de cada ciclo de corte para não comprometer o valor de conservação das florestas (EDWARDS et al., 2014; PIPONIOT et al., 2018). A produtividade do manejo poderá ser aumentada se os danos colaterais forem reduzidos e tratamentos silviculturais forem aplicados (PUTZ et al., 2012).

O crescimento da maioria das espécies madeireiras na Amazônia é lento, o que limita a capacidade das espécies de alcançar a mesma produção dentro de um período relativamente curto de 30 ou 40 anos (VAN GARDINGEN et al., 2006). Existem incertezas em torno da capacidade das florestas tropicais de recuperar seu volume de madeira após a exploração (PIPONIOT et al., 2018, 2019). A intensidade de exploração afeta a produção contínua, principalmente no que refere às espécies colhidas no primeiro ciclo (COSTA et., 2002, REATEGUI-BETANCOURT et al., 2023).

As mudanças climáticas nas últimas décadas e o aumento na frequência de secas severas também contribuem para desequilíbrio da dinâmica das florestas tropicais (BENNETT et al., 2015; ESQUIVEL-MUELBERT et al., 2020), alterando suas estruturas, composições e funções (DAUBER et al., 2005; PHILLIPS et al., 2010). Adaptar o manejo dos ecossistemas às mudanças climáticas é um papel importante para garantir a sustentabilidade do uso das florestas (BUGMANN et al., 2019) e na produção

de madeira ao longo prazo (DAUBER et al., 2005; FARGEON et al., 2016).

No Brasil, a Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária (EMBRAPA) trabalha com uma rede de parcelas permanentes desde 1981, com a finalidade de monitorar a dinâmica de árvores em florestas tropicais exploradas por meio de inventários contínuos. Com esse fim, se estabeleceram as primeiras diretrizes para instalação e medição de parcelas permanentes (SILVA; DO C. A. LOPES, 1984), que, por sua vez, vem sendo ajustadas desde então (SILVA et al., 2005). A EMBRAPA possui sítios de monitoramento em diferentes gradientes de solos e clima através das quais se monitora o comportamento da dinâmica populacional das florestas. Estudos sobre a ecologia de florestas manejadas são necessários para se conhecer a capacidade de resiliência e sustentar futuras decisões de manejo.

Seguindo a recomendação das normas de manejo na Amazônia, a maioria dos planos de manejo licenciados na região faz a extração de madeira em tora com DAP  $\geq$  50cm com ciclos de corte de 35 anos (exploração mecanizada), além disso, fazem o inventário pré-exploratório de todas as árvores com DAP  $\geq$  40. Conhecer a dinâmica das espécies florestais exploradas com base nos parâmetros de mortalidade, recrutamento e crescimento de árvores é fundamental para garantir a conservação das espécies. Este estudo vem contribuir para aprofundar o conhecimento sobre a dinâmica de árvores de florestas manejadas e assim aprimorar os planos de manejo sustentável na Amazônia brasileira.

## **2. OBJETIVOS**

### **2.1. Objetivo Geral**

Estudar a dinâmica e a ecologia das espécies florestais após operações de extração na região Amazônica e, assim, contribuir no aprimoramento de sistemas de manejo sustentável.

### **2.2. Objetivos Específicos**

- a) Estudar a produtividade em volume de madeira em pé de espécies comerciais em uma floresta explorada seletivamente na Floresta Nacional do Tapajós, mediante o fluxo de ganhos e perdas de produção em 33 anos de monitoramento;
- b) Determinar a relação entre a produtividade e as características da estrutura florestal após exploração;

- c) Determinar a taxa de mortalidade de árvores remanescentes em florestas manejadas nas diferentes etapas de monitoramento após exploração (inicial, intermediária e final);
- d) Calcular a taxa de mortalidade das árvores de diferentes grupos ecológicos em cinco áreas manejadas da Amazônia brasileira;
- e) Estudar a relação entre a mortalidade de árvores e os gradientes climáticos de solos, assim como fatores de exploração e as características da estrutura florestal nas cinco diferentes áreas manejadas;
- f) Estabelecer agrupamentos de espécies a partir de critérios de dinâmica e da estrutura das populações;
- g) Investigar, a partir de modelos de incremento diamétrico para os agrupamentos ecológicos das espécies, a relação destes com as características estruturais das populações, dos solos e de variáveis climáticas em cinco sítios de florestas manejadas na Amazônia brasileira.

### **3. ESTRUTURA DA TESE**

Para atingir os objetivos propostos, a tese foi estruturada em três capítulos na forma de artigo científico, sendo que o capítulo I se encontra publicado conforme apresentado a seguir:

- a) **Capítulo I:** Timber yield of commercial tree species in the eastern Brazilian Amazon based on 33 years of inventory data;
- b) **Capítulo II:** Mortalidade de árvores após a exploração florestal na Amazônia Oriental Brasileira;
- c) **Capítulo III:** Ritmo de Crescimento Diamétrico das Árvores após Exploração Florestal na Amazônia Brasileira.

### **4. HIPÓTESES**

As hipóteses testadas neste trabalho para os três capítulos são:

Capítulo I:

- a) A produtividade em volume de madeira em pé de uma floresta explorada durante o primeiro ciclo de corte é diferente daquela sugerida pela legislação brasileira;

- b) O recrutamento de árvores de espécies exploradas é capaz de recuperar o estoque de árvores exploradas durante o ciclo de corte de 35 anos.

#### Capítulo II:

- a) A taxa de mortalidade na etapa inicial da floresta explorada é mais alta que a floresta não explorada e maior que nas etapas intermediária e final;
- b) Na primeira etapa após a exploração, as árvores remanescentes de espécies tolerantes à sombra apresentam taxa de mortalidade maior do que em florestas não exploradas e maior do que as taxas das espécies pioneiras e demandantes de luz. Esta hipótese central leva à seguinte hipótese adjacente;
- c) As variáveis ambientais e ecológicas que influenciam diretamente na mortalidade de árvores são diferentes para cada grupo ecológico.

#### Capítulo III:

- a) Os agrupamentos estabelecidos a partir de critérios de dinâmica e da estrutura das populações são diferentes daqueles definidos pela definição clássica de espécies pioneiras, demandantes de luz e tolerantes à sombra.
- b) Em florestas exploradas, as variáveis de clima e solo influenciam nos incrementos diamétricos de todos os agrupamentos de espécies.

## 5. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

ARMSTRONG, S.; INGLIS, C. J. RIL for real: introducing reduced impact logging techniques into a commercial forestry operation in Guyana. **The International Forestry Review**, v. 2, p. 17–23, 2000. Disponível em: <<https://www.jstor.org/stable/42609933>>. Acesso em: 28 nov. 2019.

BENNETT, A. C. et al. Larger trees suffer most during drought in forests worldwide. **Nature Plants**, v. 1, n. 10, p. 1–5, 28 set. 2015. Disponível em: <[www.nature.com/natureplants](http://www.nature.com/natureplants)>. Acesso em: 18 jan. 2021.

BERIO FORTINI, L. Integrated models show a transient opportunity for sustainable management by tropical forest dwellers. **Forest Ecology and Management**, v. 438, p. 233–242, 15 abr. 2019.

BUGMANN, H. et al. Tree mortality submodels drive simulated long-term forest dynamics: assessing 15 models from the stand to global scale. **Ecosphere**, v. 10, n. 2, p. e02616, 2019. Disponível em: <<http://doi.wiley.com/10.1002/ecs2.2616>>. Acesso em: 7 set. 2020.

CHAUDHARY, A. et al. Impact of Forest Management on Species Richness: Global Meta-Analysis and Economic Trade-Offs. **Scientific Reports**, v. 6, 4 abr. 2016.

COSTA, D. H. M.; CARVALHO, J. O. P. de; SILVA, J. N. M. Dinâmica da composição florística após a colheita de madeira em uma área de terra firme na Floresta Nacional do Tapajós (PA). **Revista de Ciências Agrárias**, n. 30, p. 67–90, 2002. Disponível em: <<https://www.alice.cnptia.embrapa.br/handle/doc/403517>>. Acesso em: 29 ago. 2019.

DAUBER, E.; FREDERICKSEN, T. S.; PEÑA, M. Sustainability of timber harvesting in Bolivian tropical forests. **Forest Ecology and Management**, v. 214, n. 1–3, p. 294–304, 3 ago. 2005. Disponível em: <<https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0378112705002756>>. Acesso em: 21 ago. 2019.

DE AVILA, A. L. et al. Medium-term dynamics of tree species composition in response to silvicultural intervention intensities in a tropical rain forest. **Biological Conservation**, v. 191, p. 577–586, 1 nov. 2015. Disponível em: <<https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S0006320715300550>>. Acesso em: 22 ago. 2019.

DURST, P. B. et al. **Asia-Pacific Forestry Commission Forests out of bounds: Impacts and effectiveness of logging bans in natural forests in Asia-Pacific**. Bangkok, Thailand: FAO, 2001.

EDWARDS, D. P. et al. **Maintaining ecosystem function and services in logged tropical forests** *Trends in Ecology and Evolution* Elsevier Ltd, , 2014. .

ESQUIVEL-MUELBERT, A. et al. Tree mode of death and mortality risk factors across Amazon forests. **Nature Communications**, v. 11, n. 5515, 2020. Disponível em: <</articles/s41467-020-18996-3>>. Acesso em: 19 nov. 2020.

FARGEON, H. et al. Vulnerability of Commercial Tree Species to Water Stress in Logged Forests of the Guiana Shield. **Forests**, v. 7, n. 12, p. 105, 2016. Disponível em: <<http://www.mdpi.com/1999-4907/7/5/105>>. Acesso em: 16 jan. 2021.

FORTINI, L.; CROPPER, W. J.; ZARIN, D. Modeling the complex impacts of timber harvests to find optimal management regimes for Amazon tidal floodplain forests. **PLoS ONE**, v. 10, n. 8, 31 ago. 2015.

GIBSON, L. et al. Primary forests are irreplaceable for sustaining tropical biodiversity. **Nature**, v. 478, n. 7369, p. 378, 2011.

MANZANERO, M.; PINELO, G. **Plan silvicultural en unidades de manejo forestal: Reserva de la Biosfera Maya, Petén, Guatemala**. San Francisco de Dos Ríos, CR: Fondo Mundial para la Naturaleza (WWF) Centroamérica, 2004.

MARTIN, P. A. et al. Impacts of tropical selective logging on carbon storage and tree species richness: A meta-analysis. **Forest Ecology and Management**, v. 356, p. 224–233, 15 nov. 2015.

MOURA-COSTA, P.; TAY, J. REDUCED IMPACT LOGGING IN SABAH, MALAYSIA. In: **Proceedings of the FAO/ITTO/IPF International Workshop on integrated application of sustainable forest management practices**. Kochi, Japan., p.

1–11, 1996.

OKUDA, T. et al. Canopy height recovery after selective logging in a lowland tropical rain forest. **Forest Ecology and Management**, v. 442, p. 117–123, 15 jun. 2019.

PHILLIPS, O. L. et al. Drought–mortality relationships for tropical forests. **New Phytologist**, v. 187, n. 3, p. 631–646, 2010. Disponível em: <<https://nph.onlinelibrary.wiley.com/doi/full/10.1111/j.1469-8137.2010.03359.x%4010.1002/%28ISSN%291469-8137%28CAT%29FeatureIssues%28VI%29Amazonianrainforestsanddrought>>. Acesso em: 18 jan. 2021.

PINARD, M.; PUTZ, F. E.; TAY, J. Creating timber harvest guidelines for a Reduced-Impact Logging Project in Malaysia. **Journal of Forestry**, v. 93, n. 10, p. 41–45, 1995. Disponível em: <<https://www.researchgate.net/publication/279674351>>. Acesso em: 28 nov. 2019.

PIPONIOT, C. et al. Assessing timber volume recovery after disturbance in tropical forests – A new modelling framework. **Ecological Modelling**, v. 384, p. 353–369, 24 set. 2018.

PIPONIOT, C. et al. Can timber provision from Amazonian production forests be sustainable? **Environmental Research Letters**, v. 14, n. 6, p. 064014, 2019. Disponível em: <<https://doi.org/10.1088/1748-9326/ab195e>>. Acesso em: 23 out. 2020.

PUTZ, F. E. et al. Sustaining conservation values in selectively logged tropical forests: The attained and the attainable. **Conservation Letters**, v. 5, n. 4, p. 296–303, ago. 2012.

REATEGUI-BETANCOURT, J. L. et al. Timber yield of commercial tree species in the eastern Brazilian Amazon based on 33 years of inventory data. **Forestry: An International Journal of Forest Research**, 17 ago. 2023.

SABOGAL, C. et al. **Diretrizes técnicas para a exploração de impacto reduzido em operações florestais de terra firme na Amazônia Brasileira. Documentos 64**. Belém: Embrapa Amazônia Oriental, 2000.

SANTOS, K. R. B. **Dinâmica das populações das seis espécies mais exploradas em uma floresta ombrófila densa submontana de terra firme no sudeste paraense**. 2018. Universidade Estadual da Região Tocantina do Maranhão, 2018.

SILVA, J. et al. **Diretrizes para instalação e medição de parcelas permanentes em florestas naturais da Amazônia brasileira**. 1. ed. Belém: EMBRAPA, 2005.

SILVA, J. N. M.; DO C. A. LOPES, J. Inventário florestal contínuo em florestas tropicais: a metodologia utilizada pela EMBRAPA/CPATU na Amazônia brasileira. In: **II Simpósio sobre Inventário Florestal**. Belém: Embrapa-CPATU, 1984. p. 36.

SIST, P.; FERREIRA, F. N. Sustainability of reduced-impact logging in the Eastern Amazon. **Forest Ecology and Management**, v. 243, n. 2–3, p. 199–209, 2007. Disponível em: <<https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S0378112707001582>>.

Acesso em: 21 ago. 2019.

SIST, P.; NGUYEN-THÉ, N. Logging damage and the subsequent dynamics of a dipterocarp forest in East Kalimantan (1990-1996). **Forest Ecology and Management**, v. 165, n. 1-3, p. 85-103, 15 jul. 2002.

VAN GARDINGEN, P. R.; VALLE, D.; THOMPSON, I. Evaluation of yield regulation options for primary forest in Tapajós National Forest, Brazil. **Forest Ecology and Management**, v. 231, n. 1-3, p. 184-195, 1 ago. 2006.

ZIMMERMAN, B. L.; KORMOS, C. F. Prospects for Sustainable Logging in Tropical Forests. **BioScience**, v. 62, n. 5, p. 479-487, maio 2012.

## CAPÍTULO I

### TIMBER YIELD OF COMMERCIAL TREE SPECIES IN THE EASTERN BRAZILIAN AMAZON BASED ON 33 YEARS OF INVENTORY DATA

**Resumo:** A exploração madeireira seletiva nas florestas neotropicais afeta diretamente na dinâmica das espécies arbóreas, influenciando na conservação das espécies e na produção madeireira das florestas. A produção contínua da floresta explorada baseia-se na afirmação de que o recrutamento de novas árvores e o crescimento do diâmetro das árvores remanescentes acumulam volume de madeira em pé superior ao volume perdido devido a mortalidade das árvores entre os ciclos de corte. Meu estudo teve como objetivo avaliar a produtividade de volume de madeira em pé de quatro grupos de espécies de valor econômico (baixo, médio, alto valor e misto) em florestas exploradas e não exploradas em um estudo de longo prazo realizado na região do planalto do rio Tapajós, no centro-leste da Amazônia brasileira. A análise foi baseada em duas classes de tamanho: árvores estoque abaixo do diâmetro mínimo de corte e árvores para colheita. Em ambos os sítios de estudo (floresta explorada e não explorada) houve a existência de relevante recrutamento de árvores comerciais nas duas classes de tamanho para todos os grupos de valor. A maioria das árvores recrutadas observadas durante 33 anos de monitoramento na floresta não explorada permanece na classe de árvores estoque. No entanto, é importante observar recrutamento de árvores na classe para colheita em florestas exploradas. Observei perda significativa da produtividade de volume como resultado da alta mortalidade de árvores. Também se encontrou que a produtividade é influenciada pela riqueza de espécies dentro do grupo de espécies comerciais. A capacidade de recrutamento e de crescimento em diâmetro das árvores remanescentes é limitada e pouco compensa a perda por mortalidade das árvores remanescentes após a primeira exploração. A produtividade florestal é regulada principalmente por espécies não pioneiras demandantes de luz. Espécies tolerantes à sombra pouco contribuem para a produtividade no primeiro ciclo de corte. O monitoramento contínuo das árvores remanescentes é imprescindível para a tomada de decisões de manejo. As regras nacionais de manejo florestal na Amazônia brasileira precisam ser aprimoradas para alcançar a sustentabilidade do manejo ao longo prazo.

**Palavras-chave:** manejo de florestas tropicais; dinâmica de árvores; exploração seletivo; volume de madeira.

# Timber yield of commercial tree species in the eastern Brazilian Amazon based on 33 years of inventory data

Jorge Luis Reategui-Betancourt<sup>1,\*</sup>, Lucas José Mazzei de Freitas<sup>1,2,\*</sup>, Kenia Ribeiro Brito Santos<sup>1</sup>, Guido Briceño<sup>1</sup>,  
Eraldo Aparecido Trondoli Matricardi<sup>1</sup>, Ademir Roberto Ruschel<sup>2</sup> and Natália Cássia de Faria Ferreira<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Forestry Department, via L3 Norte s/n, University of Brasilia, Brasília, Distrito Federal 70910-900, Brazil

<sup>2</sup>EMBRAPA Eastern Amazon, Tv. Dr. Enéas Pinheiro s/n, Belém, Pará 66095-903, Brazil

\*Corresponding author. Forestry Department, via L3 Norte s/n, University of Brasilia, Brasília, Distrito Federal 70910-900, Brazil. E-mail: lucas.mazzei@embrapa.br

## Abstract

Selective logging in neotropical forests has directly affected the dynamics of tree species, compromising species conservation and timber yield. Sustainable use of logged forests requires new tree recruitment and diameter growth in remaining trees to compensate for trees removed between cutting cycles. This long-term study investigated timber yields in four species groups with differing values (lower, intermediate, high, and mixed) in logged and unlogged forests in the plateau region of the Tapajós River in the eastern Brazilian Amazon. Analysis was based on two size classes: medium and large commercial-sized trees. In both forest types (logged and unlogged), we found relevant tree recruitment and changes in size classes for all value groups. Most of the recruited trees observed during the 33 years of monitoring remained in the medium size class, but they also occurred in the large size class in logged forests. Over the same period, a significant loss of timber yield was seen, resulting from high mortality among the remaining trees in both size classes due to natural processes and the aftereffects of logging. Timber yield was also seen to be influenced by species richness within the group of commercial species, and recruitment and tree diameter growth capacity to counterbalance losses from mortality of the remaining trees after logging had become restricted. Forest timber yield was mainly regulated by light-demanding species, and shade-tolerant species contributed little to timber yield during the first cut. Continuous monitoring of the remaining trees and measures to reduce tree mortality during cutting cycles can encourage growth and reduce losses in stocked trees. Additionally, the national rules for forest management in the Brazilian Amazon need to be improved to achieve long-term management sustainability.

**Keywords:** tropical forest management; tree dynamics; selective logging; Timber volume

## Introduction

Brazil's forests account for 85% of total timber production from neotropical tree species (Richardson and Peres 2016). The state of Pará was responsible for nearly half of all timber production in the Brazilian Amazon (3.76 million m<sup>3</sup>), followed by Mato Grosso (3.75 million m<sup>3</sup>) and Rondônia (1.31 million m<sup>3</sup>) (IBGE 2019). Forest management is a set of activities employed for sustainable production of timber and other forest products and ecosystem maintenance. The lack of an appropriate silvicultural system for forest management may result in several impacts that reduce forest resilience, and inappropriate forest management may affect the potential for long-term timber stock recovery (Bustamante *et al.* 2016, Richardson and Peres 2016), causing ecological losses, changes in the water cycle and microclimate, as well as an increased area affected by edge effects and soil compaction and decreased capacity for carbon storage in the forest (Barroso and Mello 2020).

A managed forest's capacity to produce timber is closely related to its structure, which is often described via factors including basal area, tree species composition, and abundance of trees (Machado 1997, Nascimento 2012). On the other hand, tree dynamics drive the formation of the forest structure and determine its timber yield. Timber yield is positively related to individual tree growth and recruitment rates, and negatively

related to tree mortality rates (Andrade and Higuchi 2009, Piponiot *et al.* 2018). The diversity of tree species can also increase timber stocks through ecological mechanisms such as improved use of light and niche spaces (Poorter *et al.* 2017, Lansanova *et al.* 2018).

Logging operations directly affect timber yield in forests. Mortality among the remaining trees tends to rise after logging operations (Pinard and Putz 1996, Bertault and Sist 1997, de Avila *et al.* 2017, de Oliveira *et al.* 2019), especially in the first years after these activities (Rutishauser *et al.* 2015, de Oliveira *et al.* 2019). Logging intensity can also influence forest restoration and conservation (Asner *et al.* 2002, Tritsch *et al.* 2016). For these reasons, monitoring of managed forests is essential to improve the current understanding of forest recovery, especially with regard to timber yield prognostics (Coelho de Souza *et al.* 2019).

Considering the timber yield value of 0.86 m<sup>3</sup> ha<sup>-1</sup> year<sup>-1</sup> established by the Brazilian National Environmental Council (CONAMA) Directive 406/2006 (BRASIL 2009), forest management plans in the Brazilian Amazon can harvest up to 30 m<sup>3</sup> ha<sup>-1</sup> of round wood within a 35-year cutting cycle. By suggesting a fixed timber yield value, this directive indirectly imposes a single silvicultural system across the entire region, but recent studies have shown lower values in certain locations. A 20- to 30-year cutting cycle appears appropriate to recover carbon storage in tropical logged forests (Blaser *et al.* 2011), but not the timber

volume of harvested species (Reis et al. 2010, Rutishauser et al. 2015, Piloniot et al. 2018).

Based on current conditions, some authors have stated that selective logging in Amazonian forests will not provide enough wood to meet growing demand over the long term (Piloniot et al. 2019). High-value species are logged more often and generally become less abundant after logging (Richardson and Peres 2016). In such conditions, when the autoecology of the harvested species is not respected, the remaining forest tends to have less timber value than unlogged forests (Putz et al. 2022).

Changes in the species selected for harvesting in future cuts and reduced value for the remaining forests can have a negative socioeconomic impact, especially for community forest management in the Amazon region (Rodrigues et al. 2022). Ecologically speaking, opening clearings during logging alters local microclimatic conditions and favors fast-growing pioneer species (Denslow 1987; Espírito-Santo et al. 2014; Soamandaugh 2017). In more significant gaps, light-demanding species benefit from mortality of shade-tolerant species in advanced stages of regeneration which are not able to quickly adapt to the strong radiation that results from the sudden opening of the forest canopy after logging (Felton et al. 2006). Logging consequently alters the composition of the stand, reducing the number of individuals of shade-tolerant species (Silva et al. 1995).

Forest management is considered sustainable if logged forests can produce a profitable volume of commercial species between cuts while maintaining their ecosystem functions (Edwards et al. 2014, Piloniot et al. 2018). A proper silvicultural system and planning for logging activities are crucial to reduce negative impacts on the forests and ensure sustainable forest production. Currently, timber yield dynamics for commercial tree species in tropical forests are not fully understood. This information could help define logging intensities and cutting cycles that could align with sustainable forest management principles. Timber yield is poorly studied in managed forests in the Brazilian Amazon, some exceptions include works by Castro et al. (2021), Piloniot et al. (2019), and Silva et al. (1995). One reason for this scarcity of studies is that data are often lacking: continuous forest monitoring is required to assess the dynamics of forest populations and consequently derive timber yield developments.

This study tracked the dynamics of commercial trees over a 33-year period in a selectively logged forest in the Tapajós National Forest in Pará state, in the eastern Brazilian Amazon. Rigorous field work made it possible to define the timber yield for logged and unlogged forests and test the relationship between timber yield and structural forest characteristics over time.

## Methods

### Location and description of the study area

The study area is located inside the Tapajós National Forest (FLONA Tapajós) at the 'km 67' site, in the municipality of Belterra in western Pará state, in the eastern Brazilian Amazon (Fig. 1). The climate in the region is classified as Köppen Am; average annual rainfall in Belterra was 1906 mm over the 1985–2021 period, concentrated between December and May, while July and August are drier with rainfall below 60 mm per month. The average annual temperature is 25°C, with an average minimum of 18.4°C and average maximum of 32.6°C, while average annual humidity is 86% (INMET 2023).

The forest formation in the study area is predominantly dense non-flooded submontane rainforest (IBGE 2012), containing soil

types classified as yellow oxisols and yellow ultisols with clayey textures (Rodrigues et al. 2001).

We used data from permanent plots installed in one portion of the forest that was logged in 1979 and another unlogged area where plots were implemented in 2008. In the former area, 64 ha were logged for timber production: in 39 ha, the minimum diameter cutting limit (MDCL) was 45 cm, and in the remaining, 25 ha the MDCL was 55 cm. Although the MDCL values differed in these two areas, they contained similar structure (total and commercial volume, trees abundance, above-ground biomass) and flora composition immediately after logging and at the end of the monitoring period (Mazzei and Ruschel 2014), and were consequently analyzed together. The average logging intensity was 72 m<sup>3</sup> ha<sup>-1</sup> (Costa Filho and Ferreira 1999, 1991). The volume experimentally harvested in 1979 is higher than that currently authorized by Brazilian legislation, i.e. 30 m<sup>3</sup> ha<sup>-1</sup> (Brasil 2009).

A total area of 9.0 ha was sampled using 36 permanent 50 m × 50 m quadrats located within the selectively logged forest areas. The plots were systematically measured in 1981, 1982, 1983, 1985, 1987, 1992, 1997, 2017, 2012, and 2014. Within the undisturbed forest area, a total area of 4.5 ha was sampled and measured using 18 permanent 50 m × 50 m quadrats, which were inventoried in 2008, 2012, and 2014. Within each quadrat, all trees with DBH greater than or equal to 5 cm were identified with aluminum tags. For each new forest inventory, the DBH of each tree was measured at a fixed measuring point. Each tree species was botanically identified.

### Analysis and data collection

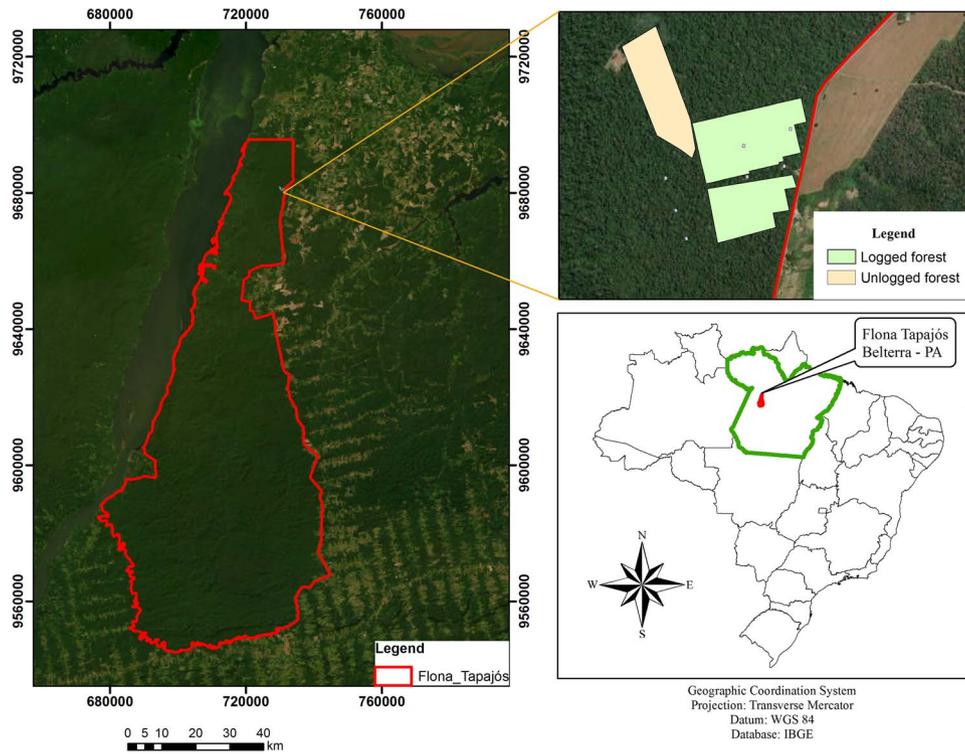
The analysis of tree dynamics in the selectively logged forest was based on field data from the 1981 and 2014 measurements of the permanent plots (i.e. for a 33-year period). For the undisturbed forests, data from field measurements conducted in 2008 and 2014 (a 6-year period) were used.

All tree species observed in these permanent plots were classified into four groups based on current timber value: high, intermediate, low, and mixed. The mixed-value group contains tree species which were experimentally logged in 1979.

This value classification was based on studies carried out by the Brazilian Forest Service (SFB) and Pará State Institute of Forest Development and Biodiversity (IDEFLOR-Bio) in seven regions within the state of Pará: (i) Baixo Amazonas, (ii) Marajó, (iii) Amaná1, (iv) Amaná2, (v) Paru, (vi) Crepori, and (vii) Mamuru-Arapiuns (These studies are available on the websites of both the SFB (<https://www.florestal.gov.br>) and IDEFLOR-Bio (<https://ideflorbio.pa.gov.br/>)). In these studies, tree species were classified into five price categories. For each tree species in our dataset, each tree species was classified according to its most frequent categorization in the seven studies. Tree species listed as price categories 1 and 2 were mainly regrouped into the high-value group, category 3 was considered intermediate, and categories 4 and 5 were merged into the low-value group.

At the end of this process, 27 tree species were classified as having the highest commercial value with corresponding international demand. This group includes tree species such as Spanish cedar (*Cedrela odorata* L.), *freijó* (*Cordia goeldiana* Huber), *cumarú* (*Dipteryx* ssp.), *maçaranduba* [*Manilkara elata* (Allemão ex Miq.) Monach] and yellow ipê (*Handroanthus* ssp.).

A total of other 31 tree species were placed in the intermediate value group; this group included redwood species that are widely used in the national and international markets such as *garapa* [*Apuleia leiocarpa* (Vogel) J.F.Macbr.], *andiroba* (*Carapa guianensis* Aubl.), *tauari* (*Couatari stellata* A.C.Sm.), *quarubarana* (*Erismia*



**Figure 1.** Study site within the Tapajós National Forest in Belterra, Pará, Brazil.

*uncinatum* Warm.), *jarana* [*Lecythis lurida* (Miers) S.A.Mori], and *virola* (*Virola michellii* Heckel).

The low-value group included a total of 116 tree species with low commercial value, including mixed species of red and white woods of lesser value which are normally domestically sold as lumber and laminates, such as *melancieira* (*Alexa grandiflora* Ducke), *amapá-doce* (*Brosimum parinarioides* Ducke), *pequiá* (*Caryocar villosum* Pers.), *matamatá-branco* [*Eschweilera coriácea* (DC.) S.A.Mori], *pau-jacaré* [*Laetia procera* (Poepp.) Eichler], *guajará-bolacha* [*Pouteria oppositifolia* (Ducke) Baehni], and *timborana* [*Pseudopiptadenia suaveolens* (Miq.) J.W. Grimes].

In the mixed group of tree species harvested in 1979, 16, 11, and 29 tree species were classified as high, intermediate, and low value, respectively. The remaining 11 species could not be classified because they are (a) listed as protected species, as in the case of Brazil nut trees (*Bertholletia excelsa* Bonpl.); (b) not listed in the studies conducted by the SFB or IDEFLOR-Bio, such as *freijó-branco* [*Cordia alliodora* (Ruiz & Pav.) Oken]; or (c) identified only by genus or botanical family, as in the case of *mandioqueira-arianá* (*Qualea* sp.) or Lauraceae species.

The species were also classified into ecological groups to determine the timber yield for each: pioneers (P), non-pioneer light demanders (LD), and shade tolerant (ST). This classification was based on studies by Alder *et al.* (2002), Carvalho (1992), Swaine and Whitmore (1988), and Whitmore (1989a, 1989b).

Beside the species value and ecological groups, tree size was also considered in the analysis. Two size classes were defined and applied: medium-sized trees (20 cm ≤ DBH < 50 cm) and large trees (DBH ≥ 50 cm). This additional classification represented the criteria required by environmental agencies to approve forest management plans in the study region. Large trees with DBH ≥ 50 cm, which is the minimum diameter cutting limit (MDCL), are considered usable for sawmilling, while the trees classified as medium-sized were considered 'stocked',

well-established, and non-emergent trees with the potential to comprise the large size class in the subsequent harvest. Our interest in this classification is to understand the dynamics of timber stock recovery within the context of a legal forest management scheme.

Standing tree volume was calculated using the two volumetric equations below: Equation (1) was applied for trees with 20 cm ≤ DBH < 45 cm, and Equation (2) for trees with DBH ≥ 45 cm (Silva *et al.* 1984; Silva and Araújo 1984):

$$V = -0.0994 + 0.00091941DBH^2$$

$$(R^2 = 0.96; \text{standard error of } 12\%) \quad (1)$$

$$V = \text{Exp}(-7.6281 + 2.1809 \ln(DBH))$$

$$(R^2 = 0.84; \text{standard error of } 16\%) \quad (2)$$

The timber volume dynamics between the chosen time intervals were established for each group of tree species and separated into three dynamic processes: diameter growth, recruitment, and mortality, for each size class. The annual timber yield of the standing trees was calculated as follows (Equation (3)):

$$IPA_g = (VF_g - VI_g) / P \quad (3)$$

Where:

IPA<sub>g</sub> = annual periodic increment, or timber yield of standing trees in species group 'g' (m<sup>3</sup> ha<sup>-1</sup> year<sup>-1</sup>);

VF<sub>g</sub> = final volume, the volume of living trees in species group 'g' at the end of the evaluated period (m<sup>3</sup> ha<sup>-1</sup>);

VI<sub>g</sub> = volume of standing timber for the remaining living trees in species group 'g' after logging in selectively logged forests

**Table 1.** Structural and dynamic characteristics of trees used to analyze timber yield for large trees in logged forests.

Code	Characteristics
IPA	Timber yield ( $\text{m}^3 \text{ha}^{-1} \text{year}^{-1}$ )
IPA_DBH	Diametric growth volume of remaining trees ( $\text{m}^3 \text{ha}^{-1} \text{year}^{-1}$ )
IPA_R	Recruited volume ( $\text{m}^3 \text{ha}^{-1} \text{year}^{-1}$ )
IPA_M	Volume lost to mortality ( $\text{m}^3 \text{ha}^{-1} \text{year}^{-1}$ )
V1981_ms or _ls	Standing volume ( $\text{m}^3 \text{ha}^{-1}$ ) in 1981 in trees in medium and large size class
Rsp_1981 or _2014	Species richness per hectare of large size class in 1981 and 2014

or the start of the monitoring period in undisturbed forests ( $\text{m}^3 \text{ha}^{-1}$ ); and.

$P$  = time interval between measurements (years).

Similarly, the annual periodic increment, or timber yield of standing trees (IPA), is the difference between (1) the accumulation of volume due to diametric growth (IPA\_DBH) and tree recruitment (IPA\_R) and (2) the loss of volume due to tree mortality (IPA\_M) during the evaluated period.

To determine whether there were significant differences between the different species groups (economic and ecological), we applied the Kruskal–Wallis test followed by the two-sample Wilcoxon test, using the R software *ggpubr* package (Kassambara and Kassambara 2020) for this analysis.

We also assessed the relationship between the timber yield ( $\text{m}^3 \text{ha}^{-1} \text{year}^{-1}$ ) in logged forests and the main structural and dynamic characteristics for large trees ( $\text{DBH} \geq \text{MCDL}$ ), for each value group (Table 1).

The relationship between variables related to structure, forest dynamics and timber yield in logged forests was evaluated using generalized linear models (Team et al. 2018). This analysis was applied only for large trees in logged forests, since this is the most common application for Brazilian Amazonian forests. For this analysis, the *glm* function of the *stats* package in R was used. The best set of variables related to timber yield was selected using the *stepwise* function of the *RcmdrMisc* package in the backward/forward direction (Fox et al. 2022). We selected the best model based on the lowest Aikake information criterion value, which uses the maximum likelihood as a criterion for suitability and the number of parameters as a measure of complexity.

## Results

### Timber yield among the groups of commercial species

For the mixed-value species group in undisturbed forests, timber yields of 0.62 and 1.49  $\text{m}^3 \text{ha}^{-1} \text{year}^{-1}$  were obtained for medium-sized and large trees, respectively. In logged forests, medium-sized trees exhibited low timber yields of 0.19  $\text{m}^3 \text{ha}^{-1} \text{year}^{-1}$ , mainly because many individuals moved into the large size class. For the large size class, timber yield was 1.50  $\text{m}^3 \text{ha}^{-1} \text{year}^{-1}$  in the logged forests (Fig. 2).

The high-value species group in undisturbed forests had timber yields of 0.02 and 0.48  $\text{m}^3 \text{ha}^{-1} \text{year}^{-1}$  for medium-sized and large trees, respectively. In logged forests, the timber yield for the same group of high-value species was negative ( $-0.02 \text{ m}^3 \text{ha}^{-1} \text{year}^{-1}$ ) for the medium-sized trees, which was caused by volume loss related to tree mortality. For large trees, timber yield was 0.20  $\text{m}^3 \text{ha}^{-1} \text{year}^{-1}$  in the logged forests (Fig. 2).

The intermediate value group had a positive timber yield in undisturbed forests for the two size classes, totaling 0.29 and 0.31  $\text{m}^3 \text{ha}^{-1} \text{year}^{-1}$  for medium-sized and large trees,

respectively. In the logged forest, timber yield for this group was 0.19 and 0.64  $\text{m}^3 \text{ha}^{-1} \text{year}^{-1}$ , respectively, for medium-sized and large trees (Fig. 2).

Timber yield was positive in the low-value group for both size classes in both forest types. For medium-sized and large trees in undisturbed forests, timber yields were 0.65 and 1.02  $\text{m}^3 \text{ha}^{-1} \text{year}^{-1}$ , respectively. In the logged forests, timber yields for this value group were 0.88 and 1.23  $\text{m}^3 \text{ha}^{-1} \text{year}^{-1}$  for medium-sized and large trees, respectively (Fig. 2).

In general, timber yield was positive for trees with DBH exceeding the MDCL ( $\geq 50 \text{ cm}$ ), regardless of species group and whether the forest was selectively logged or not. Diameter growth in the remaining trees and transition between classes were identified as important processes affecting timber yield. These processes varied in importance between groups and forest types during the study period. Tree recruitment was an important process for low-value and mixed-value species groups in the logged forests (Fig. 2, and Supplementary Table S2). It is important to note that trees were recruited into the large size class during the study period; in other words, 33 years was sufficient for a tree that was not measured at the beginning of the monitoring period to reach the commercial size class. Only the medium-sized tree group in the high-value species group in logged forests showed negative timber yield values. This is mainly explained by substantial tree mortality which was not compensated by the recruitment and growth processes.

When comparing the timber yields of species value groups, we observed no significant differences between groups in unlogged forests ( $P > 0.05$ ), regardless of size class. But for the medium-sized tree class in the logged forests, the highest absolute timber yield was found in the low-value species group ( $P \leq 0.0001$ ). In the large size class, the mixed-value group had the highest absolute timber yield ( $P \leq 0.01$ ) (Fig. 3).

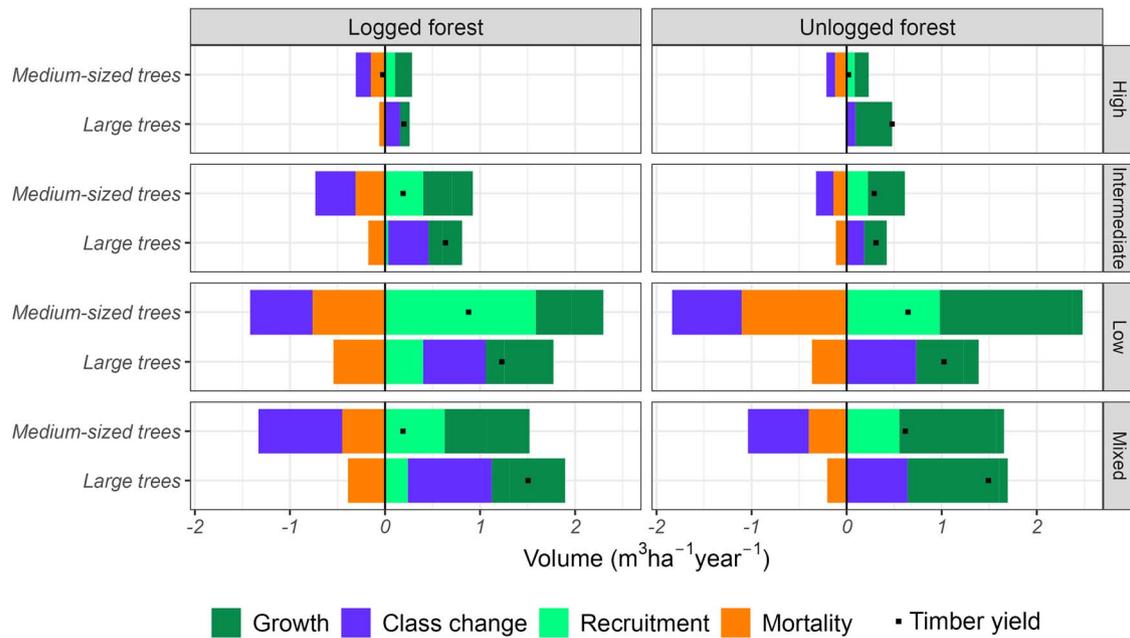
### Timber yield for ecological groups

No significant differences in timber yield were found according to ecological groups in the medium-sized tree class in the unlogged forests. But in the logged forests, the timber yield for medium trees in the light-demanding species group (0.69  $\text{m}^3 \text{ha}^{-1} \text{year}^{-1}$ ) was significantly higher than the other groups (0.24 and 0.17  $\text{m}^3 \text{ha}^{-1} \text{year}^{-1}$  for pioneers and shade-tolerant species, respectively) (Fig. 4).

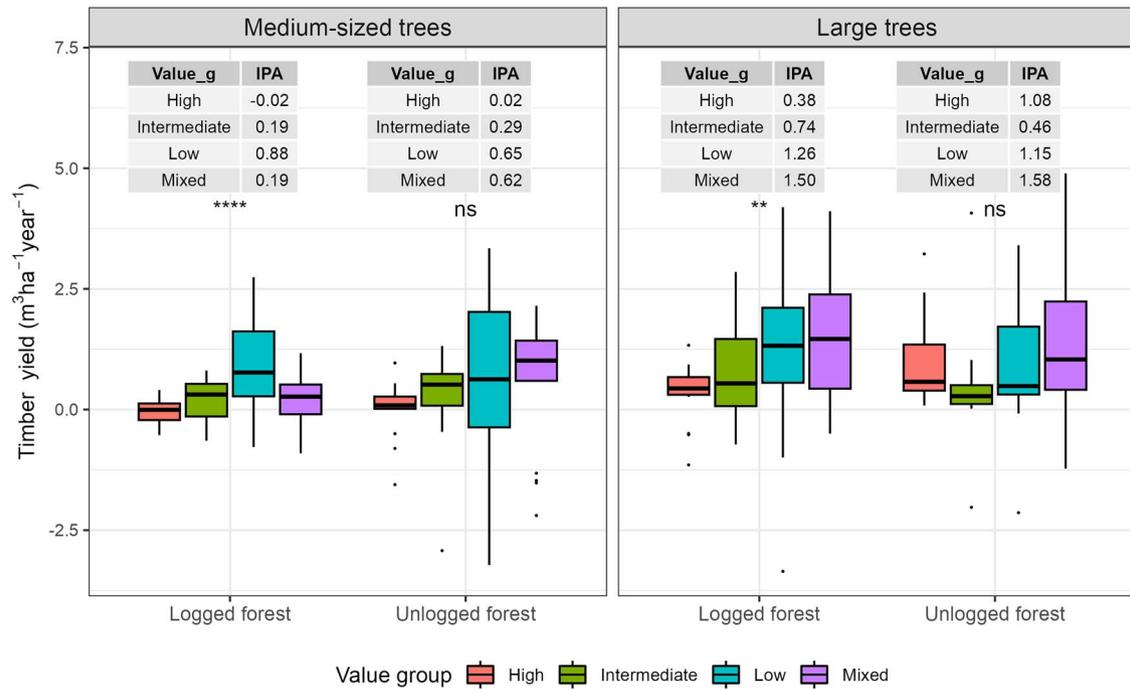
For large trees, the highest timber yield was found for the light-demanding species, in both logged and unlogged forests, with 1.36 and 2.07  $\text{m}^3 \text{ha}^{-1} \text{year}^{-1}$ , respectively (Fig. 4).

### Relationship between timber yield and forest characteristics

The timber yield for large trees ( $\text{DBH} \geq 50 \text{ cm}$ ) after 33 years of forest monitoring is related to: (i) the species richness present in the plots in 2014 (Rsp2014), and (ii) mortality among the remaining trees (IPA\_M) (Table 2). For some species groups such as the



**Figure 2.** Timber volume dynamics, considering medium-sized trees ( $20\text{ cm} \leq \text{DBH} < 50\text{ cm}$ ) and large trees ( $\text{DBH} \geq 55\text{ cm}$ ), and different timber value groups (high, intermediate, low, and mixed value). The balance between these processes, the timber yield, is represented by black dots. The values correspond to the average of 36 and 18 permanent plots in logged and unlogged forests, respectively.



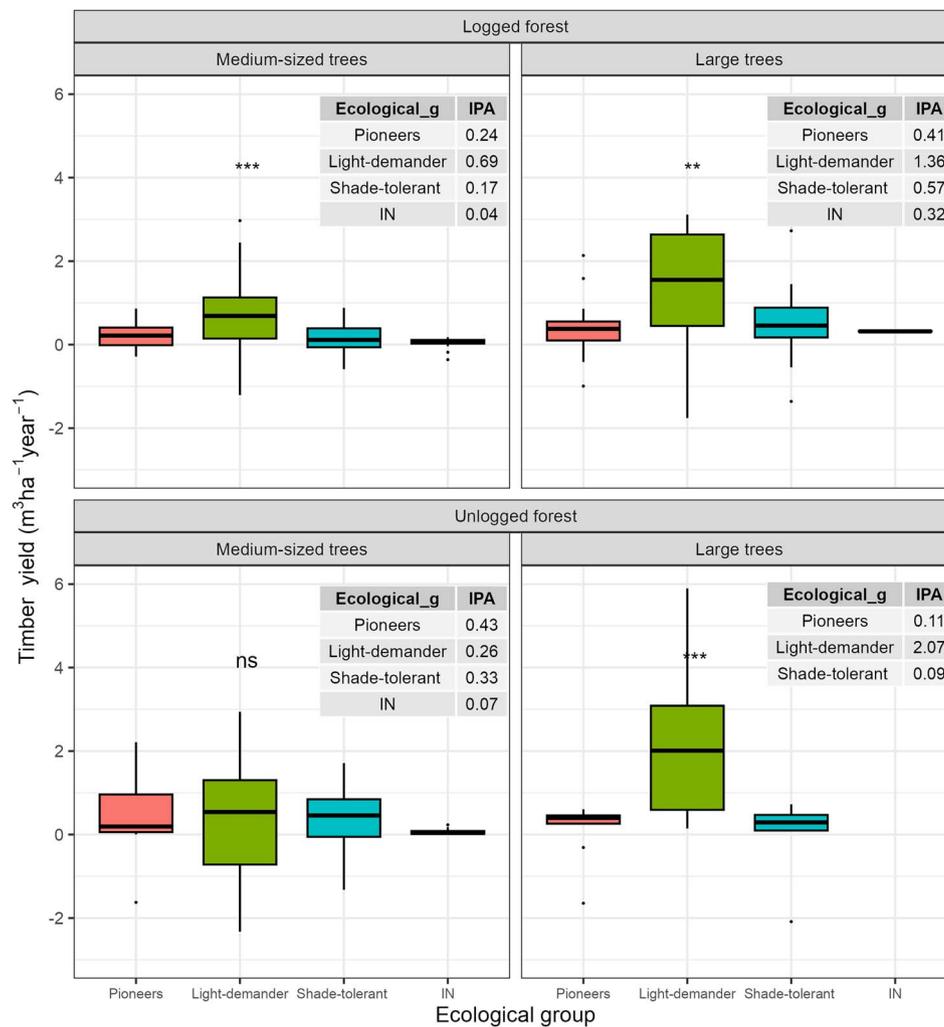
**Figure 3.** Timber yield (IPA,  $m^3 ha^{-1} year^{-1}$ ) for different timber value groups considering medium-sized trees ( $20\text{ cm} \leq \text{DBH} < 50\text{ cm}$ ) and large trees ( $\text{DBH} \geq 55\text{ cm}$ ). Statistical significance:  $^{ns}P > 0.05$ ;  $^{**}P \leq 0.01$ ;  $^{****}P \leq 0.0001$ .

mixed-value and low-value species, the diametric growth of remaining trees in the medium-sized class (IPA\_DBH) also affected timber yield. Tree recruitment was found to be important for the intermediate and low-value groups (Table 2).

### Discussion

Improving tropical forest management is critical to ensure sustainable future timber production, continued provision of ecosystem services, and conservation of tree species (Andrade

and Higuchi 2009, Azevedo et al. 2008, Clark and Clark 2000, Brandeis and Brandeis 2021). This study investigated timber yield in a tropical forest located in the eastern Brazilian Amazon, grouping the trees according to commercial value and ecological traits. The timber yields obtained were analyzed with regard to growth dynamics in logged forests and the natural dynamics of undisturbed forests. Our findings are intended to provide information for decision makers to improve sustainability in the management of tropical forests by refining techniques to more accurately determine which trees to cut.



**Figure 4.** Timber yield (IPA,  $\text{m}^3 \text{ha}^{-1} \text{year}^{-1}$ ) for different ecological species groups considering medium-sized ( $20 \text{ cm} \leq \text{DBH} < 50 \text{ cm}$ ) and large trees ( $\text{DBH} \geq 50 \text{ cm}$ ). IN=species not classified into the ecological groups. Statistical significance:  $^{ns}P > 0.05$ ;  $^{**}P \leq 0.01$ ;  $^{***}P \leq 0.001$ .

**Table 2.** Selected variables related to timber yield of different species value groups ( $\text{DBH} \geq 50 \text{ cm}$ ) after 33 years in logged forests.

Value group	Variable	Estimate	SE	t value	Pr (> t )	AIC
High	IPA_M	-0.878942	0.073813	-11.908	****	-74.347
	Rsp1981	-0.023813	0.009019	-2.640	**	
	Rsp2014	0.095158	0.007000	13.594	****	
	IPA_R	-1.561183	0.541138	-2.885	***	
	IPA_M	-0.595058	0.261566	-2.275	**	
Intermediate	V1981_ms	0.015234	0.006065	2.512	**	28.564
	V1981_ls	-0.021268	0.005203	-4.087	****	
	Rsp2014	0.151444	0.017756	8.529	****	
Low	(Intercept)	-0.981913	0.296729	-3.309	***	44.921
	IPA_DBH	0.889912	0.214392	4.151	****	
	IPA_R	0.423868	0.168182	2.52	**	
	IPA_M	-0.898042	0.083142	-10.801	****	
	Rsp2014	0.109657	0.011306	9.699	****	
Mixed	(Intercept)	-0.886613	0.251752	-3.522	***	32.794
	IPA_DBH	1.330444	0.23938	5.558	****	
	IPA_M	-1.016693	0.131424	-7.736	****	
	V1981_ms	0.015	0.004409	3.402	***	
	Rsp1981	-0.038421	0.017118	-2.245	**	
	Rsp2014	0.100013	0.01031	9.7	****	

SE: standard error; AIC: Akaike information criterion \*\*\*\*0.0001 \*\*\*0.001 \*\*0.01.

In the undisturbed forest, we observed a higher timber yield for large trees compared with a low timber yield for medium-sized trees (pre-commercial diameters below the MDCL of DBH < 50 cm). In this mature (climax) forest, the dynamic of volume accumulation was based on diameter growth of the well-established large trees. During the 6 years of monitoring, lower timber yield values were found for the medium-sized trees, almost exclusively associated with the movement of trees between this size class and the larger group.

In the logged forest, this same canopy replacement/restoration mechanism was reactivated and amplified by logging activities. Medium-sized trees showed substantial diametric growth dynamics and recruitment of new trees, presumably as the canopy opened after logging operations. The shift between size classes was important to restore the timber volume harvested in large trees, but a substantial part of the timber yield in the logged forest was due to diameter growth in the remaining large trees. This finding indicates that special planning is required when selecting trees to be cut during logging in order to ensure timber production in the following cutting cycles.

One strategy to ensure long-term timber production is to change a significant group of commercial species for harvesting during each cut (Castro *et al.* 2021), which allows tree species harvested during the previous cut to replenish their initial wood stocks (de Avila *et al.* 2017). The continuous production of large trees in managed forests mainly depends on the trees that remain after logging, and ensuring the survival of good quality trees is consequently key to maintaining long-term timber yield (Brandeis and Brandeis 2021). The time required to restore volumes of the harvested species depends on each one's specific diameter growth rates, as well as the number of trees in different size classes that remain after logging operations (Brienen and Zuidema 2006).

In our study, tree mortality was found to significantly reduce timber yield. For some groups of commercial species in logged forests, tree mortality after logging operation is the main culprit. This process proved to be an important constraint on forest recovery, contributing to the loss of a significant stock of large trees between cuts. For example, losses of 0.76 and 0.54 m<sup>3</sup> ha<sup>-1</sup> year<sup>-1</sup> were registered for medium-sized and large trees, respectively, in the low-value group, which accounted for over half the total timber yield established in the National Directive of 0.86 m<sup>3</sup>ha<sup>-1</sup> year<sup>-1</sup>. Mortality also played an important role in timber yield loss in the undisturbed forests, as each year 1.10 and 0.36 m<sup>3</sup> ha<sup>-1</sup> of timber stocks were lost to mortality among medium-sized trees in the low-value group and large trees in the high-value group, respectively.

Tree mortality may be a natural result of negative interactions between plant and animal species and competition among trees for resources such as light (LaManna *et al.* 2017; Yang *et al.* 2018). In managed forests, however, tree mortality tends to increase as a result of damage caused by logging, which remains visible in the forests for several years afterward (D'Oliveira and Braz 2006). Abrupt changes in the forest canopy cause physiological stress which constrains tree survival after logging, and trees located closest to logging gaps exhibit higher mortality risk and rates (de Oliveira *et al.* 2019; Gray *et al.* 2012; Lima *et al.* 2018). Furthermore, tall trees with large crowns located close to logging gaps may be most vulnerable to falling during climatic events like heavy rain or storms (Gora *et al.* 2017). Logging can also trigger tree mortality during years of extreme drought, especially in pioneer tree species which are short-lived or have low wood density and naturally exhibit higher mortality rates (Chao *et al.* 2008, Phillips *et al.* 2010, Aleixo *et al.* 2019).

But this mortality risk can be controlled by adopting silvicultural strategies. For example, this was observed in hardwood forests in the eastern United States where partial harvesting and thinning were implemented (Brandeis and Brandeis 2021). We hypothesize that corresponding strategies could be implemented in the tropics, for example by developing reduced impact logging strategies combined with precise tree selection. In such a scenario, during the process of selecting species and trees to cut, logging operations must be planned precisely to avoid excessive/undesirable movement of machinery and damaging the crowns of the remaining trees. Today it is clear that reduced impact logging strategies in the tropics require improvement and that silvicultural strategies also must be applied after logging to control tree mortality (FAO 2004 compiles a multitude of reduced impact logging studies). As the first results show, timber yield also strongly depends on the remaining tree stock, and consequently controlling tree mortality in logged areas is crucial to ensure long-term growth of the remaining trees.

Logging can also lead to changes in the floristic composition of managed forests (Phillips *et al.* 2004, Reis *et al.* 2010, de Avila *et al.* 2017). Slow-growing high-value species may become rare or economically extinct in previously logged forests where forest management is not applied (Richardson and Peres 2016); the composition of commercial species directly affects timber yield (Piponiot *et al.* 2018). In our study, species richness was an important variable to explain long-term maintenance of timber yields in logged forests.

The cutting cycle in the Brazilian Amazon suggested in the CONAMA directive is 35 years. However, this period does not ensure sustainable use in all regions of the Brazilian Amazon. For example, Putz *et al.* (2012) reported that timber stocks can decrease by ~46% if the same tree species are harvested in the second cut. Piponiot *et al.* (2019) found that a logging intensity of 20 m<sup>3</sup> ha<sup>-1</sup> guaranteed recovery of only 70% of the volume of the species harvested during the first cut. And Castro *et al.* (2021) stated that continuous production of timber in different cycles depends on the volume of species not harvested during the previous cut. Production of the same commercial species during multiple cutting cycles could be supported by controlling the impacts of logging (Sist and Ferreira 2007) as well as appropriate silvicultural treatments to maintain diameter growth (Peña-Claros *et al.* 2008, Putz *et al.* 2012) or keeping a considerable number of species with high growth rates. Finally, measures that reduce tree mortality during cuts could also make important contributions to maintaining richness.

In our 33-year study period in a logged forest, timber yields were 0.20, 0.64, 1.23, and 1.50 m<sup>3</sup> ha<sup>-1</sup> year<sup>-1</sup> for high, intermediate, and low-value species, and for the mixed experimentally-harvested tree species group, respectively. The low-value and mixed groups demonstrated higher timber yields than those established by Brazilian regulations. Meanwhile, lower timber yields were found for the commercial groups of high and intermediate value. The legally established timber yield should not be considered an estimate for determining cutting intensity; instead, it should be a flexible and variable rule applied according to the forest site characteristics, and not applied broadly to every arrangement of trees and species selected for harvesting.

Higher timber yields were seen in low-value species mainly because of increased recruitment of new trees. This group comprises a mix of pioneer, light-demanding, and shade-tolerant species. Here the main species with the greatest increases were the light-demanding *Tachigali chrysophylla* (Poepp.) Zuccchi & Herend, *Parkia multijuga* Benth., *Bixa arborea* Huber, and

the pioneer *Jacaranda copaia* (Aubl.) D.Don. The intermediate value group contains a mixture of light-demanding and shade-tolerant species, with the latter predominating (8 and 11 species, respectively). The main species with the greatest volume increase were the light-demanding *C. guianensis* Aubl., *Virola michelii* Heckel, *Swartzia polyphylla* DC, and the shade-tolerant *Couratari stellata* A.C.Sm. Finally, the high-value group, which had the lowest timber yield, is represented by few species evenly split between light-demanding (8) and shade-tolerant (8). The most notable species in this group were the shade-tolerant *Manilkara elata* (Allemão ex Miq.) Monach., *Pouteria bilocularis* (H.J.P.Winkl.) Baehni, *Ocotea aciphylla* (Nees & Mart.) Mez, and the light-demanding *Hymenaea courbaril* L. (Supplementary Table S1). The species richness and ecological behavior of the different value groups make it possible to adopt different strategies to select trees for cutting. Again, selection is crucial to maintain the richness of the commercial species and ensure timber production in the subsequent cuts.

The slow recovery of stocks of the most valuable species due to their low timber yield (in the high and intermediate value groups) will lead to a decreased supply of valuable wood during the second cut. Management plans that remove a large portion of the most valuable stock during the first cut will significantly reduce profitability during the second. The change in the value of the remaining forests may compromise continuation of this activity in previously logged forests; the socioeconomic impacts of this change range from migration into intact forest areas (Rodrigues et al. 2022) to decreased forest income for municipalities where forests are already managed (Verissimo et al. 1995, Uhl et al. 1997).

From an ecological point of view, timber yield was higher for light-demanding species than pioneer or shade-tolerant ones, mainly in the large tree class. The same results were found by Costa et al. (2008), who observed significantly greater diameter growth in light-demanding species than shade-tolerant species. Although different studies have shown that pioneer and light-demanding species exhibit the highest growth rates in the first years after logging, shade-tolerant species are considered strategic for the recovery of forest production after long periods (Alder et al. 2002, Hawthorne et al. 2012, Silva et al. 1995, 1996). In this sense, the selection of species and trees to harvest during the first cut could be based on a spatial arrangement in which medium-sized and large shade-tolerant trees remain well distributed throughout the management area.

## Conclusion

Because timber yield can be affected by the remaining structure and the species richness within the group of species selected for harvesting, and since these two characteristics can be determined or estimated prior to logging, it is important to ensure that forest management plans use this information to support management decisions such as logging intensity and cutting cycle. Brazilian forest engineers must consider different arrangements of tree sizes and species to be cut in order to predict future production, rather than using the simplified CONAMA directive which may negatively affect sustainable timber production in the medium and long term. Any forest management plan needs to consider the impact of different cutting scenarios on the remaining structure and the richness of commercial species to ensure continued provision of high-value timber as well as the ecological functionality of the forests.

Our results show how timber yield in the studied forests was affected by tree diameter growth and mortality among the remaining medium-sized and large trees after logging. Although

data on tree growth and mortality can only be obtained through long-term monitoring, it is possible to select species and trees that will be harvested in the first cut using tree locations. Managers can improve tree selection to concentrate growth in desirable remaining trees. In this way, selective logging should focus on maintaining an important stock of healthy trees that are well distributed spatially throughout the forest stand, with well-formed crowns and in all size classes, maximizing diameter growth as well as the probability that the remaining trees will survive after logging.

In conclusion, we found that timber yield in the logged forest depended on richness within the group of commercial species and the dynamics of the remaining trees, and for this reason it is especially important to maintain diametric growth and control mortality. Forest management schemes in the Brazilian Amazon must consider the initial and remaining forest structures to define strategies for selecting the species and trees to be harvested.

## Acknowledgements

We wish to thank the many people who contributed to this study, establishing the long-term experiment and keeping up with the measurement campaign (!). The comments and suggestions made by the two anonymous reviewers and editor also substantially improved the manuscript.

## Author contributions

Jorge Luis Reategui-Betancourt (Data curation, Formal analysis, Writing – original draft), Lucas Mazzei (Conceptualization, Writing – original draft), Kenia Santos (Writing – review & editing), Guido Briceño (Writing – review & editing), Eraldo Matricardi (Writing – review & editing), Ademir Ruschel (Writing – review & editing), Natalia Ferreira (Writing – review & editing).

## Supplementary data

Supplementary data are available at *Forestry* online.

Conflict of interest: None declared.

## Funding

This work was supported by EMBRAPA Eastern Amazonia, which provided data and funding (SEG 10.20.03.005.00.00; SEG 03.12.00.030.00.00). PhD scholarship was funded by the Brazilian Coordination for Development of Higher Education Personnel (CAPES).

## Data availability

Data available on request.

## References

- Aleixo I, Norris D, Hemerik L et al. Amazonian rainforest tree mortality driven by climate and functional traits. *Nat Clim Chang* 2019;**9**: 384–88. <https://doi.org/10.1038/s41558-019-0458-0>.
- Andrade EA and Higuchi N Produtividade de quatro espécies arbóreas de terra firme da Amazônia central. *Acta Amaz* 2009;**39**: 105–12. <https://doi.org/10.1590/s0044-59672009000100011>.
- Alder D, Oavika F, Sanchez M et al. A comparison of species growth rates from four moist tropical forest regions using increment-size

- ordination. *Int For Rev* 2002;**4**:196–205. <https://doi.org/10.1505/IFOR.4.3.196.17398>.
- Asner GP, Keller M, Pereira R et al. Remote sensing of selective logging in Amazonia: assessing limitations based on detailed field observations, Landsat ETM+, and textural analysis. *Remote Sens Environ* 2002;**80**:483–96. [https://doi.org/10.1016/S0034-4257\(01\)00326-1](https://doi.org/10.1016/S0034-4257(01)00326-1).
- Azevedo CP, Sanquetta CR, Silva JNM et al. Efeito de diferentes níveis de exploração e de tratamentos silviculturais sobre a dinâmica da Floresta remanescente. *FLORESTA* 2008;**38**. <https://doi.org/10.5380/rf.v38i2.11622>.
- Barroso LR and Mello PPC Como salvar a Amazônia: por que a Floresta de pé vale mais do que derrubada. *Rev Direito da Cid* 2020;**12**:1262–1307. <https://doi.org/10.12957/rdc.2020.50980>.
- Bertault JG and Sist P An experimental comparison of different harvesting intensities with reduced-impact and conventional logging in East Kalimantan. *Indonesia For Ecol Manage* 1997;**94**: 209–18. [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(96\)03974-6](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(96)03974-6).
- Blaser J, Sarre A, Poore D et al. *Status of Tropical Forest Management* 2011, ITTO. Techn edn. Japan: Yokohama, 2011.
- Brandeis TJ and Brandeis C Assessing tree mortality probability in harvested hardwood stands using long-term Forest inventory data. *For Sci* 2021;**67**:231–40. <https://doi.org/10.1093/forsci/fxaa053>.
- BRASIL Ministério do Meio Ambiente-Conselho Nacional do Meio Ambiente. Resolução CONAMA N° 406-2009. In: Diário Oficial República Federativa do Brasil, Poder Executivo, Brasília, DF (eds.), *Estabelece parâmetros técnicos a Serem Adotados na elaboração, apresentação, avaliação técnica e execução de Plano de Manejo Florestal Sustentável-PMFS Com Fins Madeireiros, Para Florestas Nativas e Suas Formas de sucessão no Bioma Amazônia*. Vol. **26**. DOU, 2009, 100.
- Brienen RJW and Zuidema PA The use of tree rings in tropical forest management: projecting timber yields of four Bolivian tree species. *For Ecol Manage* 2006;**226**:256–67. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2006.01.038>.
- Bustamante MMC, Roitman I, Aide TM et al. Toward an integrated monitoring framework to assess the effects of tropical forest degradation and recovery on carbon stocks and biodiversity. *Glob Chang Biol* 2016;**22**:92–109. <https://doi.org/10.1111/gcb.13087>.
- Carvalho JOPD. *Structure and Dynamics of a Logged over Brazilian Amazonian Rain Forest*. D. Phil. Thesis. Oxford: University of Oxford, 215p, 1992.
- Castro TDC, De Carvalho JOP, Schwartz G et al. The continuous timber production over cutting cycles in the Brazilian Amazon depends on volumes of species not harvested in previous cuts. *For Ecol Manage* 2021;**490**:119124. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2021.119124>.
- Chao K-J, Phillips OL, Gloor E et al. Growth and wood density predict tree mortality in Amazon forests. *J Ecol* 2008;**96**:281–92. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2007.01343.x>.
- Clark DB and Clark DA Landscape-scale variation in forest structure and biomass in a tropical rain forest. *For Ecol Manage* 2000;**137**: 185–98. [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(99\)00327-8](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(99)00327-8).
- Coelho de Souza F, Dexter KG, Phillips OL et al. Evolutionary diversity is associated with wood productivity in Amazonian forests. *Nat Ecol Evol* 2019;**3**:1754–61. <https://doi.org/10.1038/s41559-019-1007-y>.
- Costa, Filho PP and Ferreira CAP Custos de exploração e transportes de madeira em empreendimentos florestais na Amazônia. In: *Simpósio Silvicultura Na Amazônia Oriental. Embrapa Amazônia Oriental*. Belém: EMBRAPA-CPATU, (EMBRAPA-CPATU. Documentos, 123) 1999;**1**:237–242.
- Costa, Filho PP and Ferreira CAP Análise comparativa de custo de exploração Florestal mecanizada em terra firme. Belém: EMBRAPA-CPATU, 1991. 20p. (EMBRAPA-CPATU. Circular Técnica, 63).
- Denslow JS Tropical rainforest gaps and tree species diversity. *Annu Rev Ecol Syst* 1987;**18**:431–51. <https://doi.org/10.1146/annurev.es.18.110187.002243>.
- D'Oliveira MVN and Braz EM Forest dynamics study of the managed forest of the PC Peixoto Community forest management project in western Amazon. *Acta Amaz* 2006;**36**:177–82. <https://doi.org/10.1590/s0044-59672006000200007>.
- de Avila AL, Schwartz G, Ruschel AR et al. Recruitment, growth and recovery of commercial tree species over 30 years following logging and thinning in a tropical rain forest. *For Ecol Manage* 2017;**385**:225–35. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2016.11.039>.
- de Oliveira EKB, Rezende AV, de Freitas LJM et al. Monitoramento da estrutura e caracterização ecológica em Floresta tropical manejada na Amazônia Brasileira CIÊNCIAS FLORESTAIS (FOREST SCIENCES). *Rev Bras Cienc Agrar* 2019;**14**:1–12. <https://doi.org/10.5039/agraria.v14i4a6867>.
- Edwards DP, Tobias JA, Sheil D et al. Maintaining ecosystem function and services in logged tropical forests. *Trends Ecol Evol* 2014;**29**: 511–20. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2014.07.003>.
- Espírito-Santo FDB, Gloor M, Keller M et al. Size and frequency of natural forest disturbances and the Amazon forest carbon balance. *Nat Commun* 2014;**5**:3434–36. <https://doi.org/10.1038/ncomms4434>.
- Felton A, Felton AM, Wood J et al. Vegetation structure, phenology, and regeneration in the natural and anthropogenic tree-fall gaps of a reduced-impact logged subtropical Bolivian forest. *For Ecol Manage* 2006;**235**:186–93. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2006.08.011>.
- Fox J, Muenchen R, Putler D. CRAN - package RcmdrMisc (version 2.7-2) [project.org/web/packages/RcmdrMisc/indexhtml](https://project.org/web/packages/RcmdrMisc/indexhtml). Accessed 20 February 2022.
- Gora EM, Bitzer PM, Burchfield JC et al. Effects of lightning on trees: a predictive model based on in situ electrical resistivity. *Ecol Evol* 2017;**7**:8523–34. <https://doi.org/10.1002/ece3.3347>.
- Gray AN, Spies TA and Pabst RJ Canopy gaps affect long-term patterns of tree growth and mortality in mature and old-growth forests in the Pacific northwest. *For Ecol Manage* 2012;**281**:111–20. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2012.06.035>.
- Hawthorne WD, Sheil D, Agyeman VK et al. Logging scars in Ghanaian high forest: towards improved models for sustainable production. *For Ecol Manage* 2012;**271**:27–36. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2012.01.036>.
- IBGE – Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística. *Produção da Extração Vegetal e da Silvicultura - PEVS*. Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística, 2019.
- IBGE – Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística. *Manual técnico da vegetação Brasileira: Sistema fitogeográfico, inventário das formações Florestais e Campestres, técnicas e Manejo de coleções*. 2nd edn. Rio de Janeiro: IBGE, 2012.
- Instituto Nacional de Meteorologia. *Banco de Dados Meteorológicos Para Ensino e Pesquisa - BDMEP*. Brasil: INMET, 2023.
- Kassambara A, Kassambara M. Package 'ggpubr.' R Packag. Version 0.1 6. 2020. <https://cran.microsoft.com/snapshot/2017-02-26/web/packages/ggpubr/ggpubr.pdf>. Accessed 20 February 2022.
- LaManna JA, Mangan SA, Alonso A et al. Plant diversity increases with the strength of negative density dependence at the global

- scale. *Science* 2017;**356**:1389–92. <https://doi.org/10.1126/science.aam5678>.
- Lansanova LR, da Silva FA, Schons CT et al. Comparação entre Diferentes Métodos Para Estimativa Volumétrica de Espécies Comerciais da Amazônia. *BIOFIX Sci J* 2018;**3**:109–15.
- Lima BDA, De Almeida BRS, De Sousa EAB et al. Estrutura e dinâmica Florestal sob efeito do manejo madeireiro na FLONA Tapajós. *Adv For Sci* 2018;**5**:437–43. <https://doi.org/10.34062/AFS.V5I4.5984>.
- Machado SDA Produtividade de florestas tropicais. *Floresta* 1997;**8**: 47–53.
- Mazzei L and Ruschel A Estoque comercial Para o segundo ciclo de corte na Floresta Nacional do Tapajós-área experimental KM 67-Embrapa. *Anais do II Seminário de Pesquisa Científica da Floresta Nacional do Tapajós* 2014;**1**:161–66.
- Nascimento RGM. *Modelagem e Prognose da produção de Uma Floresta Tropical úmida Densa de Terra-Firme na Amazônia Central*. Curitiba: Universidade Federal do Paraná, 2012.
- Peña-Claros M, Fredericksen TS, Alarcón A et al. Beyond reduced-impact logging: silvicultural treatments to increase growth rates of tropical trees. *For Ecol Manage* 2008;**256**:1458–67. <https://doi.org/10.1016/j.FORECO.2007.11.013>.
- Phillips OL, Baker TR, Arroyo L et al. Pattern and process in Amazon tree turnover, 1976–2001. *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci* 2004;**359**: 381–407. <https://doi.org/10.1098/rstb.2003.1438>.
- Phillips OL, Van der Heijden G, Lewis SL et al. Drought–mortality relationships for tropical forests. *New Phytol* 2010;**187**:631–46. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2010.03359.x>.
- Pinard MA and Putz FE Retaining Forest biomass by reducing logging damage. *Biotropica* 1996;**28**:278. <https://doi.org/10.2307/2389193>.
- Piponiot C, Derroire G, Descroix L et al. Assessing timber volume recovery after disturbance in tropical forests – a new modelling framework. *Ecol Model* 2018;**384**:353–69. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2018.05.023>.
- Piponiot C, Rödíg E, Putz FE et al. Can timber provision from Amazonian production forests be sustainable? *Environ Res Lett* 2019;**14**:064014. <https://doi.org/10.1088/1748-9326/ab195e>.
- Poorter L, van der Sande MT, Arets EJMM et al. Biodiversity and climate determine the functioning of neotropical forests. *Glob Ecol Biogeogr* 2017;**26**:1423–34. <https://doi.org/10.1111/geb.12668>.
- Putz FE, Zuidema PA, Synnott T et al. Sustaining conservation values in selectively logged tropical forests: the attained and the attainable. *Conserv Lett* 2012;**5**:296–303. <https://doi.org/10.1111/j.1755-263X.2012.00242.x>.
- Putz FE, Romero C, Sist P et al. Sustained timber yield claims, considerations, and tradeoffs for selectively logged forests. *PNAS Nexus* 2022;**1**:1–7. <https://doi.org/10.1093/pnasnexus/pgac102>.
- Reis LP, Ruschel AR, Coelho AA et al. Avaliação do potencial madeireiro na Floresta Nacional do Tapajós após 28 anos da exploração Florestal. *Pesqui Florest Bras* 2010;**30**:265–81. <https://doi.org/10.4336/2010.pfb.30.64.265>.
- Richardson VA and Peres CA Temporal decay in timber species composition and value in Amazonian logging concessions. *PLoS One* 2016;**11**:e0159035. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0159035>.
- Rodrigues TE, dos Santos PL, de Oliveira Junior RC et al. *Caracterização dos Solos da área Do Planalto de Belterra, município de Santarém, Estado Do Pará*. Vol. **115**. Belém: Série Documentos, 2001, 55.
- Rodrigues MI, de Souza ÁN, Mazzei L et al. Financial variability of the second cutting of forest management in Tapajós National Forest. *Brazil For Policy Econ* 2022;**136**:102694. <https://doi.org/10.1016/j.forpol.2022.102694>.
- Rutishauser E, Héroult B, Baraloto C et al. Rapid tree carbon stock recovery in managed Amazonian forests. *Curr Biol* 2015;**25**:R787–88. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2015.07.034>.
- Silva JNM, De Carvalho JOP, De CA Lopes J et al. Growth and yield studies in the Tapajós region, central Brazilian Amazon. *Commonw For Rev* 1996;**75**:325–29.
- Silva JNM, de Carvalho JOP, Lopes JDCA et al. Growth and yield of a tropical rain forest in the Brazilian Amazon 13 years after logging. *For Ecol Manage* 1995;**71**:267–74. [https://doi.org/10.1016/0378-1127\(94\)06106-S](https://doi.org/10.1016/0378-1127(94)06106-S).
- Silva JNM and Araújo SM Equação de volume Para Árvores de Pequeno Diâmetro, na Floresta Nacional do Tapajós volume equation for small diameter trees in. *Bol Pesqui Florest* 1984;**8**: 16–25.
- Silva JNM, Carvalho JOP, Lopes JCA et al. Equações de volume Para a Floresta Nacional do Tapajós. *Bol Pesqui Florest* 1984;**8**.
- Soamandaugh S An analysis of collateral damage resulting from selective logging in a large Forest concession in Guyana. *Imp J Interdiscip Res* 2017;**3**:906–26.
- Swaine MD and Whitmore TC On the definition of ecological species groups in tropical rain forests. *Vegetatio* 1988;**75**:81–86. <https://doi.org/10.1007/BF00044629>.
- Team RC, Team MRC, Suggests M et al. *Package stats. R stats Packag.* 2018; <https://prsrism.ac.jp/~nakama/Rjp/stats-manual.pdf>. Accessed 20 February 2022.
- Tritsch I, Sist P, Narvaes I et al. Multiple patterns of Forest disturbance and logging shape forest landscapes in paragominas. *Forests* 2016;**7**:315. <https://doi.org/10.3390/f7120315>.
- Uhl C, Barreto P, Veríssimo A et al. Natural resource management in the Brazilian amazon: an integrated research approach. *Bioscience* 1997;**47**:160–68. <https://doi.org/10.2307/1313035>.
- Veríssimo A, Barreto P, Tarifa R et al. Extraction of a high-value natural resource in Amazonia: the case of mahogany. *For Ecol Manage* 1995;**72**:39–60. [https://doi.org/10.1016/0378-1127\(94\)03432-V](https://doi.org/10.1016/0378-1127(94)03432-V).
- Whitmore TC Changes over twenty-one years in the Kolombangara rain. *Forests J Ecol* 1989a;**77**:469 <https://www.jstor.org/stable/1940195>.
- Whitmore TC Canopy gaps and the two major groups of forest trees. *Ecology* 1989b;**70**:536–38. <https://doi.org/10.2307/2260763>.
- Yang J, Cao M and Swenson NG Why functional traits do not predict tree demographic rates. *Trends Ecol Evol* 2018;**33**:326–36. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2018.03.003>.

## CAPÍTULO II

### MORTALIDADE DE ÁRVORES POR GRUPOS ECOLÓGICOS APÓS EXPLORAÇÃO FLORESTAL NA AMAZÔNIA BRASILEIRA

**Resumo:** Diversos fatores influenciam na dinâmica de florestas da Amazônia e na ecologia das árvores. A mortalidade das árvores remanescentes tende a aumentar após impactos de exploração e adaptar o manejo das florestas às mudanças climáticas é outro desafio importante para garantir a sustentabilidade da floresta, produção de madeira e provisionamento de serviços ecossistêmicos. Nosso estudo se concentra em determinar a taxa de mortalidade para árvores remanescentes com  $DAP \geq 20$  cm, segregadas em diferentes grupos ecológicos: pioneiras (P), demandantes de luz (LD) e tolerantes à sombra (ST), nas diferentes etapas de monitoramento da floresta (inicial, intermediária e final). Assim como estabelecer sua relação com as características estruturais, climáticas e ambientais. O estudo foi realizado em cinco áreas manejadas na Amazônia brasileira (*Jari, Km114, Km67, Peteco e Moju*) com monitoramento contínuo de seis a 33 anos de idade. Foram analisadas 212 parcelas permanentes, com um total de 62 espécies P, 250 espécies LD e 304 espécies ST. Encontrou-se que a taxa de mortalidade para as três etapas de monitoramento das florestas exploradas foi de 1,27, 1,49 e 0,75 % ano<sup>-1</sup>. Para as florestas não exploradas a taxa de mortalidade das árvores foi de 1,04, 1,33 e 0,50 % ano<sup>-1</sup>. Em florestas após exploração, a mortalidade foi alta para as árvores de espécies P e LD, principalmente na fase inicial. Para as espécies TS, a taxa de mortalidade é influenciada pelo teor de silte e areia no solo, assim como a presença de fósforo e quantidade de carbono total. Nas florestas não exploradas para as espécies P e LD, as variáveis da estrutura da floresta, como altura média e área basal total, além das características do solo como o teor de fósforo e fatores do clima como a intensidade de meses secos, foram as mais importantes. Nas etapas intermediária e final do monitoramento das florestas exploradas, verificou-se que a mortalidade das árvores esteve relacionada às características do solo, como teor de areia e argila, a quantidade de carbono total e capacidade de troca de cátions. Além disso, eventos climáticos extremos, como intensas secas, ocorrências de El Niño e temperaturas extremas, também influenciaram na mortalidade das árvores. O tempo transcorrido após a exploração também influenciou nas taxas de mortalidade. A riqueza de espécies, específica a cada sítio de estudo, influenciou na taxa de mortalidade especialmente em florestas exploradas. Os resultados evidenciam a complexa interação entre as características do solo, clima e estrutura da floresta com a mortalidade e ecologia das árvores. Essas correlações são relevantes para o entendimento dos processos de mortalidade nas florestas exploradas e não exploradas, destacando a importância de considerar esses fatores na gestão e conservação desses ecossistemas frente a eventos climáticos extremos e práticas de manejo florestal.

**Palavras-chave:** Estrutura florestal; características do solo; eventos climáticos extremos; fases da floresta.

## 1. INTRODUÇÃO

Os processos de mudanças na riqueza, na estrutura e na função das florestas ao longo do tempo durante e após distúrbios naturais e antrópicos devem ser entendidos a fim de propor ações de uso e conservação das florestas tropicais. A mesma importância deve ser dada ao entendimento dos mecanismos de flutuação da abundância das espécies e de adaptação às mudanças ambientais (MARIMON et al., 2020). Os efeitos da competição sobre o crescimento e a mortalidade de árvores e a variação geográfica destes efeitos são fundamentais para compreender o balanço global de carbono terrestre (ROZENDAAL et al., 2020). Estes efeitos podem ser acentuados especialmente em um clima em mudança, em que a mortalidade de árvores pode ser induzida pela seca ou estiagem prolongada de chuvas (ALLEN; BRESHEARS; MCDOWELL, 2015; BUGMANN et al., 2019; ESQUIVEL-MUELBERT et al., 2020; LAW et al., 2019). Existe crescente preocupação de que a mortalidade das árvores possa levar a mudanças rápidas e fortes na riqueza, na estrutura e na função das florestas tropicais em um contexto de mudanças nas condições climáticas (ARCHAMBEAU et al., 2020; RASCHE; FAHSE; BUGMANN, 2013; RUTISHAUSER et al., 2015).

A mortalidade das árvores é um processo ecológico e demográfico importante que controla a dinâmica dos ecossistemas florestais ao longo prazo (CHAO et al., 2008b, 2009; DIETZE; MOORCROFT, 2011; RUIZ-BENITO et al., 2013). Localmente, a competição entre as árvores é fator-chave da mortalidade (KUNSTLER et al., 2016; ROZENDAAL et al., 2020), principalmente pelos efeitos da competição sobre o crescimento e sobrevivência de árvores individuais (KUNSTLER et al., 2016; ROZENDAAL et al., 2020). Entender essas relações é fundamental para a compreensão da dinâmica florestal. Estudos têm demonstrado que as probabilidades da mortalidade das árvores são determinadas tanto pelo crescimento individual quanto pela densidade da madeira e tamanho da árvore (RUIZ-BENITO et al., 2013). Assim, o crescimento lento, a baixa densidade da madeira e o porte grande aumentam a probabilidade de a árvore morrer (ESQUIVEL-MUELBERT et al., 2020; ROZENDAAL et al., 2020).

As taxas de mortalidade estão também relacionadas a fatores ambientais e características intrínsecas ecofisiológicas de cada espécie (HURST et al., 2011; MCDOWELL et al., 2018). A mortalidade pode ser desencadeada tanto por um componente relacionado à idade quanto induzida por estresse (ESQUIVEL-MUELBERT et al., 2020; LAW et al., 2019; RASCHE; FAHSE; BUGMANN, 2013). Não existem certezas definitivas

sobre a causa da mortalidade de árvores, e o seu estudo constitui um desafio para os ecologistas e os cientistas de mudanças globais (FARGEON et al., 2016; MCDOWELL et al., 2018; ROZENDAAL et al., 2020), particularmente na bacia Amazônica (BRIENEN et al., 2015; ESQUIVEL-MUELBERT et al., 2020).

Na Amazônia, extensas áreas florestais são manejadas com diferentes níveis de perturbação (ASNER et al., 2002; TRITSCH et al., 2016). O conhecimento da dinâmica florestal notadamente da mortalidade de árvores é fundamental para delimitar estratégias de conservação. A mortalidade tende a aumentar após as operações de exploração florestal (DE AVILA et al., 2017; DE OLIVEIRA et al., 2019), principalmente nos primeiros anos logo após a exploração (DE OLIVEIRA et al., 2019; RUTISHAUSER et al., 2015). Em decorrência da derruba de árvores de grande porte, do arrastre de toras e da abertura da infraestrutura, o risco de morte dos indivíduos remanescentes aumenta (D'ARACE et al., 2019; DE AVILA et al., 2017; LIMA et al., 2018; RUTISHAUSER et al., 2015).

A prognose da mortalidade de árvores é essencial para avaliar a estrutura futura de uma floresta, seja sob os impactos das mudanças climáticas, seja sob as práticas de manejo (BUGMANN et al., 2019). A prognose é dificultada em parte pela enorme variabilidade temporal e espacial e pela sua relação com as características de cada árvore (tamanho, sanidade, competição, relações bióticas e abióticas etc.) (MCDOWELL et al., 2018). Os modelos de predição da mortalidade de árvores individuais são normalmente produzidos a partir de métodos de regressão (REIS et al., 2016b, 2018). Esses modelos são imprescindíveis para um correto prognóstico sobre o número de árvores, a área basal, a distribuição de diâmetros e a produção da população florestal ao longo prazo (REIS et al., 2018).

As espécies pioneiras e clímax tardias mostram taxas de mortalidade significativamente mais altas (MANOKARAN; KOCHUMMEN, 1987). Espécies tolerantes do sub-bosque após 13 anos de exploração também apresentaram maiores taxas de mortalidade (SILVA et al., 1996). Alder et al. (2002), por outro lado, também encontraram altas taxas de mortalidade, principalmente para grupos de espécies pioneiras.

A relação dos fatores climáticos com as taxas de mortalidade de árvores é normalmente correlacionada a eventos de estresse hídrico (ESQUIVEL-MUELBERT et al., 2020). Nesses casos, a mortalidade é mais alta para espécies de rápido crescimento de sucessão inicial e de madeira menos densa (CHAO et al., 2008). Eventos climáticos extremos, como seca, calor intenso, tempestade com vento e chuvas extremas, aumentam a probabilidade de morte de árvores por pelo menos dois anos após o evento. Espécies

pioneiras e com madeira de baixa densidade são mais susceptíveis a eventos extremos (ALEIXO et al., 2019). A abertura do dossel da floresta, seja devido à exploração, seja por causas naturais, expõe as árvores ao vento, sendo esta uma das causas naturais das quedas de árvores em florestas tropicais (CANHAM; PAPAİK; LATTY, 2001; FONTES; CHAMBERS; HIGUCHI, 2018; NELSON et al., 1994). Eventos climáticos atípicos como El Niño e La Niña elevam as taxas de mortalidade de árvores (D'OLIVEIRA et al., 2017).

As tendências climáticas recentes são motivos de preocupação quanto ao aumento da mortalidade de árvores em florestas tropicais úmidas (MCDOWELL et al., 2018). Estudos quantitativos sobre a mortalidade de árvores ainda são escassos (BUGMANN et al., 2019), principalmente quanto à mortalidade de árvores em florestas submetidas o manejo florestal em um contexto de mudanças climáticas.

O objetivo do presente estudo foi determinar a taxa de mortalidade de árvores remanescentes em florestas manejadas nas diferentes etapas de monitoramento após exploração (inicial, intermediária e final), assim como a mortalidade em diferentes grupos ecológicos, e estabelecer a relação da mortalidade com as características climáticas e ambientais locais. Nossas hipóteses no presente estudo são: a) a taxa de mortalidade na etapa inicial da floresta explorada é mais alta que a floresta não explorada e maior que nas etapas intermediária e final; b) na primeira etapa após a exploração, as árvores remanescentes de espécies tolerantes à sombra apresentam taxa de mortalidade maior do que em florestas não exploradas e maior do que as taxas das espécies pioneiras e demandantes de luz; c) as variáveis ambientais e ecológicas que influenciam diretamente na mortalidade de árvores são diferentes para cada grupo ecológico.

## **2. MATERIAL E MÉTODOS**

### **2.1. Descrição e localização da área de estudo**

As áreas de estudo estão localizadas em cinco sítios florestais experimentais da Embrapa Amazônia Oriental, denominados: Jari, Km114, Km67, Moju e Peteco (Figura 1).

A área experimental Jari (0°54'19.97"S e 52°11'25.76"W) está estabelecida em florestas pertencentes à empresa Orsa Florestal, localizada no município de Vitória do Jari (AP), com área total experimental de 500 ha. A altitude média da área experimental é de 136 m. O clima é do tipo Am, pela classificação de Köppen. A precipitação média anual alcança 2.234 mm, com período chuvoso de dezembro a maio e a temperatura média anual é de 25,8 °C (DE AZEVEDO et al., 2011). A vegetação é de Floresta Ombrófila

Densa Submontana (IBGE, 2012), e os solos são predominantemente do tipo Latossolo Amarelo Distrófico, com textura argilosa pesada (DE AZEVEDO et al., 2011).

Os sítios experimentais Km114 (3°17'19.79"S e 54°55'39.36"W) e Km67 (2°53'0.90"S e 54°55'27.00"W) encontram-se na Floresta Nacional Tapajós nos municípios de Belterra e Aveiro (PA), com altitudes de respectivamente 135m e 195m. O clima é do tipo Ami com precipitação média anual de 2.100 mm, sendo que nos meses de dezembro a maio há a maior ocorrência de chuva e, de julho a agosto, de queda pluviométrica inferior a 60 mm (COSTA; CARVALHO; SILVA, 2002). A formação florestal da área de estudo é caracterizada como Floresta Ombrófila Densa Submontana (IBGE, 2012). O tipo de solo é classificado como Latossolos Amarelos e os Argissolos Amarelos de textura argilosa (RODRIGUES et al., 2003). A média anual de temperatura é de 26°C (OLIVEIRA et al., 2006).

O sítio Moju (2° 8'14.00"S e 48°47'34.29"W) se encontra no município de Moju, PA, a uma altitude média de 36m, com área total de 1.050 ha. O clima da região é do tipo Ami com precipitação pluviométrica anual de 2500 mm (REIS et al., 2016a). A temperatura média anual é de 26 °C. Os solos são do tipo Latossolo Amarelo distrófico com diferentes texturas, ocorrendo também Argissolos Vermelhos-Amarelos, Gleissolos e Plintossolos (SANTOS et al., 2018). A tipologia é de Floresta Ombrófila Densa Terras Baixas.

O sítio Peteco (3°31'11.63"S e 48°47'26.19"W) encontra-se em área da empresa CKBV Florestal Ltda., pertencente ao Grupo Keilla, localizado no município de Paragominas, PA, a uma altitude média de 115m. O clima é do tipo Aw, caracterizado com precipitação pluviométrica média anual de 1.800 mm e estação seca bem definida de julho a setembro, com temperatura média anual de 26,3 °C e umidade relativa do ar de 81% (ALVARES et al., 2013). Os solos são do tipo Latossolos Amarelos e Argissolos Amarelos, sendo também encontrados Plintossolos, Geissolos e Neossolos (RODRIGUES et al., 2003). A tipologia é de Floresta Ombrófila Densa Submontana.

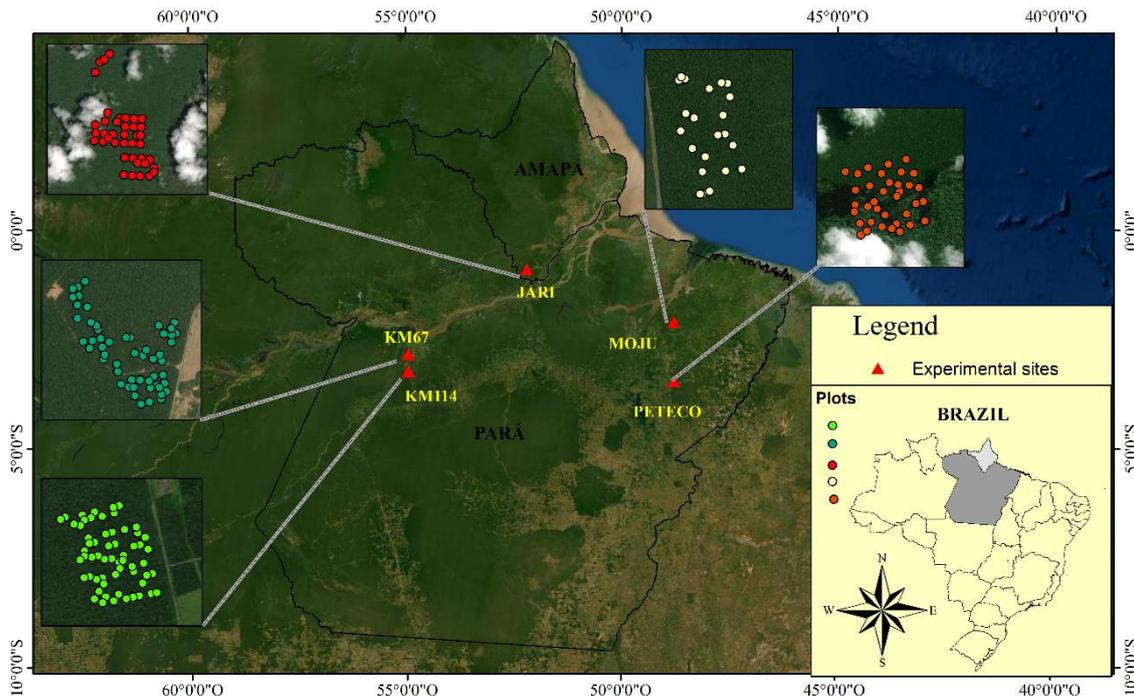


Figura 1. Localização das áreas experimentais de monitoramento da dinâmica de árvores da Embrapa Amazônia Oriental, Brasil.

## 2.2. Delineamento do experimento

No total foram analisadas 212 parcelas permanentes, das quais 166 parcelas estão localizadas em área experimentais com exploração madeireira e 46 parcelas em áreas sem exploração (Tabela 1). Os sítios experimentais apresentam histórico de monitoramento contínuo de seis a 33 anos (Figura 2):

Tabela 1: Delineamento das áreas experimentais da Embrapa Amazônia Oriental

Sítio	N° de parcelas		Dimensão da parcela	Período de avaliação após exploração (anos)
	Exploradas	Não exploradas		
Jari	36 (36 ha)	4 (4 ha)	1 ha (100m x 100m)	Floresta explorada: 26 anos Floresta não explorada: 26 anos
Km114	48 (12 ha)	12 (3 ha)	0,25 ha (50m x 50m)	Floresta explorada: 30 anos Floresta não explorada: 30 anos
Km67	36 (9 ha)	18 (4.5 ha)	0,25 ha (50m x 50m)	Floresta explorada: 33 anos Floresta não explorada: 6 anos
Moju	22 (11ha)		0,5 ha (50m x 100m)	Floresta explorada: 18 anos
Peteco	24 (6ha)	12 (3ha)	0,25 ha (50m x 50m)	Floresta explorada a: 8 anos Floresta não explorada: 8 anos

Para nosso estudo, e seguindo as observações realizadas em estudos precedentes sobre a mortalidade inicial de árvores em florestas exploradas (ALDER et al., 2002; ALDER; SILVA, 2000; DE AVILA et al., 2017; MAZZEI et al., 2010; RUTISHAUSER et al., 2015; SILVA et al., 1995), separei os períodos de monitoramento em 3 fases: inicial, intermediária e final. A fase inicial é considerada como o período que se inicia imediatamente após a exploração até o 4º ano. A fase intermediária entre o 5º e 12º ano após a exploração; e a fase final a partir do 13º ano (Figura 2).

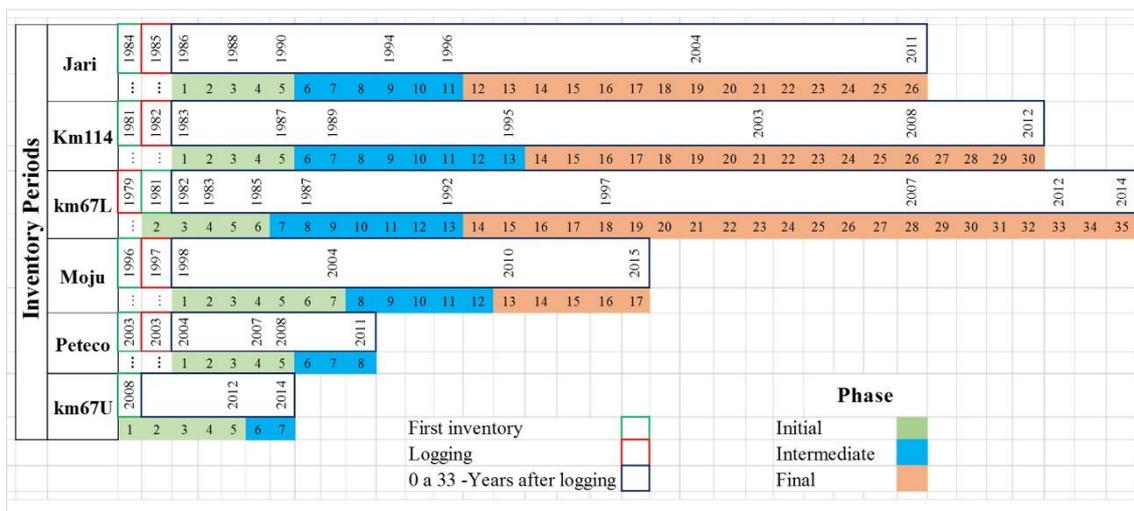


Figura 2. Etapas de avaliação do monitoramento: Inicial, Intermediária e Final, após exploração florestal de acordo aos períodos de inventários.

As cinco espécies mais exploradas em cada sítio, em ordem decrescente de importância, foram:

a) Jari: *Manilkara elata* (Allemão ex Miq.) Monach., *Goupia glabra* Aubl., *Hymenaea courbaril* L., *Dipteryx odorata* (Aubl.) Willd. e *Qualea albiflora* Warm;

b) km114: *Carapa guianensis* Aubl., *Manilkara elata* (Allemão ex Miq.) Monach., *Lecythis lurida* (Miers) S.A.Mori, *Goupia glabra* Aubl., e *Bertholletia excelsa* Bonpl;

c) km67: *Carapa guianensis*, *Couratari stellata* A.C.Sm., *Bixa arborea* Huber, *Alexa grandiflora* Ducke, e *Erisma uncinatum* Warm;

d) Moju: *Manilkara elata* (Allemão ex Miq.) Monach., *Caryocar glabrum* (Aubl.) Pers., *Maquira* sp., *Terminalia amazonia* (J.F.Gmel.) Exell e *Parkia gigantocarpa* Ducke;

e) Peteco: *Manilkara elata* (Allemão ex Miq.) Monach., *Pseudopiptadenia suaveolens* (Miq.) J.W. Grimes, *Manilkara paraensis* (Huber) Standl., *Laetia procera*

(Poepp.) Eichler, e *Lecythis pisonis* Cambess.

### 2.3. Análise de Dados

Os nomes das espécies foram verificados com o pacote “*Taxonstand*” (CAYUELA, et al., 2019; CAYUELA et al., 2012) do software livre R 4.1.0, assim como em World Flora Online (<http://www.worldfloraonline.org>) e no Herbário Virtual para o Conhecimento e Conservação da Flora Brasileira (REFLORA) (<http://floradobrasil.jbrj.gov.br/>).

Para as análises, as espécies foram classificadas em três grupos ecológicos: pioneiras (P), não pioneiras demandantes de Luz (LD) e não pioneiras tolerantes a sombra (ST), seguindo as classificações propostas por Alder et al. (2002), Carvalho (1992), Swaine e Whitmore (1988) e Whitmore (1989<sup>a</sup>; 1989<sup>b</sup>). No total, a base de dados com todos os sítios experimentais juntos conta com 62 espécies pioneiras, 250 espécies demandantes de luz e 304 espécies tolerantes à sombra. Para o nosso estudo foram selecionadas todas as árvores com DAP  $\geq 20$  cm.

As taxas anualizadas de mortalidade foram calculadas usando a equação de Sheil (SHEIL et al., 1995; SHEIL; MAY, 1996).

$$Mortalidade (M) = \left[ 1 - \left[ \frac{N_0 - N_m}{N_0} \right]^{\frac{1}{t}} \right] \cdot 100 \quad (1)$$

Onde:

t = tempo transcorrido entre duas medições;

$N_0$  = número de indivíduos vivos no início do período monitorado;

$N_m$  = número de indivíduos mortos dentro do período monitorado.

Para possibilitar as comparações entre os sítios com diferentes intervalos entre inventários, padronizamos nossas estimativas ao fator de correção  $\lambda_{\text{corrigido}} = \lambda \cdot t^{0.0759}$ , sendo  $\lambda$  igual a taxa a ser corrigida e t o tempo decorrido entre as medições em anos, proposto por Lewis et al. (2004). Foram comparadas as médias primeiro entre tipo de florestas (explorada e não explorada) nas diferentes etapas de monitoramento após exploração (inicial, intermediária e final). Assim mesmo, foi comparada a taxa de mortalidade entre

grupos ecológicos e tipos de floresta para cada uma das etapas após exploração. As análises foram feitas a partir de uma ANOVA. No caso de diferença significativa entre os tratamentos, o teste post hoc de Tukey foi utilizado para comparar as médias em um nível de significância de 5%.

A relação da mortalidade das árvores com diferentes fatores ambientais e ecológicos foram estudados a partir do uso de 23 variáveis. Essas variáveis descrevem: a) a estrutura da floresta; b) a intensidade da exploração; c) a resiliência da floresta após a exploração; d) as características dos solos; e) e as condições climáticas (Tabela 2).

Tabela 2. Descrição das variáveis ambientais e ecológicas utilizadas no estudo.

<b>Variáveis explicativas</b>	
Abundância final de árvores em cada etapa	Abundância (Arv.ha <sup>-1</sup> )
Área basal ao final de cada etapa	G (m <sup>2</sup> ha <sup>-1</sup> )
Altura média das árvores ao final de cada etapa	Hm(m)
Altura máxima das árvores ao final de cada etapa	Hmax(m)
Intensidade de exploração	IEv (m <sup>3</sup> ha <sup>-1</sup> )
Número de árvores exploradas	AE (Arv.ha <sup>-1</sup> )
Área basal das árvores mortas pela exploração	ABP (Gm <sup>2</sup> ha <sup>-1</sup> )
Perda total da área basal pela exploração (árvores mortas + árvores exploradas)	RAB (Gm <sup>2</sup> ha <sup>-1</sup> )
Teor de areia no solo do sítio	Areia (g/kg)
Teor de silte no solo do sítio	Silte (g/kg)
Teor de argila no solo do sítio	Argila (g/kg)
Carbono total no solo	CT (g/kg)
Saturação por alumínio no solo	Al (cmolc/dm <sup>3</sup> )
Fosforo extraível (Bray)	P_Bray (mg/dm <sup>3</sup> )
Bases trocáveis totais	TEB (cmolc/dm <sup>3</sup> )
Capacidade de troca catiônica	CEC (cmol/kg)
Meses chuvosos	Mc (Nº meses)
Meses secos	Ms (Nº meses)
Eventos fortes de El Niño/La Niña	El Niño/La Niña (Meses/períodos)
Temperatura mínima	Tmin(°C)
Temperatura máxima	Tmax(°C)
Tempo após a exploração	TE (Anos)

Para o caso do volume explorado, foi calculado através de fórmula desenvolvida na Região de Paragominas (PA), com a cubagem rigorosa de 1153 árvores feita pela empresa “Grupo CIKEL Ltda.” no ano 2011:

$$V = 10^{[(1,93 \cdot \text{Log}10DAP) - 2,96]} \quad (2)$$

Em que:

V = volume comercial;

DAP = diâmetro à altura do peito.

Os dados de solo foram obtidos de levantamentos realizados nos diferentes sítios experimentais e compõem a base de dados da Embrapa Amazônia Oriental.

Os dados climáticos como precipitação e temperatura foram obtidos a partir de dados processados CRU-TS 4.03 (HARRIS et al., 2014) reduzido com WorldClim 2.1 (FICK; HIJMANS, 2017). Para extrair o número de meses chuvosos (Mc) e meses secos (Ms), foi feita análise temporal da precipitação para cada sítio no intervalo de 36 anos (1981-2017), considerando como Mc aqueles com precipitação acima do percentil 0,85 e para Ms aqueles com precipitação abaixo do percentil 0,15. Finalmente o total de meses obtidos em cada sítio foi dividido para o período de medição entre os inventários em cada uma das etapas: inicial, intermediária e final (Figura S1).

Para os eventos fortes e muito fortes de El Niño e La Niña foram considerados os valores médios do Índice de Niño Oceânico (ONI), sendo para El Niño os índices SE e VSE e para La Niña o índice SL (<https://ggweather.com/enso/oni.htm>). Posteriormente, foram contabilizados o total de meses que ocorreram cada evento e dividido igualmente para o período de medição entre os inventários de cada uma das etapas (Figura S1).

Foi feita uma Análise de Componentes Principais (ACP) com as variáveis selecionadas. As variáveis foram normalizadas por intervalo com a função *scale* (BECKER, 2018) antes da PCA. O intuito da PCA é reduzir a dimensionalidade, ou seja, o número de variáveis preditoras ou dependentes para facilitar a interpretação e garantir que as variáveis não sejam correlacionadas. Por tanto, extraiu-se os escores dos dois principais eixos da ACP para realizar modelos de regressão lineal com a taxa de mortalidade para cada grupos ecológicos de espécies, nas diferentes fases da floresta e tipo de floresta. Determinou-se qual eixo da ACP foi significativo (nível de significância de 5%) e quais variáveis preditoras com coeficientes acima de 0.7 de correlação da ACP foram as mais influentes taxas de mortalidade. As análises foram feitas com base nos pacotes “*FactoMineR*” (LÊ et al., 2008) e “*factoextra*” (KASSAMBARA; MUNDT, 2017). Todas as análises foram feitas no software livre R 4.1.2. (CORE, 2021).

Finalmente analisou-se a composição florística e riqueza de espécies nos diferentes sítios de florestas exploradas e não exploradas através do Diagrama de Venn.

Essa abordagem permite a identificação de espécies exclusivas de cada sítio, bem como aquelas compartilhadas, proporcionando analisar a sobreposição ou diferenças na diversidade arbórea e interpretar a mortalidade das árvores nos sítios.

### 3. RESULTADOS

#### 3.1. Mortalidade de árvores na Amazônia e grupos ecológicos

Existem diferenças na taxa de mortalidade entre as etapas e tipos de florestas, exploradas ou não exploradas ( $p < 0.001$ ). As maiores taxas de mortalidade foram observadas nas fases inicial e intermediária, indistintamente se a floresta é explorada ou não. Na etapa inicial encontrou-se uma taxa de mortalidade de 1,27 e 1,04 % ano<sup>-1</sup> respectivamente para a floresta explorada e não explorada. Na etapa intermediária foi de 1,49 % ano<sup>-1</sup> e 1,33 % ano<sup>-1</sup> respectivamente. Para a etapa final, a mortalidade foi estatisticamente diferente quando comparadas com a fase inicial e intermediária, a qual diminuiu para 0,75 e 0,50 % ano<sup>-1</sup> para florestas explorada e não explorada, respectivamente (Figura 3).

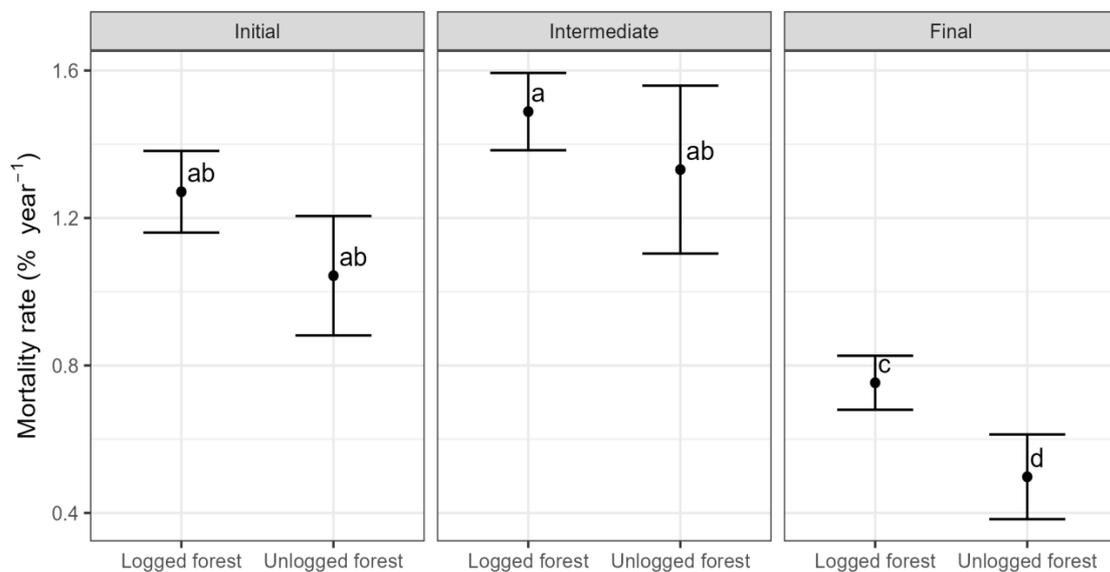


Figura 3. Taxa de mortalidade das etapas de monitoramento: inicial, intermediária e final. Letras representam valores diferentes de taxas de mortalidade pelo teste de Tukey ao nível de significância de 5%.

A mortalidade também foi estatisticamente diferente entre os grupos ecológicos nas diferentes etapas de monitoramento da floresta. Na etapa inicial, podemos observar que a maior taxa foi observada no grupo das espécies demandantes de luz em floresta não explorada 1,54% ano<sup>-1</sup>, no entanto, para a floresta explorada essa taxa foi de 1,25 % ano<sup>-1</sup>.

<sup>1</sup>. As espécies pioneiras apresentaram uma taxa de mortalidade de 0,81 e 1,11 % ano<sup>-1</sup>, sendo mais alto na floresta explorada. No grupo das espécies tolerantes à sombra foi de 1,10 % e 1,01 % ano<sup>-1</sup> sendo mais alto, neste caso, na floresta não explorada. Na etapa intermediária, observamos que foi maior também nas espécies demandantes de luz, indistintamente do tipo de floresta 1,87 e 1,65 % ano<sup>-1</sup>. Para as espécies pioneiras, a taxa de mortalidade foi maior na floresta explorada com uma taxa de 1,62 % ano<sup>-1</sup> e, para a floresta não explorada, uma taxa de 0,45 % ano<sup>-1</sup>; e, para as espécies tolerantes à sombra 0,94 e 0,96 % ano<sup>-1</sup> respectivamente para floresta não explorada e explorada. Na etapa final, na floresta não explorada e explorada, as espécies pioneiras apresentaram taxas mais altas de mortalidade 1,23 e 1,08 % ano<sup>-1</sup>. As demais espécies demandantes de luz e tolerantes à sombra apresentaram taxas baixas de mortalidade entre 0,23 e 0,60 % ano<sup>-1</sup> (Figura 4).

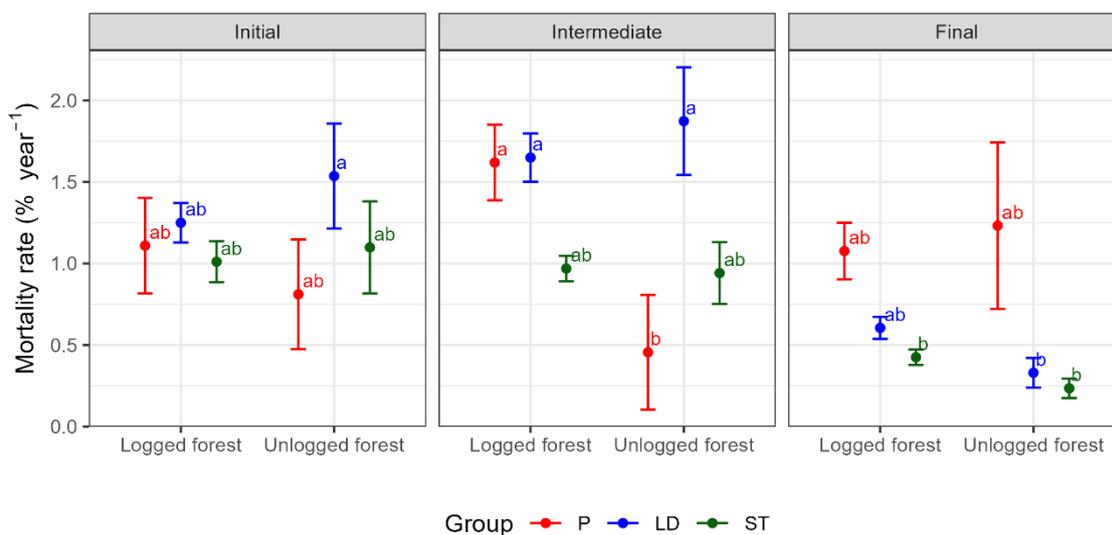


Figura 4. Taxa média da mortalidade por grupos ecológicos: Pioneiras (P), Demandantes de luz (LD), tolerantes à sombra (ST) nas florestas exploradas e não exploradas nas diferentes etapas de monitoramento. Letras diferentes representam valores diferentes de taxas de mortalidade pelo teste de Tukey ao nível de significância de 5%.

### 3.2. Potenciais impulsionadores da mortalidade

Os teores de argila, areia e silte são as variáveis de solo mais relacionadas com as taxas de mortalidade das árvores, independentemente do sítio ou da etapa de monitoramento. Outras variáveis de solo também são importantes, porém, em apenas alguns sítios e etapas, como o caso do teor de alumínio no solo ou fósforo (tabela 3). Já as variáveis

relacionadas a estrutura da floresta ou a exploração, apenas a altura média das árvores e a área basal mostraram ser importantes e em apenas algumas etapas e tipo de floresta. Todas as variáveis climáticas e em pelo menos uma etapa de monitoramento e tipo de floresta estiveram correlacionadas com a taxa de mortalidade de árvores (tabela 3, Figura 5).

Na etapa inicial de monitoramento das florestas exploradas, quatro variáveis de solo – *areia*, *argila*, *alumínio* e *capacidade de troca catiônica* e três variáveis climáticas – *La Niña* e *Temperaturas extremas mínima* e *máxima* representam o primeiro eixo da ACP. O segundo eixo encontra-se representado pelo teor de *Silte* e *Carbono total* no solo. As nove variáveis juntas explicam o 51,50% da variabilidade dos dados. Já a etapa intermediária é representada principalmente por 10 variáveis. Aqui apareceram variáveis novas como teor de *fósforo* (*que substitui a saturação de alumínio do solo, que perde importância*) junto com outras variáveis climáticas como *meses secos* e eventos fortes de *El Niño* (*que substitui a ocorrência de La Niña*). Juntas, as variáveis explicam 54,50% da variabilidade dos dados. Para a etapa final de monitoramento, 13 variáveis foram as mais importantes, uma combinação das variáveis das etapas inicial e intermediária mais a variável tempo após a exploração. Essas variáveis explicam 60,60 % da variabilidade (Figura 5, Tabela3).

Para florestas não exploradas, na fase inicial, as mesmas variáveis de florestas exploradas, incluindo a *altura média* das árvores, explicam 63,10 % da variação dos dois eixos principais da ACP. Na fase intermediária observou-se o mesmo padrão de comportamento das variáveis, sendo 10 as mais sobressalentes. Essas variáveis explicam igualmente o 63,10% da variação. Na fase final, todas as variáveis foram importantes e explicam 83,10 % da variação de dois eixos (Figura 5, Tabela3).

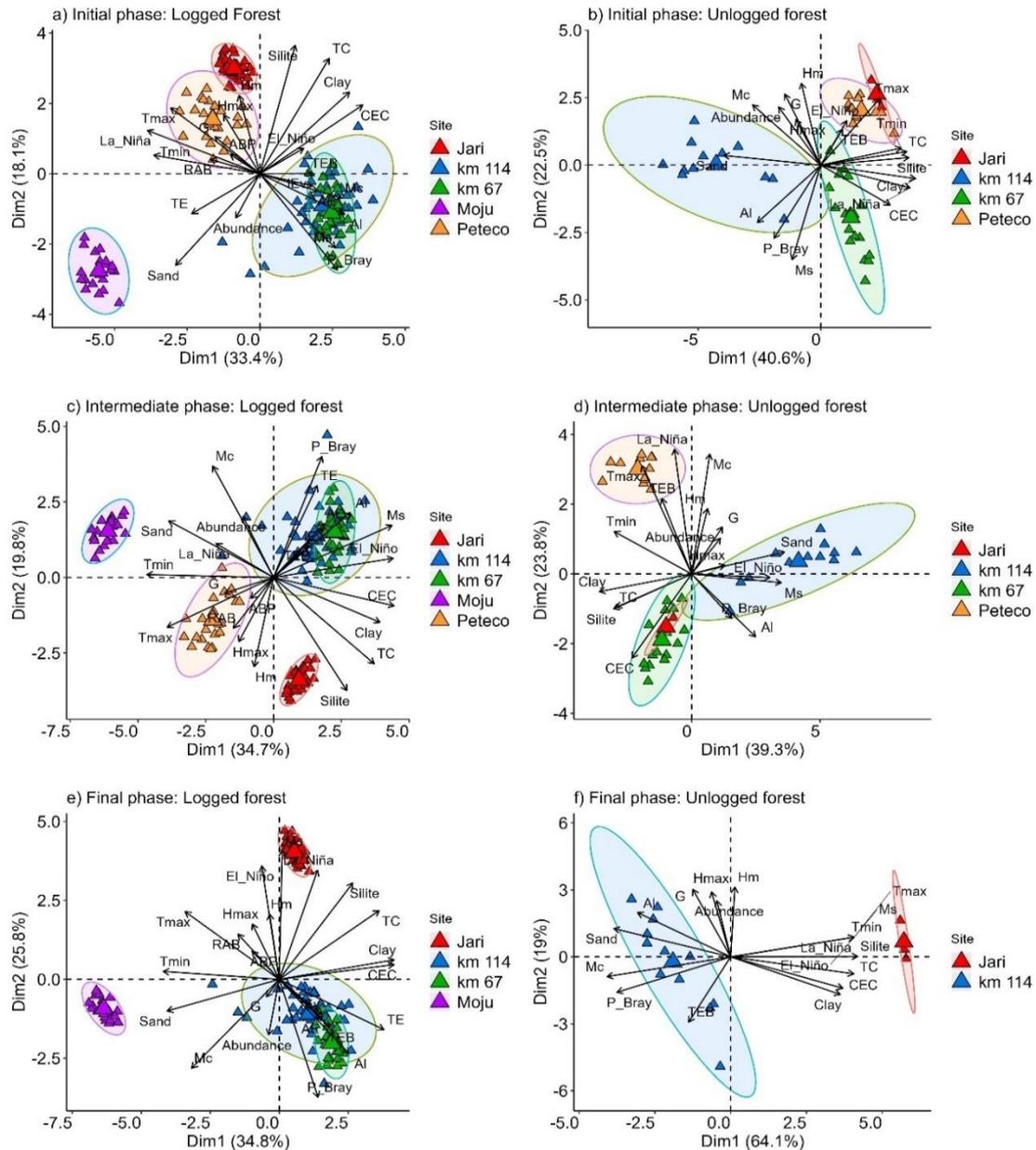


Figura 5. Análise de componentes principais (ACP) das variáveis explicativas das áreas experimentais em florestas exploradas e não exploradas. G= Área basal, Hm= Altura média, Hmax= Altura máxima, IEv= Intensidade de exploração em volume, AE= Número de árvores exploradas, ABP= Área basal das árvores mortas pela exploração, RAB= Perda total da área basal pela exploração (árvores mortas + árvores exploradas), CT= Carbono total, Al=Alumínio, P\_Bray= Fosforo extraível (Bray), TEB= Bases trocáveis totais, CEC= Capacidade de troca de cátions, Mc= Meses chuvosos, Ms= Meses secos, El\_Niño= Eventos fortes de El Niño , La\_Niña= Eventos fortes de La Niña , Mc, Tmin= Temperatura mínima, Tmax= Temperatura máxima, TE= Tempo após a exploração

Correlacionando as taxas de mortalidade das espécies por grupos ecológicos com

os escores dos dois principais primeiros eixos das ACP, observa-se que nem todas as correlações são significativas (Figura 6). Na etapa inicial de monitoramento das florestas exploradas, os modelos mostram que a taxa de mortalidade das espécies tolerantes a sombra é correlacionada com o segundo eixo da ACP. Neste caso, as variáveis que influenciam este resultado são o teor de *silte no solo* e a quantidade de *carbono total no solo* (Figura 6, Tabela 3). Já nas florestas não exploradas, nesta mesma etapa inicial de monitoramento, a taxa de mortalidade das espécies pioneiras e demandantes de luz tem relação significativa com o segundo eixo da ACP, sendo influenciada pela *altura média das árvores* e a quantidade de *meses secos* (Figura 6, Tabela 3).

Na etapa intermediária de monitoramento para as florestas exploradas, observou-se que a taxa de mortalidade das espécies pioneiras, demandantes de luz e tolerantes à sombra é fortemente influenciada pelas variáveis do primeiro eixo da ACP, são elas: teor de *areia, argila, carbono total e capacidade de troca catiônica dos solos, assim como a ocorrência de El Niño, de meses secos e das temperaturas mínima e máxima*. Para as florestas não exploradas, apenas a taxa de mortalidade de espécies pioneiras teve relação com as variáveis do primeiro eixo da ACP, são elas: teor de *areia, silte, argila e carbono total no solo, assim como a ocorrência de El Niño, de meses secos e temperatura mínima* (Figura 6, Tabela 3).

Na etapa final de monitoramento das florestas exploradas, encontrou-se que a taxa de mortalidade de todos os grupos ecológicos, sejam espécies pioneiras, demandantes de luz e tolerantes à sombra, esteve correlacionada com o primeiro eixo da ACP. As variáveis importantes nesta relação foram: teor de *areia, argila, carbono total e capacidade de troca catiônica do solo, além das temperaturas mínima e máxima e o tempo passado após a exploração*. As variáveis do segundo eixo, tais como *El Niño e La Niña, quantidade de meses secos, teor de areia e alumínio no solo, foram correlacionados com as taxas de mortalidade das espécies demandantes de luz e tolerantes à sombra*. Já para as florestas não exploradas nessa mesma etapa de monitoramento, apenas a taxa de mortalidade das espécies tolerantes à sombra teve relação com as variáveis do primeiro eixo da ACP: todas as variáveis climáticas e todas as variáveis de solo, excetuando-se as bases trocáveis totais (TEB), foram importantes na relação com a taxa de mortalidade (Figura 6, Tabela 3).

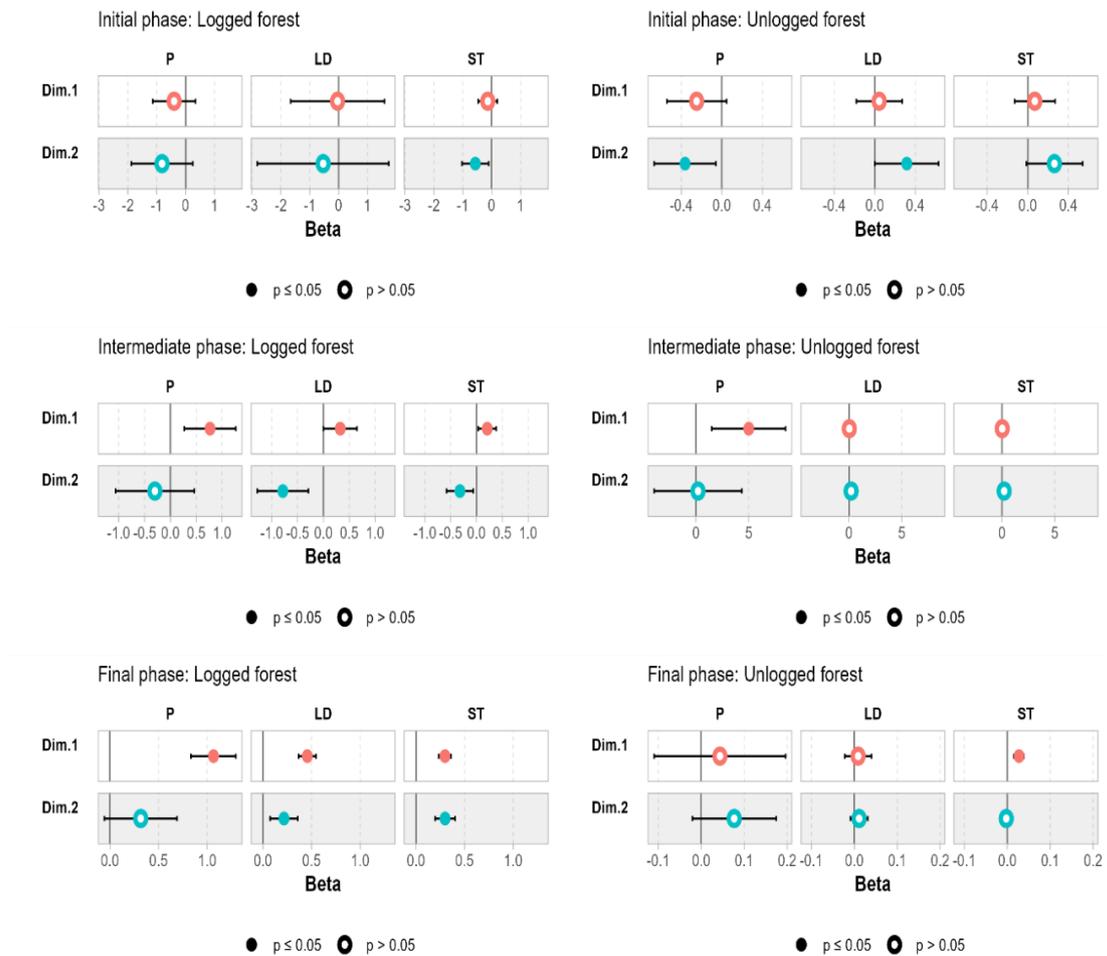


Figura 6: Modelo linear representando a relação entre Eixo 1 e Eixo 2 e a taxa de mortalidade por grupos ecológicos: Pioneiras (P), Demandantes de luz (LD), tolerantes à sombra (ST) nas florestas exploradas e não exploradas nas diferentes etapas de monitoramento.

Tabela 3. Cargas e variação explicadas pelos dois eixos principais de variação usando as variáveis explicativas da estrutura, da exploração, climáticas e do solo, registradas para as florestas exploradas e não exploradas.

Variáveis	Inicial				Intermedia				Final			
	Explorada		Não explorada		Explorada		Não explorada		Explorada		Não explorada	
	Dim.1	Dim.2	Dim.1	Dim.2	Dim.1	Dim.2	Dim.1	Dim.2	Dim.1	Dim.2	Dim.1	Dim.2
Abundancia	-0.20	-0.30	-0.42	0.53	-0.23	0.41	0.30			-0.41		0.60
G	-0.37	0.25	-0.36	0.64	-0.37		0.32	0.36				<b>0.72</b>
Hm	-0.17	0.54		<b>0.74</b>		-0.61		0.50		0.48		<b>0.74</b>
Hmax	-0.30	0.40		0.42	-0.26	-0.44	0.35		-0.23	0.41		0.69
IEv	0.44				0.37	0.33			0.36	-0.26		
AE	0.48				0.39	0.37			0.36	-0.29		
ABP	-0.24				-0.17				-0.23	0.21		
RAB	-0.41				-0.30	-0.35			-0.35	0.33		
Sand	<b>-0.70</b>	-0.63	<b>-0.97</b>		<b>-0.80</b>	0.39	<b>0.96</b>		<b>-0.94</b>	-0.23	<b>-0.92</b>	
Silite	0.29	<b>0.88</b>	<b>0.88</b>		0.56	<b>-0.77</b>	<b>-0.81</b>		0.62	<b>0.71</b>	<b>1.00</b>	
Clay	<b>0.74</b>	0.56	<b>0.95</b>		<b>0.81</b>	-0.31	<b>-0.96</b>		<b>0.96</b>		<b>0.86</b>	
TC	0.57	<b>0.79</b>	<b>0.86</b>		<b>0.76</b>	-0.59	<b>-0.78</b>		<b>0.84</b>	0.51	<b>0.97</b>	
Al	<b>0.70</b>	-0.28	-0.63	-0.52	0.58	0.44		-0.48	0.59	-0.54	<b>-0.73</b>	
P_Bray	0.64	-0.66	-0.47	-0.67	0.37	<b>0.82</b>	0.42	-0.34	0.33	<b>-0.87</b>	<b>-0.89</b>	
TEB	0.43			0.33	0.27	0.22	-0.31	0.58	0.42	-0.35		<b>-0.70</b>
CEC	<b>0.85</b>	0.47	0.69	-0.36	<b>0.92</b>	-0.19	-0.62	-0.64	<b>0.96</b>		<b>0.88</b>	
Mc	0.68	-0.17	-0.68	0.55	-0.46	<b>0.76</b>		<b>0.92</b>	-0.74	-0.65	<b>-0.97</b>	
Ms	0.62	-0.51		<b>-0.86</b>	<b>0.90</b>	0.35	<b>0.93</b>			<b>0.95</b>	<b>0.97</b>	
El_Niño	0.36	0.17		0.40	<b>0.91</b>		<b>0.81</b>			<b>0.83</b>	<b>0.97</b>	
La_Niña	<b>-0.93</b>	0.30	<b>0.89</b>		-0.44	0.23		<b>0.95</b>	0.32	<b>0.80</b>	<b>0.97</b>	
Tmin	<b>-0.88</b>		<b>0.80</b>		<b>-0.96</b>		<b>-0.80</b>	0.32	<b>-0.97</b>		<b>0.97</b>	
Tmax	<b>-0.74</b>	0.45	0.59	0.61	<b>-0.81</b>	-0.34	-0.52	<b>0.83</b>	<b>-0.79</b>	0.50	<b>0.97</b>	
TE	-0.56	-0.27			0.33	0.63			<b>0.88</b>	-0.37		
<b>Pv (%)</b>	<b>51.50</b>		<b>63.10</b>		<b>54.50</b>		<b>63.10</b>		<b>60.60</b>		<b>83.10</b>	

G= Área basal, Hm= Altura média, Hmax= Altura máxima, IEv= Intensidade de exploração, AE= Número de árvores exploradas, ABP= Área basal das árvores mortas pela exploração, RAB= Perda total da área basal pela exploração (árvores mortas + árvores exploradas), CT= Carbono total no solo, Al= Saturação por alumínio no solo, P\_Bray= Fosforo extraível (Bray), TEB= Bases trocáveis totais, CEC= Capacidade de troca catiônica, Mc= Meses chuvosos, Ms= Meses secos, El\_Niño= Eventos fortes de El Niño , La\_Niña= Eventos fortes de La Niña , Mc, Tmin= Temperatura mínima, Tmax= Temperatura máxima, TE= Tempo após a exploração, Pv%= Proporção da variância.



GRAY; SPIES; PABST, 2012; LIMA et al., 2018). Além disso, árvores altas com copas grandes também apresentam maior probabilidade de serem atingidas por raios (GORA et al., 2017) ou quedas causadas por tempestades ou causas naturais como o vento e chuvas fortes (ALEIXO et al., 2019; CANHAM; PAPAİK; LATTY, 2001; CARTER et al., 2017; FONTES; CHAMBERS; HIGUCHI, 2018; NELSON et al., 1994).

Para o estudo, as taxas de mortalidade anual para as florestas exploradas foram de 1,27, 1,49 e 0,75 % ano<sup>-1</sup> respectivamente na etapa inicial, intermediária e final de monitoramento. Para a floresta não explorada, as taxas foram de 1,04, 1,33 e 0,50 % ano<sup>-1</sup> respectivamente para cada etapa (Figura 3). A taxa de mortalidade normalmente varia de 1 a 3% ano<sup>-1</sup> para florestas não perturbadas, com taxas mais altas acima de 2,5 % ano<sup>-1</sup> para florestas após a exploração madeireira, incêndio ou tempestade (ALDER, 1995; ALDER et al., 2002). A mortalidade é maior nos primeiros anos pós-colheita (DE OLIVEIRA et al., 2019; RUTISHAUSER et al., 2015). Em florestas manejadas, encontram-se taxas de mortalidade de 2,6, 2,4 e 2,2% ano aos cinco, seis e onze anos após a colheita, respectivamente (SILVA et al., 1995). Outros autores acharam taxas de mortalidade de 2,4 % em tratamentos de baixa intensidade de exploração, e até 4,6 % em tratamentos de elevada intensidade (AMARAL et al., 2019). Para árvores com DAP  $\geq$  5 cm, encontraram uma taxa média de 3,2% ano<sup>-1</sup>, quatro anos após a exploração (D'OLIVEIRA; BRAZ, 2006). As taxas de mortalidade de árvores encontradas no meu estudo são mais baixas do que aquelas reportadas por outros.

Analisando a taxa de mortalidade das árvores remanescentes após exploração, nossos resultados mostraram que as espécies pioneiras e demandantes de luz morrem mais frequentemente. Observou-se que a mortalidade em pioneiras é maior na etapa intermediária e mais baixa na etapa final (1,11, 1,62 e 1,08 % ano<sup>-1</sup>). Também para as espécies demandantes de luz a taxa de mortalidade foi maior na etapa intermediária (1,25, 1,65 e 0,60 % ano<sup>-1</sup>). Para as espécies tolerantes à sombra, a taxa de mortalidade diminuiu sequencialmente desde a etapa inicial até a final (1,01, 0,96 e 0,42 % ano<sup>-1</sup>) (Figura 4). Estudos mostraram que geralmente as pioneiras são consideradas espécies de curta duração e rápido crescimento, tendendo a morrer mais cedo (ALDER et al., 2002). Manokaran e Kochummen (1987) encontraram taxas de mortalidade de 3,8% ano<sup>-1</sup> para espécies pioneiras e clímax tardias. Taxas altas de mortalidade em áreas exploradas também foram encontradas para espécies pioneiras – 4,4 % ano<sup>-1</sup>, seguidas por espécies tolerantes do sob-bosque entre 1,9 e 2,5 % ano<sup>-1</sup>, por Silva et al. (1996). Nas florestas deste estudo, as espécies pioneiras e demandantes de luz apresentaram maior taxa de

mortalidade na etapa intermediária, ou seja, logo após ter passado o período de impacto da exploração. Esse resultado pode indicar um efeito mais longo do que o já noticiado em outros estudos a respeito dos impactos da exploração seletiva. Além disso, o efeito é mais marcante em espécies pioneiras e demandantes de luz.

Os sítios das florestas deste estudo estão localizados em uma região relativamente extensa no centro-leste da Amazônia brasileira, mas a mortalidade de árvores em florestas exploradas e não exploradas mostrou estar fortemente influenciada pelas mesmas variáveis ambientais, principalmente pelas características físicas do solo e clima. As florestas tropicais são consideradas os ecossistemas mais dinâmicos, ricos em biodiversidade, carbono e produtividade quando comparado com os demais biomas florestais (PAN et al., 2011). Por tanto, qualquer perturbação nesse ecossistema impacta sua produtividade de maneira diferenciada e é influenciada diretamente pelas condições ambientais do sítio (JOHNSON et al., 2016). O mesmo foi observado em relação à mortalidade. Ainda assim, foram observadas pequenas mudanças nas variáveis importantes entre as diferentes etapas de monitoramento. Importante ressaltar que as variáveis estruturais, tais como altura média das árvores ou área basal da floresta, estiveram relacionadas à mortalidade das árvores apenas nos sítios não explorados.

Nessas florestas não exploradas, a mortalidade das árvores pioneiras e demandantes de luz foi influenciada também pela estrutura da floresta, principalmente pela altura das copas das outras árvores ao redor e a área basal. A competição por luz, água e nutrientes é uma das principais razões pelas quais as árvores vizinhas podem afetar a mortalidade (MCDOWELL et al., 2018; ROZENDAAL et al., 2020). À medida que as árvores vizinhas crescem mais alto, elas podem sombrear as árvores menores, reduzindo sua capacidade de fotossíntese (VELÁZQUEZ; WIEGAND, 2020). Importante destacar que as espécies pioneiras são geralmente de crescimento rápido e de vida mais curta (CHAO et al., 2008).

Estudos também indicam que a dinâmica de árvores em florestas tropicais, principalmente a mortalidade, o recrutamento e a produtividade, está correlacionada com os solos (QUESADA et al., 2012). Phillips et al. (2004), por exemplo, indicam que as árvores morrem e são recrutadas duas vezes mais rápido nos solos mais ricos do sul e oeste da Amazônia do que nos solos mais pobres da Amazônia oriental e central. As variações na estrutura e nas funções das florestas na região foram correlacionadas com variações nas propriedades edáficas, principalmente como a profundidade, a textura, a topografia e a anoxia do solo (QUESADA et al., 2012). Níveis com alta concentração de

cátions e fósforo no solo desfavorecem o crescimento das árvores (QUESADA et al., 2010, 2012), produzindo um impacto adverso nas suas funções e aumentando a probabilidade de mortalidade (SCHOENHOLTZ; MIEGROET; BURGER, 2000).

Também nas florestas exploradas, independentemente da etapa de monitoramento, as taxas de mortalidade nos diferentes grupos ecológicos estiveram influenciadas principalmente pela variação no teor de areia argila e silte no solo. Geralmente os solos arenosos são de baixa fertilidade (LAURANCE et al., 1999; SANCHEZ, 2019), o que reduziria também o crescimento das árvores (QUESADA et al., 2009). Mas, solos com uma proporção adequada de areia podem ser bem drenados, especialmente em áreas com muita chuva (KOBÉ; LIKENS; EAGAR, 2011; LAURANCE et al., 1999). A maior mortalidade de árvores foi relacionada ao relevo mais baixo e predominância de solos arenosos, além do lençol freático raso nos baixões e grotas das florestas de terra firme, o que proporcionam baixa aderência e impedem que as raízes penetrem profundamente no solo (MADELAINÉ et al., 2007), ainda assim a mortalidade nesse tipo de solo não teve relação com grupos ecológicos, todas as espécies têm o mesmo risco de mortalidade (ARELLANO et al., 2019).

Meu estudo determinou que a mortalidade das árvores dos diferentes grupos ecológicos são sensíveis a eventos extremos do clima, como, por exemplo, a ocorrência de meses secas prolongadas, eventos fortes de *El Niño* e *La Niña* e às temperaturas extremas. Estudos já tem demonstrado que a mortalidade das árvores em florestas tropicais estão associadas às mudanças do clima, sobretudo com o aumento e duração da estação seca (ADAMS et al., 2017; ALEIXO et al., 2019; BERENQUER et al., 2021; ESQUIVEL-MUELBERT et al., 2020; PHILLIPS et al., 2010), chuvas e temperaturas mais altas (ALLEN et al., 2010), assim como eventos extremos de El Niño (ALEIXO et al., 2019; BERENQUER et al., 2021; LEITOLD et al., 2018).

Importante destacar neste estudo que a variável relacionada com a taxa de mortalidade de árvores e a exploração florestal apenas foi o *tempo após exploração*, principalmente na etapa final de monitoramento. Outros estudos têm demonstrado que uma alta mortalidade de árvores é evidenciada sempre nos primeiros anos logo após a exploração florestal (DE AVILA et al., 2017; DE OLIVEIRA et al., 2019; RUTISHAUSER et al., 2015). Geralmente a mortalidade das árvores danificadas pela exploração é maior do que as árvores não danificadas imediatamente após a exploração (MAZZEI et al., 2010). As árvores danificadas apresentam maiores taxas de mortalidade mesmo após décadas da exploração, e as árvores que sobrevivem crescem lentamente (SHENKIN et al., 2015). Isso

somado a outras variáveis do solo e clima que amplificam a mortalidade de árvores nos diferentes grupos ecológicos de espécies e indicam, assim como encontrado no meu estudo, que a exploração tem efeito na mortalidade das árvores ao longo prazo.

A complexidade das interações entre a riqueza de espécies, as características do solo e a mortalidade das árvores em diferentes sítios de florestas desempenham papel significativo na dinâmica das florestas como evidenciado pela variação na riqueza de espécies entre os sítios explorados e não explorados. As diferentes florestas estudadas mantêm espécies exclusivas, como também compartilham um número considerável de espécies, sugerindo a existência de um núcleo comum de biodiversidade. Assim, ressalta-se a necessidade de abordagens de manejo florestal que considerem não apenas a diversidade de espécies, mas também as características do solo, pois ambos desempenham papéis interligados na manutenção e na resiliência dos ecossistemas florestais. Em última análise, a compreensão dessas interações complexas é fundamental para a conservação eficaz da biodiversidade e para o manejo sustentável das florestas em um contexto de mudanças ambientais globais.

## **5. CONCLUSÃO**

O estudo revelou que as taxas de mortalidade para as árvores remanescentes variaram em diferentes etapas de monitoramento das florestas exploradas e não exploradas. Nas florestas exploradas, a taxa de mortalidade foi geralmente mais alta na fase intermediária de monitoramento após a exploração, diferentemente do que é noticiado pela literatura científica.

Existe uma ampla complexidade na interação entre as características do solo, clima e estrutura da floresta com a ecologia da mortalidade das árvores. Essas interações desempenham papel importante na dinâmica das florestas exploradas e não exploradas e devem ser consideradas na gestão e conservação desses ecossistemas, especialmente diante de eventos climáticos extremos e práticas de manejo florestal ao longo prazo.

As diferenças de riqueza de espécies entre os sítios explorados e não explorados indicam a necessidade de estratégias de conservação adaptadas a contextos específicos, visando a proteção da diversidade biológica e a promoção de práticas de manejo sustentável. Essas informações destacam a complexidade das relações entre a biodiversidade, o solo e a dinâmica florestal, bem como a importância de estudos detalhados em ecossistemas específicos.

Os resultados fornecem informações importantes sobre os processos de

mortalidade das árvores em diferentes grupos ecológicos ao longo de décadas de monitoramento de florestas manejadas na Amazônia centro-leste brasileira. Essas descobertas têm implicações significativas para a sustentabilidade do manejo florestal e para a preservação desses ecossistemas vitais diante dos desafios das mudanças climáticas e da exploração humana.

## 6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

ADAMS, H. D. et al. A multi-species synthesis of physiological mechanisms in drought-induced tree mortality. **Nature Ecology & Evolution** **2017** **1:9**, v. 1, n. 9, p. 1285–1291, 7 ago. 2017.

ALDER, D. **Growth modelling for mixed tropical forests**. [s.l.] Oxford Forestry Institute, University of Oxford, 1995.

ALDER, D. et al. A comparison of species growth rates from four moist tropical forest regions using increment-size ordination. **International Forestry Review**, v. 4, n. 3, p. 196–205, 2002.

ALDER, D.; SILVA, J. N. M. An empirical cohort model for management of Terra Firme forests in the Brazilian Amazon. **Forest Ecology and Management**, v. 130, n. 1–3, p. 141–157, 1 maio 2000.

ALEIXO, I. et al. **Amazonian rainforest tree mortality driven by climate and functional traits**. **Nature Climate Change** Nature Publishing Group, , 2019.

ALLEN, C. D. et al. A global overview of drought and heat-induced tree mortality reveals emerging climate change risks for forests. **Forest Ecology and Management**, v. 259, n. 4, p. 660–684, 5 fev. 2010.

ALLEN, C. D.; BRESHEARS, D. D.; MCDOWELL, N. G. On underestimation of global vulnerability to tree mortality and forest die-off from hotter drought in the Anthropocene. **Ecosphere**, v. 6, n. 8, p. 1–55, 2015.

ALVARES, C. A. et al. Köppen’s climate classification map for Brazil. **Meteorologische Zeitschrift**, v. 26, n. 6, p. 711–728, 2013.

AMARAL, M. R. M. et al. Dynamics of tropical forest twenty-five years after experimental logging in central amazon mature forest. **Forests**, 2019.

ARCHAMBEAU, J. et al. Similar patterns of background mortality across Europe are mostly driven by drought in European beech and a combination of drought and competition in Scots pine. **Agricultural and Forest Meteorology**, v. 280, p. 107772, 2020.

ARELLANO, G. et al. Crown damage and the mortality of tropical trees. **New Phytologist**, v. 221, n. 1, p. 169–179, 1 jan. 2019.

ASNER, G. P. et al. Remote sensing of selective logging in Amazonia: Assessing

limitations based on detailed field observations, Landsat ETM+, and textural analysis. **Remote Sensing of Environment**, v. 80, n. 3, p. 483–496, 2002.

BECKER, R. The new S language. 2018.

BERENGUER, E. et al. Tracking the impacts of El Niño drought and fire in human-modified Amazonian forests. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 118, n. 30, p. e2019377118, 27 jul. 2021.

BRIENEN, R. J. W. et al. Long-term decline of the Amazon carbon sink. **Nature**, v. 519, n. 7543, p. 344–348, 2015.

BUGMANN, H. et al. Tree mortality submodels drive simulated long-term forest dynamics: assessing 15 models from the stand to global scale. **Ecosphere**, v. 10, n. 2, p. e02616, 2019.

CANHAM, C. D.; PAPAİK, M. J.; LATTY, E. F. Interspecific variation in susceptibility to windthrow as a function of tree size and storm severity for northern temperate tree species. **Canadian Journal of Forest Research**, v. 31, n. 1, p. 1–10, 2001.

CARTER, D. R. et al. Reserve tree mortality in two expanding-gap silvicultural systems 20 years after establishment in the Acadian forest of Maine, USA. **Forest Ecology and Management**, v. 389, p. 149–157, 1 abr. 2017.

CARVALHO, J. DE. **Structure and dynamics of a logged over Brazilian Amazonian rain forest**. [s.l.] Oxford University,(RU), 1992.

CAYUELA, L. et al. Taxonstand: An r package for species names standardisation in vegetation databases. **Methods in Ecology and Evolution**, v. 3, n. 6, p. 1078–1083, dez. 2012.

CAYUELA, L., OKSANEN, J., CAYUELA, M. L. **Package ‘Taxonstand’**. Disponível em: <<http://cran.irsn.fr/web/packages/Taxonstand/Taxonstand.pdf>>. Acesso em: 4 fev. 2021.

CHAO, K. J. et al. Growth and wood density predict tree mortality in Amazon forests. **Journal of Ecology**, v. 96, n. 2, p. 281–292, 2008.

CHAO, K.-J. et al. How do trees die? Mode of death in northern Amazonia. **Journal of Vegetation Science**, v. 20, n. 2, p. 260–268, 2009.

CORE, T. R. **R: The R Project for Statistical Computing**. R Foundation for Statistical Computing Vienna, Austria, 2021.

COSTA, D. H. M.; CARVALHO, J. O. P. DE; SILVA, J. N. M. Dinâmica da composição florística após a colheita de madeira em uma área de terra firme na Floresta Nacional do Tapajós (PA). **Revista de Ciências Agrárias**, n. 30, p. 67–90, 2002.

D’ARACE, L. M. B. et al. O manejo florestal como estratégia para mitigar os impactos da exploração florestal. **Revista Ibero-Americana de Ciências Ambientais**, v. 10, n. 6, p. 32–42, 2019.

- DE AVILA, A. L. et al. Recruitment, growth and recovery of commercial tree species over 30 years following logging and thinning in a tropical rain forest. **Forest Ecology and Management**, v. 385, p. 225–235, 1 fev. 2017.
- DE AZEVEDO, C. P. et al. Eficiência de tratamentos silviculturais por anelamento na floresta do Jari, Amapá. **FLORESTA**, v. 42, n. 2, p. 315, 2011.
- DE OLIVEIRA, E. K. B. et al. Monitoramento da estrutura e caracterização ecológica em floresta tropical manejada na Amazônia Brasileira CIÊNCIAS FLORESTAIS (FOREST SCIENCES). **Rev. Bras. Cienc. Agrar**, v. 6867, n. 4, 2019.
- DIETZE, M. C.; MOORCROFT, P. R. Tree mortality in the eastern and central United States: Patterns and drivers. **Global Change Biology**, v. 17, n. 11, p. 3312–3326, 2011.
- DIONISIO, L. F. S. et al. Mortality of stocking commercial trees after reduced impact logging in eastern Amazonia. **Forest Ecology and Management**, v. 401, p. 1–7, 2017.
- D'OLIVEIRA, M. V. N. et al. Twenty years monitoring growth dynamics of a logged tropical forest in Western Amazon. **Pesquisa Florestal Brasileira**, v. 37, n. 92, p. 493–502, 2017.
- D'OLIVEIRA, M. V. N.; BRAZ, E. M. Forest dynamics study of the managed forest of the PC Peixoto Communit forest management project in western Amazon. **Acta Amazonica**, v. 36, n. 2, p. 177–182, 2006.
- ESQUIVEL-MUELBERT, A. et al. Tree mode of death and mortality risk factors across Amazon forests. **Nature Communications**, v. 11, n. 5515, 2020.
- FARGEON, H. et al. Vulnerability of Commercial Tree Species to Water Stress in Logged Forests of the Guiana Shield. **Forests**, v. 7, n. 12, p. 105, 2016.
- FICK, S. E.; HIJMANS, R. J. WorldClim 2: new 1-km spatial resolution climate surfaces for global land areas. **International Journal of Climatology**, v. 37, n. 12, p. 4302–4315, 1 out. 2017.
- FONTES, C. G.; CHAMBERS, J. Q.; HIGUCHI, N. Revealing the causes and temporal distribution of tree mortality in Central Amazonia. **Forest Ecology and Management**, v. 424, p. 177–183, 15 set. 2018.
- GORA, E. M. et al. Effects of lightning on trees: A predictive model based on in situ electrical resistivity. **Ecology and Evolution**, v. 7, n. 20, p. 8523–8534, 2017.
- GRAY, A. N.; SPIES, T. A.; PABST, R. J. Canopy gaps affect long-term patterns of tree growth and mortality in mature and old-growth forests in the Pacific Northwest. **Forest Ecology and Management**, v. 281, p. 111–120, 2012.
- HARRIS, I. et al. Updated high-resolution grids of monthly climatic observations - the CRU TS3.10 Dataset. **International Journal of Climatology**, v. 34, n. 3, p. 623–642, 15 mar. 2014.
- HAWTHORNE, W. D. et al. Logging scars in Ghanaian high forest: Towards improved models for sustainable production. **Forest Ecology and Management**, v. 271, p. 27–36,

1 maio 2012.

HURST, J. M. et al. Size-Specific Tree Mortality Varies with Neighbourhood Crowding and Disturbance in a Montane *Nothofagus* Forest. **PLoS ONE**, v. 6, n. 10, p. e26670, 2011.

IBGE - INSTITUTO BRASILEIRO DE GEOGRAFIA E ESTATÍSTICA. **Manual técnico da vegetação brasileira: sistema fitogeográfico, inventário das formações florestais e campestres, técnicas e manejo de coleções**. Second ed. Rio de Janeiro.: IBGE, 2012.

JOHNSON, M. O. et al. Variation in stem mortality rates determines patterns of above-ground biomass in Amazonian forests: implications for dynamic global vegetation models. **Global Change Biology**, v. 22, n. 12, p. 3996–4013, 2016.

KASSAMBARA, A.; MUNDT, F. **Package “factoextra” Type Package Title Extract and Visualize the Results of Multivariate Data Analyses, 2017**. Disponível em: <<https://github.com/kassambara/factoextra/issues>>. Acesso em: 9 jun. 2020.

KOBE, R. K.; LIKENS, G. E.; EAGAR, C. Tree seedling growth and mortality responses to manipulations of calcium and aluminum in a northern hardwood forest. **Canadian Journal of Forest Research**, v. 32, n. 6, p. 954–966, 2011.

KUNSTLER, G. et al. Plant functional traits have globally consistent effects on competition. **Nature**, v. 529, n. 7585, p. 204–207, 2016.

LAURANCE, W. F. et al. Relationship between soils and Amazon forest biomass: a landscape-scale study. **Forest Ecology and Management**, v. 118, n. 1–3, p. 127–138, 14 jun. 1999.

LAW, D. J. et al. Bioclimatic envelopes for individual demographic events driven by extremes: Plant mortality from drought and warming. **International Journal of Plant Sciences**, v. 180, n. 1, p. 53–62, 2019.

LÊ, S. et al. FactoMineR: An R Package for Multivariate Analysis. **JSS Journal of Statistical Software**, v. 25, 2008.

LEITOLD, V. et al. El Niño drought increased canopy turnover in Amazon forests. **New Phytologist**, v. 219, n. 3, p. 959–971, 1 ago. 2018.

LEWIS, S. L. et al. Tropical forest tree mortality, recruitment and turnover rates: Calculation, interpretation and comparison when census intervals vary. **Journal of Ecology**, v. 92, n. 6, p. 929–944, dez. 2004.

LIMA, B. DE A. et al. Estrutura e dinâmica florestal sob efeito do manejo madeireiro na FLONA Tapajós. **Advances in Forestry Science**, v. 5, n. 4, p. 437–443, 2018.

MADELAINE, C. et al. Mortality and recruitment in a lowland tropical rain forest of French Guiana: effects of soil type and species guild. **Journal of Tropical Ecology**, v. 23, n. 3, p. 277–287, maio 2007.

MANOKARAN, N.; KOCHUMMEN, M. K. Recruitment, growth and mortality of tree

species in a lowland dipterocarp forest in Peninsular Malaysia. **Journal of Tropical Ecology**, v. 3, n. 4, p. 315–330, 1987.

MARIMON, B. S. et al. Drought generates large, long-term changes in tree and liana regeneration in a monodominant Amazon forest. **Plant Ecology**, p. 1–15, 2020.

MARTINS, E. et al. Avaliação dos danos causados pela exploração florestal à vegetação remanescente, em florestas naturais. **Cerne**, v. 3, p. 14– 24., 1997.

MAZZEI, L. et al. Above-ground biomass dynamics after reduced-impact logging in the Eastern Amazon. **Forest Ecology and Management**, v. 259, n. 3, p. 367–373, 25 jan. 2010.

MCDOWELL, N. et al. **Drivers and mechanisms of tree mortality in moist tropical forests**. **New Phytologist** Blackwell Publishing Ltd, , 2018.

NELSON, B. W. et al. Forest disturbance by large blowdowns in the Brazilian Amazon. **Ecology**, v. 75, n. 3, p. 853–858, 1994.

OLIVEIRA, L. C. DE et al. Exploração florestal e eficiência dos tratamentos silviculturais realizados em uma área de 136ha na Floresta Nacional do Tapajós, Belterra - Pará. **Revista de Ciências Agrárias Amazonian Journal of Agricultural and Environmental Sciences**, v. 46, n. 1, p. 195–214, 2006.

PAN, Y. et al. A large and persistent carbon sink in the world's forests. **Science**, v. 333, n. 6045, p. 988–993, 19 ago. 2011.

PHILLIPS, O. L. et al. Pattern and process in Amazon tree turnover, 1976-2001. **Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences**, v. 359, n. 1443, p. 381–407, 2004.

PHILLIPS, O. L. et al. Drought–mortality relationships for tropical forests. **New Phytologist**, v. 187, n. 3, p. 631–646, 2010.

QUESADA, C. et al. Variations in chemical and physical properties of Amazon forest soils in relation to their genesis. **bg.copernicus.org**, v. 7, p. 1515–1541, 2010.

QUESADA, C. A. et al. Regional and large-scale patterns in Amazon forest structure and function are mediated by variations in soil physical and chemical properties. **Biogeosciences Discussions**, v. 6, n. 2, p. 3993–4057, 2009.

QUESADA, C. A. et al. Basin-wide variations in Amazon forest structure and function are mediated by both soils and climate. **Biogeosciences**, v. 9, n. 6, p. 2203–2246, 2012.

RASCHE, L.; FAHSE, L.; BUGMANN, H. Key factors affecting the future provision of tree-based forest ecosystem goods and services. **Climatic Change**, v. 118, n. 3–4, p. 579–593, 2013.

REIS, P. C. M. DOS et al. **Lecythidaceae Encontradas na Floresta de Moju, Pará**. Belém, PA: Embrapa Amazônia Oriental, 2016., , 2016a.

REIS, L. P. et al. Prognosis on the diameter of individual trees on the eastern region of

the amazon using artificial neural networks. **Forest Ecology and Management**, v. 382, p. 161–167, 2016b.

REIS, L. P. et al. Estimation of mortality and survival of individual trees after harvesting wood using artificial neural networks in the amazon rain forest. **Ecological Engineering**, v. 112, p. 140–147, 2018.

RODRIGUES, T. E. et al. **Caracterização e classificação dos solos do município de Paragominas, Estado do Pará**. Belém: Embrapa Amazônia Orienta 1- Documentos (INFOTECA-E), 2003.

ROZENDAAL, D. M. A. et al. Competition influences tree growth, but not mortality, across environmental gradients in Amazonia and tropical Africa. **Ecology**, p. 1;11, 2020a.

RUIZ-BENITO, P. et al. Patterns and Drivers of Tree Mortality in Iberian Forests: Climatic Effects Are Modified by Competition. **PLoS ONE**, v. 8, n. 2, p. e56843, 2013.

RUTISHAUSER, E. et al. Rapid tree carbon stock recovery in managed Amazonian forests. **Current Biology**, v. 25, n. 18, p. R787–R788, 2015.

SANCHEZ, P. A. **Properties and Management of Soils in the Tropics**. Cambridge, UK; New York: NY: Cambridge University Press, 2019.

SANTOS, H. G. DOS et al. **Sistema brasileiro de classificação de solos**. Brasília, DF: Embrapa, 2018.

SCHOENHOLTZ, S. H.; MIEGROET, H. VAN; BURGER, J. A. **A review of chemical and physical properties as indicators of forest soil quality: Challenges and opportunities**. **Forest Ecology and Management** Elsevier, , 1 nov. 2000.

SHEIL, D.; BURSLEM, D. F.; ALDER, D. The interpretation and misinterpretation of mortality rate measures. **Journal of Ecology**, v. 83, n. 2, p. 331–333, 1995.

SHEIL, D.; MAY, R. M. Mortality and recruitment rate evaluations in heterogeneous tropical forests. **Journal of ecology**, v. 84, n. 1, p. 91–100, 1996.

SHENKIN, A. et al. Fates of trees damaged by logging in Amazonian Bolivia. **Forest Ecology and Management**, v. 357, p. 50–59, 1 dez. 2015.

SILVA, J. N. M. et al. Growth and yield of a tropical rain forest in the Brazilian Amazon 13 years after logging. **Forest Ecology and Management**, v. 71, n. 3, p. 267–274, 1995.

SILVA, J. N. M. et al. Growth and yield studies in the Tapajós region, Central Brazilian Amazon. **The Commonwealth Forestry Review**, v. 75, n. 4, p. 325–329, 1996.

SWAINE, M. D.; WHITMORE, T. C. On the definition of ecological species groups in tropical rain forests. **Vegetatio**, v. 75, n. 1–2, p. 81–86, 1988.

TRITSCH, I. et al. Multiple Patterns of Forest Disturbance and Logging Shape Forest Landscapes in Paragominas, Brazil. **Forests**, v. 7, n. 12, p. 315, 2016.

VELÁZQUEZ, E.; WIEGAND, T. Competition for light and persistence of rare light-

demanding species within tree-fall gaps in a moist tropical forest. **Ecology**, v. 101, n. 7, p. e03034, 1 jul. 2020.

WHITMORE, T. C. Canopy gaps and the two major groups of forest trees. **Ecology**, v. 70, n. 3, p. 536–538, 1989a.

WHITMORE, T. C. Changes Over Twenty-One Years in the Kolombangara Rain Forests. **The Journal of Ecology**, v. 77, n. 2, p. 469, jun. 1989b.

### CAPÍTULO III

#### RITMO DE CRESCIMENTO DIAMÉTRICO DAS ÁRVORES APÓS EXPLORAÇÃO FLORESTAL NA AMAZÔNIA BRASILEIRA

**Resumo:** A previsão do crescimento das árvores ainda é um desafio para a ciência florestal. A grande riqueza de espécies, de comportamentos ecológicos e de suas interações com o clima e o solo dificultam a previsão e o entendimento do crescimento das árvores em florestas exploradas. Neste capítulo, interessei-me pelo estudo das variáveis de solo, de clima e da exploração que influenciam no ritmo de crescimento diamétricos nas espécies de árvores após exploração florestal. Os principais objetivos foram: a) estabelecer grupos de espécies considerando dados com grande amplitude longitudinal (mais de 30 anos de monitoramento); b) modelar o ritmo de crescimento diamétrico de árvores em diferentes agrupamentos de espécies; c) estudar a relação dos parâmetros de solo, clima e da exploração florestal no incremento das árvores. Foram avaliadas 166 parcelas permanentes, contendo 66.182 observações (árvores x medições) correspondente a 17.440 indivíduos e 642 espécies. Todas as árvores com DAP maior ou igual a 20 cm foram incluídas no estudo. Foram obtidos 10 grupos de espécies estatisticamente diferentes entre si considerando o incremento individual e o maior DAP de cada população de espécie. O agrupamento de espécies com base nas características ecológicas de crescimento e do tamanho das maiores árvores é relevante para o manejo sustentável das florestas, permitindo a adoção de práticas adequadas para a conservação dos recursos florestais. O modelo de crescimento utilizado, conhecido como CAFOGROM, revelou a heterogeneidade no crescimento das espécies influenciadas por fatores como luz, nutrientes e competição. As propriedades do solo, como teor de areia, silte, carbono total, alumínio e bases trocáveis totais, o fósforo extraível e a capacidade de troca de catiônica, podem tanto acelerar quanto limitar o crescimento das árvores, dependendo da espécie, embora sem relação direta com um determinado grupo ecológico ou tamanho das árvores. O monitoramento contínuo e a análise de dados de longo prazo são essenciais para compreender os padrões de crescimento e tomar decisões informadas para a conservação, para a exploração seletiva e o manejo adequado das florestas diante de mudanças climáticas e práticas de manejo.

**Palavras-chave:** Crescimento de árvores; grupos ecológicos; solo; clima; manejo florestal; CAFOGROM.

## 1. INTRODUÇÃO

O manejo de florestas tropicais é uma atividade produtiva que permite e estimula o desenvolvimento local e regional, além de garantir a legalidade e a sustentabilidade da produção de madeira ao longo do tempo (REIS et al., 2015, 2016; SABOGAL et al., 2006). Estudos demonstraram que a extração seletiva é reconhecida como um dos usos da terra que mantém a biodiversidade e conserva os ecossistemas próximos às florestas intactas (GIBSON et al., 2011; PUTZ et al., 2012) e conserva os estoques de carbono e os serviços ambientais das florestas tropicais (EDWARDS et al., 2014). No entanto, ainda é difícil prever com precisão a capacidade das florestas tropicais em recuperar seu volume de madeira após a exploração e a sustentabilidade da produção ao longo prazo (PIPONIOT et al., 2018, 2019). A alta intensidade de exploração de madeira nas florestas tropicais reduz o estoque e limita a oferta de madeira ao curto prazo (PIPONIOT et al., 2019), isso somado a lenta recuperação de madeira de espécies valiosas que limita a produção para o segundo corte (REATEGUI-BETANCOURT et al., 2023).

Em um ecossistema florestal, as árvores competem por luz e espaço, grandes árvores morrem e liberam espaço na floresta estimulando o crescimento de árvores vizinhas e o estabelecimento de jovens árvores (ESQUIVEL-MUELBERT et al., 2020; HUTH; DITZER, 2000; SOAMANDAUGH, 2017). Em florestas manejadas, a competição por esses recursos diminui imediatamente após a exploração devido a retirada de árvores do dossel. Esse processo acelera o crescimento dos indivíduos remanescentes e o recrutamento de novas árvores (DWYER; FENSHAM; BUCKLEY, 2010; FARGEON et al., 2016). O crescimento depende da competição entre árvores pelos recursos até certo ponto de equilíbrio de fechamento do dossel da floresta (DWYER; FENSHAM; BUCKLEY, 2010) e das condições de ciclagem de nutrientes e fertilidade do local (LEXERØD, 2005; YANG; HUANG, 2015).

A mudança na estrutura da floresta, como, por exemplo, através de modificações na área basal e na densidade de indivíduos com a aplicação de desbastes, tem efeito significativo na redução da competição entre indivíduos afetando diretamente no crescimento das árvores remanescentes (KUEHNE et al., 2015). Tratamentos silviculturais, como a eliminação de cipós, também podem acelerar o crescimento de árvores (BEZERRA et al., 2018). O crescimento de uma floresta manejada depende das espécies e das suas distribuições diamétricas remanescentes (BRAZ et al., 2012). A redução do crescimento ao longo prazo em florestas manejadas pode indicar também a

necessidade de se aplicar desbaste na floresta devido ao aumento da competição entre jovens indivíduos recrutados após a exploração (COSTA; SILVA; CARVALHO, 2008).

O crescimento de árvores resulta da interação entre condições ambientais extrínsecas, como clima e solos, e estratégias intrínsecas de história de vida das espécies, como competição por recursos e densidade da madeira (CHAO et al., 2008). A interação entre gradientes de clima e a competição entre espécies são importantes fatores para analisar o crescimento das florestas. A grande possibilidade de interações entre esses processos torna imprecisa as previsões da dinâmica das espécies (CLARK et al., 2014; ESQUIVEL-MUELBERT et al., 2020). O clima tem forte influência sobre o crescimento das árvores e florestas: chuvas abundantes, período de seca curto e atenuado e temperaturas mais altas levam a maiores taxas de crescimento das árvores (TOLEDO et al., 2011). Importante salientar que as previsões dos modelos climáticos sugerem aumento do risco de secas nas regiões tropicais nas próximas décadas e uma possível perda do crescimento das florestas (BURBAN et al., 2016; CORLETT, 2016; SULLIVAN et al., 2020).

A previsão futura do crescimento das árvores ainda é um desafio em parte pela enorme variabilidade na mortalidade temporal, regional e local, de acordo com o tamanho da árvore e outras características da floresta (MCDOWELL et al., 2018). O crescimento varia entre grupos de espécies, tamanhos e idades (AUBRY-KIENTZ et al., 2015; BENNETT et al., 2015; BURBAN et al., 2016). Vários tipos de modelos foram desenvolvidos para melhor descrição e compreensão da dinâmica dos ecossistemas florestais, ou para a geração e avaliação de alternativas de manejo (BOTKIN, 1993; BURKHART; TOMÉ, 2012a; MENDOZA, 2006; PRETZSCH, 2009). Alguns exemplos são os modelos de árvores individuais, tabelas de povoamento ou de rendimento empírico para diferentes espécies, modelos de classes de diâmetro, de corte, de clareiras (ecofisiológicos), ou ainda modelos de mudança de paisagem. Esses modelos permitem testar estratégias de manejo e a aplicação de tratamentos silviculturais em florestas naturais (CLUTTER et al., 1983; PRETZSCH, 2009).

O CAFOGROM é um exemplo de modelo de coorte em que o crescimento é simulado alterando os parâmetros de corte em resposta à ecologia das espécies e à competição entre árvores no povoamento (ALDER, 1995). O modelo foi testado comparando o seu comportamento geral com as características esperadas e conhecidas de crescimento de uma floresta natural. O modelo se mostrou sensível a parâmetros como grupos de espécies e mortalidade de árvores, que, segundo os autores podem ser refinados

ou melhorados (ALDER, 2011; ALDER; SILVA, 2000). A maioria dos modelos de crescimento ainda apresentam limitações, parâmetros como o recrutamento e a mortalidade das árvores são sensíveis no espaço e no tempo e tendem a subestimar a passagem de árvores para as classes de diâmetro grande ou para árvores dominantes ou ainda subestimar a altura para certas espécies (ALDER; SILVA, 2000; BURKHART; TOMÉ, 2012b; HUTH; DITZER, 2000). Além disso, a alta diversidade de espécies em florestas tropicais mistas ainda dificulta o desenvolvimento de modelos dinâmicos florestais, sendo a mais conveniente a construção de grupos de espécies mediante a estratégia de processos dinâmicos (GOURLET-FLEURY et al., 2005).

Neste capítulo, os principais objetivos foram: a) estabelecer grupos de espécies considerando dados com grande amplitude longitudinal (mais de 30 anos de monitoramento); b) modelar o incremento diamétrico de árvores em diferentes agrupamentos; c) estudar a relação dos parâmetros de solo, clima e da exploração no incremento das árvores. As hipóteses planteadas foram: a) os agrupamentos estabelecidos a partir de critérios de dinâmica e da estrutura das populações são diferentes daqueles definidos pela definição clássica de espécies pioneiras, demandantes de luz e tolerantes à sombra; b) em florestas exploradas, as variáveis de clima e solo influenciam nos incrementos diamétricos de todos os agrupamentos de espécies.

## **2. MATERIAL E MÉTODOS**

### **2.1. Localização e descrição da área de estudo**

Os dados usados são provenientes de cinco áreas experimentais de exploração florestal monitoradas pela Embrapa Amazônia Oriental, estabelecidas no Estado de Pará e Amapá, Brasil. As áreas são conhecidas como: Jari, km 114, km 67, Moju e Peteco (Figura 1). Cada uma das áreas está descrita no capítulo 2.

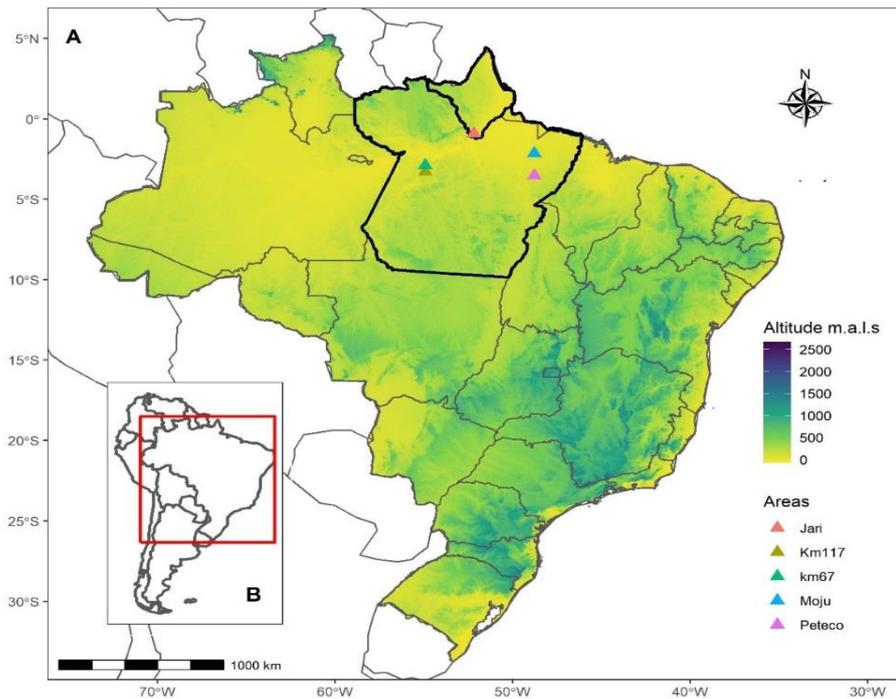


Figura 1. Localização das áreas experimentais de manejo florestal da Embrapa Amazônia Oriental, Brasil.

Os períodos de inventário após exploração foram diferentes em cada área experimental. No sítio “Jari”, a primeira medição foi realizada em 1984, a exploração ocorreu em 1985 e após a exploração o sítio foi monitorado em 1986, 1988, 1990, 1994, 1996, 2004 e 2011. Ao total, o período de avaliação é de 26 após a exploração. No sítio “km 114”, a primeira medição foi realizada um ano antes da exploração, em 1981, e após a exploração que ocorreu em 1982, as medições foram feitas em 1983, 1987, 1989, 1995, 2003, 2008, 2012. O sítio apresenta período de monitoramento de 30 anos. No sítio “km 67” foram realizados inventários após a exploração nos anos de 1981, 1982, 1983, 1985, 1987, 1992, 1997, 2007, 2012, 2014. A floresta explorada apresenta 33 anos de monitoramento após exploração. Em “Moju”, a exploração florestal ocorreu em 1997, e o sítio possui medições contínuas nos anos de 1998, 2004, 2010 e 2015; apresentando período de 18 anos após exploração. Finalmente, no sítio “Peteco”, a primeira medição foi realizada antes da exploração no ano de 2003 e após exploração nos anos de 2004, 2007, 2008, 2011, tendo período de avaliação de até 8 anos (Figura 2). Todos os sítios têm parcelas testemunhas de floresta não explorada que foram medidas nos mesmos intervalos, com exceção do sítio “km 67”, que as parcelas testemunhas foram estabelecidas em 2008 e medidas em 2012 e 2014 e do sítio “Moju” que não possui parcelas testemunhas (Figura 2).



### 2.3.2. Agrupamento de espécies

No presente estudo, para a agregação das espécies, aplicou-se o método baseado em dois parâmetros proposto por Alder (2011) e Alder et al. (2002; 2012), utilizando-se as seguintes informações: incremento diamétrico médio da espécie e maior DAP da espécie. Primeiramente, calculou-se o incremento diamétrico das espécies proveniente da média do incremento obtido de todos os períodos de medição após a exploração. O DAP utilizado é aquele que representa o diâmetro da árvore localizada no percentil 0,95 da distribuição dos diâmetros de toda a população, incluindo-se parcelas em florestas exploradas (46 parcelas permanentes) e não exploradas. Esse DAP representaria o diâmetro máximo das grandes árvores para cada espécie. Evitou-se utilizar o maior DAP de cada espécie registrado nos inventários para não incluir árvores relíquias ou únicas. O DAP no percentil 0,95 representaria assim o potencial de crescimento possível de todas as árvores da população da espécie. Esse tipo de agrupamento, com base nos parâmetros estruturais e em processos da dinâmica da floresta, é recomendado para a modelagem das florestas tropicais exploradas (GOURLET-FLEURY et al., 2005).

Os agrupamentos foram feitos a partir do método *k*-means, método de algoritmo de aprendizado não supervisionado que visa particionar as espécies em *k* grupos de forma que a soma dos quadrados dos agrupamentos seja minimizada. Os grupos *k*-means são estabelecidos com base na média do centroide, em que cada espécie pertence ao grupo mais próximo possível de um determinado grupo. Para isso, usou-se a função *kmeans* do pacote “*stats*” do programa R (CORE, 2021).

Para avaliar a qualidade do agrupamento proposto, foi utilizado uma PERMANOVA, teste multivariado não paramétrico, que compara a distribuição dos grupos. Sua hipótese nula é que os centroides de todos os grupos são iguais: assim, uma rejeição da hipótese nula significa que há pelo menos um par de grupos com centroides significativamente diferentes. A avaliação foi feita usando-se a função *adonis* do pacote “*vegan*” pelo método da distância euclidiana com 999 permutações (OKSANEN et al., 2019). Finalmente, o número ideal de grupos foi testado com análises post-hoc de Bonferroni, em que cada par de grupo é avaliado de forma iterativa. Usou-se a função *pairwise.adonis* do pacote “*vegan*”. Todas as análises foram feitas no programa R versão 4.1.2 (CORE, 2021).

### 2.3.3. Variáveis explicativas do incremento diamétrico relacionadas à exploração, ao clima e ao solo dos sítios experimentais

Para estudar a relação do crescimento das espécies florestais com a exploração florestal, o clima e o solo (Tabela 2), foram utilizadas as mesmas variáveis testadas na dinâmica da mortalidade das árvores no capítulo 2 desta tese (Figura S1).

Tabela 2. Variáveis explicativas relacionadas à exploração, ao clima e ao solo utilizadas neste capítulo.

<b>Variáveis explicativas</b>	
Intensidade de exploração	IEv (m <sup>3</sup> ha <sup>-1</sup> )
Número de árvores exploradas	AE (Arv.ha <sup>-1</sup> )
Área basal perdida pela exploração	ABP (Gm <sup>2</sup> ha <sup>-1</sup> )
Perda total da área basal pela exploração (árvores mortas + árvores exploradas)	RAB (Gm <sup>2</sup> ha <sup>-1</sup> )
Tempo após a exploração	Tempo (Anos)
Teor de areia no solo do sítio	Areia (g/kg)
Teor de silte no solo do sítio	Silte (g/kg)
Teor de argila no solo do sítio	Argila (g/kg)
Carbono total no solo	CT (g/kg)
Saturação por alumínio no solo	Al (cmolc/dm <sup>3</sup> )
Fosforo extraível (Bray)	P_Bray (mg/dm <sup>3</sup> )
Bases trocáveis totais	TEB (cmolc/dm <sup>3</sup> )
Capacidade de troca catiônica	CEC (cmol/kg)
Meses chuvosos	Mc (Nº meses)
Meses secos	Ms (Nº meses)
Eventos fortes de El Niño/La Niña	Meses/períodos
Temperatura mínima	Tmin (°C)
Temperatura máxima	Tmax (°C)

### 2.3.4. Modelo de incremento do diâmetro

Foi ajustado o modelo de regressão quadrática (Formula 1) de crescimento de árvores da floresta Amazônica CAFOGROM para cada grupo de espécies tanto para árvores do dossel (dominantes) e do sub-dosel (impedidas) (ALDER; SILVA, 2000).

$$PAId = \alpha + \beta_1 \cdot d + \beta_2 \cdot d^2 \quad (1)$$

Em que:

*PAId* é o incremento em diâmetro (cm ano<sup>-1</sup>), *d* é o DAP (cm)  $\alpha$  e  $\beta_i$  são os coeficientes da regressão, especificamente estimados para cada grupo de espécies.

Uma vez o modelo ajustado, todas as variáveis explicativas relacionadas à exploração, ao clima e ao solo foram adicionadas (Fórmula 2). A relação foi avaliada por meio de modelos lineares generalizados com a função “*glm*” do pacote *stats* (TEAM et al., 2018). Esse tipo de modelo consiste em uma flexível generalização de uma simples regressão lineal baseada nos quadrados mínimos ordinários que permitem que a variável resposta tenha outras distribuições de erros além da distribuição normal (NELDER; WEDDERBURN, 1972).

$$PAId = \alpha + \beta_1 \cdot d + \beta_2 \cdot d^2 + \beta_3 \text{Silite} + \dots \beta_n \text{Tmax} \quad (2)$$

Com todas as variáveis adicionadas ao modelo, foi realizado um processo iterativo de seleção de variáveis, eliminando e adicionando diferentes variáveis até se obter a forma mais parcimoniosa do modelo (indicada pelo menor AIC - Aikake Information Criterion). O AIC usa a máxima verossimilhança como critério de adequação e o número de parâmetros como medida de complexidade. Para isso, usou-se a função “*stepwise*” do pacote *RcmdrMisc* (FOX; MUENCHEN; PUTLER, 2022). Todas as análises foram feitas no software R version 4.02.3 (CORE, 2021).

### 3. RESULTADOS

#### 3.1. Grupos de espécies

Com base no incremento diamétrico e no DAP máximo ( $DAP_{\max}$ ) das grandes árvores de cada espécie formaram-se 10 grupos pelo método k-means (Figura 3A).

O agrupamento foi significativo ( $\text{Pr}( > F ) = 0,001$ ) e os pares de grupos de espécies foram estatisticamente diferentes entre si segundo o teste de post-hoc de "bonferroni" ( $\text{p.value}=0,001$ ,  $\text{p.adjusted } 0,045$ ) (Tabela S1).

Os extremos da classificação podem ser representados por dois grupos: o grupo 6 com espécies de grande tamanho ( $DAP_{\max}$  médio = 140,47 cm) e incremento periódico mediano ( $0,68 \text{ cm.ano}^{-1}$ ) e o grupo 4 com as espécies pequenas ( $DAP_{\max}$  médio 27,51 cm) e baixíssimo incremento periódico ( $0,12 \text{ cm.ano}^{-1}$ ) (Figura 3B).

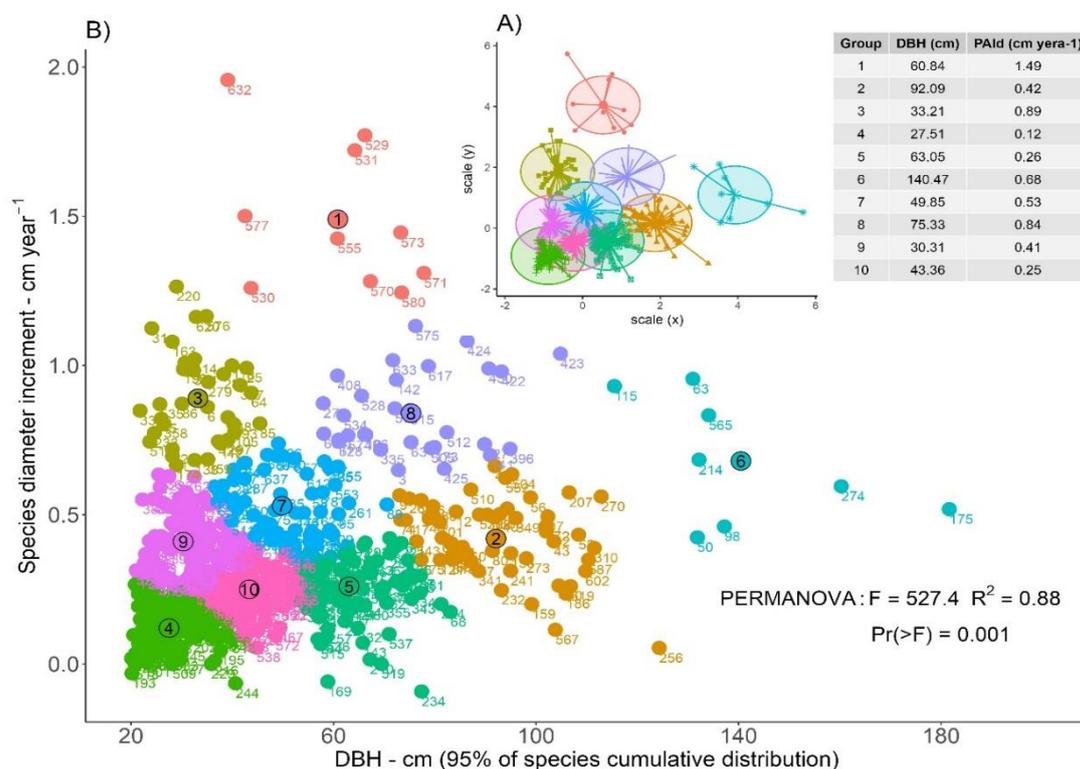


Figura 3. A) Agrupamento de espécies pelo método kmeans. B) Relação entre o incremento médio das espécies e  $DAP_{max}$ . Na tabela: DBH = média do  $DAP_{max}$  das espécies do grupo; PAId – incremento periódico diamétrico médio das espécies do grupo.

As espécies pioneiras foram predominantemente agrupadas em torno dos grupos 3 e 4 (Figura 4, Tabela 3). Espécies demandantes de luz foram separadas em função do incremento e do tamanho das árvores (grupos 1, 6, 7 e 8). Já as espécies tolerantes foram predominantemente separadas em função do tamanho (2, 5, 9 e 10). Alguns grupos apresentaram mistura de espécies de grupos ecológicos, mas com separações quanto ao tamanho das árvores (2, e 9). Os grupos 3 e 4 reagruparam também espécies de outros comportamentos ecológicos, respectivamente demandantes de luz ou tolerantes à sombra, porém as árvores destes comportamentos foram classificadas como impedidas, enquanto as espécies pioneiras presentes nesses grupos foram classificadas como possuindo majoritariamente árvores dominantes. De maneira geral, as espécies demandantes de luz se encontraram em grupos com os incrementos e diâmetros mais altos, as espécies pioneiras no grupo das espécies de tamanho pequeno com incremento alto e baixo e as tolerantes a sombra com incrementos médio e baixo (Figura 4)

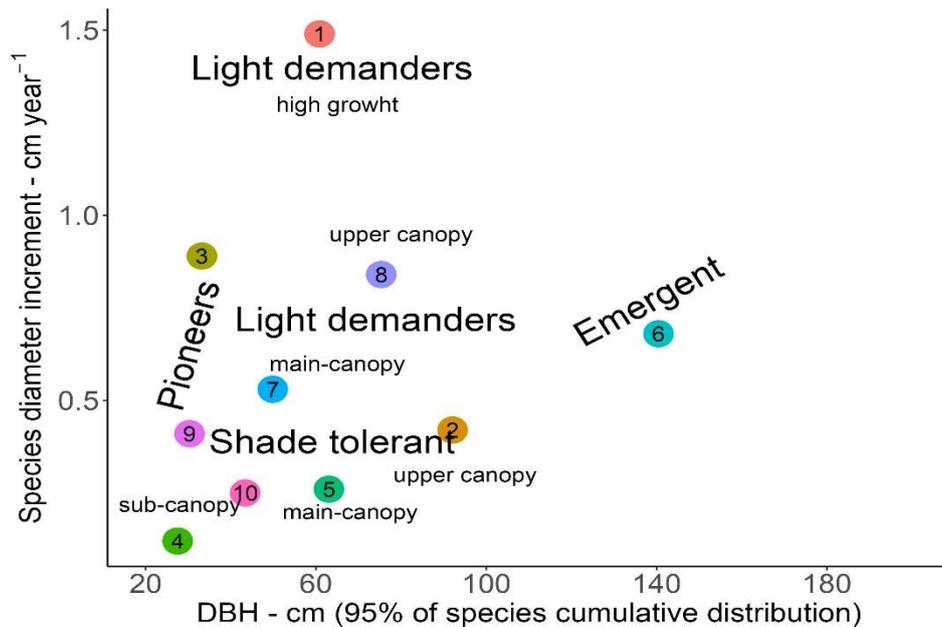


Figura 4. Grupo de espécies em relação aos principais comportamentos ecológicos.  $DAP_{max}$  = DBH e incremento diamétrico = PAId. Adaptado de ALDER & SILVA (2000) a partir dos resultados.

### 3.2. Ajuste do modelo CAFOGROM com os dados dos cinco sítios experimentais

Com base na regressão quadrática do incremento diamétrico do modelo CAFOGROM, obtivemos os coeficientes para todos os grupos de espécies (Tabela 3). Os modelos criados para os diferentes grupos de espécies indicam que existe crescimento diferenciado para a maioria dos grupos. Os grupos 4, 5 e 10, onde predominam espécies de baixo crescimento, são geralmente dominados por espécies de árvores tolerantes a sombra (Tabela 3).

Tabela 3. Tabela dos coeficientes de incremento do diâmetro do modelo CAFOGROM.

Grupos	No	PAId	$\alpha$	$\beta_1$	$\beta_2$	P	LD	ST	In
1	974	1.55	-1.132795	0.107263	-0.001048	3%	97%	0%	0%
2	8165	0.47	3.13E-01	5.50E-03	-4.46E-05	17%	33%	50%	0.4%
3	2787	0.85	-0.376715	0.0628794	-0.00074	49%	48%	2%	1%
4	5632	0.13	-0.706279	0.059339	-0.001013	2%	4%	91%	4%
5	18692	0.27	-8.21E-02	1.86E-02	-2.32E-04	3%	18%	60%	18%
6	338	0.72	-7.78E-03	2.09E-02	-1.31E-04	0%	100%	0%	0%
7	7927	0.53	0.1985859	0.0165695	-0.000199	13%	63%	24%	0%
8	2444	0.95	0.3740525	0.0197882	-0.000157	3%	94%	1%	2%
9	3329	0.41	-0.1575317	0.0345172	-0.000503	27%	16%	42%	14%
10	15894	0.25	-2.90E-01	2.91E-02	-3.77E-04	2%	22%	72%	4%

No: número de observações; P: pioneiras; LD: demandantes de luz; ST: tolerantes a sombra e In: indeterminadas, PAId: incremento diamétrico

No grupo 1, as espécies demandantes de luz representam 97% das árvores, com ritmo de crescimento em média de 1,55 cm ano<sup>-1</sup>, sendo *Tachigali chrysophylla* (44%) e *Tachigali glauca* (27%) as espécies mais abundantes. O grupo 2 é formado em sua maioria por árvores de espécies tolerantes à sombra, com crescimento médio de 0,47 cm ano<sup>-1</sup>. As espécies que mais contribuíram em número de observações foram *Manilkara elata* (15%), *Pouteria oppositifolia* (8%) e *Couratari stellata* (5%). Aqui apareceu também *Goupia glabra*, que é considerada espécie pioneira que contribui com 10% da abundância. No grupo 3, as árvores são representadas principalmente por espécies pioneiras e demandantes de luz, com crescimentos de 0,85 cm ano<sup>-1</sup>. As espécies com maior porcentagem de indivíduos foram *Cecropia sciadophylla* (54%, pioneira) e *Bixa arborea* (34%, demandante de luz) (Tabela 3 e Figura 5).

O grupo 4 concentra árvores de espécies tolerantes à sombra e apresentam crescimento médio de 0,13 cm ano<sup>-1</sup>. As espécies que representam maior porcentagem são *Rinorea guianensis* (38%), *Anaxagorea dolichocarpa* (6%) e *Myrcia splendens* (3%). Quanto ao grupo 5 predominam também as espécies tolerantes à sombra, com crescimento médio de 0,27 cm ano<sup>-1</sup>, as espécies que predominaram neste grupo foram *Geissospermum sericeum* (12%), *Pouteria* sp. (10%) e *Miquartia guianensis* (5%) (Tabela 3 e Figura 5).

Quanto ao grupo 6, representado exclusivamente por árvores de espécies demandantes de luz, apresenta ritmo de crescimento médio de 0,72 cm ano<sup>-1</sup>. Neste grupo predominam as espécies *Swartzia polyphylla* (24%), *Erismia uncinatum* (23%), e *Bertholletia excelsa* (19%). O grupo 7 também é dominado por árvores de espécies demandantes de luz, com crescimentos de 0,53 cm ano<sup>-1</sup>. As espécies principais nesse grupo foram: *Inga* sp. (16%), *Virola michelii* (11%) e *Jacaranda copaia* (10%). No grupo 8, igualmente predominam as espécies demandantes de luz, com crescimentos em média de 0,95 cm ano<sup>-1</sup>. Aqui predominam principalmente as espécies como *Inga alba* (23%), *Tachigali tinctoria* (14%) e *Tachigali myrmecophila* (10%) (Tabela 3 e Figura 5).

O grupo 9 apresenta mistura de árvores de espécies tolerante à sombra e pioneiras, apresentando crescimentos de 0,41 cm ano<sup>-1</sup>. As espécies com mais observação são *Protium apiculatum* (19%, tolerante a sombra), *Cecropia distachya* (13%, pioneira) e *Drypetes variabilis* (7%, grupo ecológico indefinido). Finalmente o grupo 10, dominado por árvores de espécies tolerantes à sombra, tem ritmo de crescimento de 0,25 cm ano<sup>-1</sup>.

As espécies que apresentaram maior número de indivíduos foram *Eschweilera coriacea* (14 %), *Lecythis idatimon* (7%) e *Eschweilera grandiflora* (6%) (Tabela 3 e Figura 5).

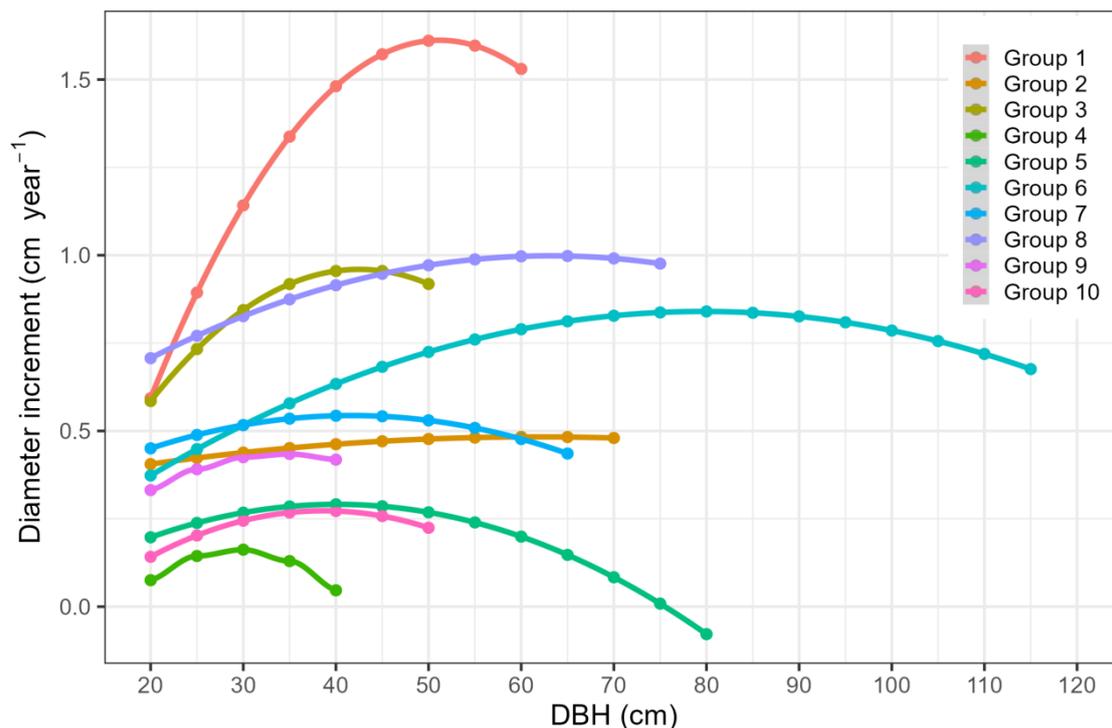


Figura 5. Incremento em diâmetro ajustados para todos os grupos de espécies com base o modelo CAFOGROM.

### 3.3. Variáveis que influenciam no crescimento das árvores

A partir dos grupos definidos, foram combinadas as variáveis de estrutura florestal, da exploração, do clima e do solo para avaliar sua relação com o incremento do diâmetro dos grupos de espécies (Tabela 4).

Dentre as características do solo, o teor de areia e silte desempenharam papel significativo no crescimento das espécies pertencentes ao grupo 2, que são árvores dominadas por espécies tolerantes à sombra. Por outro lado, o teor de carbono total (CT), a capacidade de troca catiônica (CEC) e os níveis de alumínio mostraram ser os fatores mais influentes no crescimento diamétrico da maioria dos grupos de espécies. O CT, por exemplo, exerceu efeito positivo nos grupos 1, 5 e 9, compostos principalmente por espécies demandantes de luz, e efeito negativo nos grupos 2, 6, 8 e 10, que incluem em sua maioria espécies tolerantes à sombra. A CEC contribuiu positivamente para o crescimento em grupos como o 3, 4, 8 e 10, sem clara definição entre grupos ecológicos, porém com árvores de porte intermediário com DAP máximos entre 40 e 80 cm. Por fim, o alumínio mostrou correlações positivas significativas com os grupos 1 e 7 (espécies

demandantes de luz) e com os grupos 4 e 10 (espécies tolerantes à sombra) (Tabela 4).

No que diz respeito ao clima, é importante destacar que os meses chuvosos (Mc) mostraram correlação positiva significativa com o aumento do diâmetro, especialmente para os grupos 4, 5, 7, 8 e 10, que incluem espécies demandantes de luz e tolerantes à sombra. Por outro lado, eventos fortes de El Niño estiveram associados a efeito negativo no incremento diamétrico de árvores pertencentes aos grupos 2, 3, 7, 9 e 10. A ocorrência de eventos fortes de La Niña também teve impacto negativo no crescimento de árvores nos grupos 1, 2, 4, 5, 7 e 10, que são dominados por espécies tolerantes à sombra. Além disso, os meses secos demonstraram ter efeito adverso no crescimento das espécies do grupo 5, que é composto principalmente por espécies tolerantes à sombra. Vale ressaltar que as altas temperaturas (Tmax) também afetaram negativamente o crescimento das espécies pertencentes aos grupos 2, 3, 5 e 9 (Tabela 4).

O tempo após a exploração apresentou relação negativa com o incremento diamétrico na maioria dos grupos de espécies de árvores de espécies pioneiras, demandantes de luz e tolerantes a sombra. Isso deve-se possivelmente pela redução do crescimento verificado após a exploração e ocasionado pela alta disponibilidade de luz e redução da competição entre árvores. A intensidade de exploração atua no sentido inverso, i.e., de forma positiva no crescimento das espécies, principalmente sob as árvores de espécies tolerantes a sombra (grupos 5, 9 e 10) (Tabela 4).

Tabela 4. Variáveis correlacionadas com o ritmo de crescimento diamétrico dos diferentes grupos de espécie ao nível de significância de 5% ( $p > 0.05$ ).

Variáveis	Grupos de espécies									
	G1	G2	G3	G4	G5	G6	G7	G8	G9	G10
<b>Intercept</b>	-	+	-	-	+	+	-	-	-	-
d	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
d <sup>2</sup>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+
Intensidade de exploração					+				+	+
Número de árvores exploradas									-	
Área basal explorada										+
Redução total da área basal (corte + impacto) após exploração		-								
Tempo após a exploração		-	-	-	-		-	-	-	-
Areia		-								
Silte		-								
Argila										
Carbono total	+	-			+	-		-	+	-
Alumínio	+			-			+			-
Fosforo extraível (Bray)									+	+
Bases trocáveis totais				-			+			-
Capacidade de troca catiônica			+	+				+		+
Meses chuvosos		-		+	+		+	+		+

Meses secos					-		+			+
Eventos fortes de El Niña	-	-		-	-		-			-
Eventos fortes de La Niña		-	-				-		-	-
Temperatura mínima									+	
Temperatura máxima		-	-		-				-	

#### 4. DISCUSSÃO

Devido à alta diversidade nos ecossistemas tropicais, o agrupamento de espécies é fundamental para o desenvolvimento de modelos de crescimento para as florestas (ALDER et al., 2012; ALDER; SILVA, 2000; GOURLET-FLEURY et al., 2005). Diferentes métodos de classificação das espécies, desde os empíricos mais simples até os mais complexos baseados nos atributos morfológicos e ecológicos das espécies, vêm sendo testados pela comunidade científica (VANCLAY, 1989, 1991; VANCLAY; GILLISON; KEENAN, 1997). A estratégia de criação de grupos do modelo CAFOGROM, utilizando apenas dois parâmetros, máximo diâmetro das espécies e incremento periódico, mostrou ser uma boa abordagem para a segregação de espécies (ALDER; SILVA, 2000).

Poucas espécies na floresta estão suficientemente representadas nos modelos de crescimento. No presente estudo, foram utilizados dados de florestas exploradas experimentalmente com horizonte de monitoramento de até 33 anos, os resultados mostraram a formação de 10 grupos de espécies estatisticamente diferentes com base às suas próprias características de tamanho e padrões de crescimento. A primeira versão do modelo CAFOGROM, utilizando um intervalo de 12 anos para suas observações e análises, estabeleceu 54 grupos de espécies. Segundo os autores da primeira versão, o grande número de grupos pode ser uma classificação difícil de entender ou comunicar e bastante sensível a mudanças na limitação de dados (ALDER; SILVA, 2000).

Resultado interessante no meu estudo é o agrupamento de espécies pioneiras e tolerantes a sombra (Figura 4), indicando que, embora empiricamente possam ser classificadas com ecologias diferentes, tem estrutura populacional e dinâmica de árvores semelhantes. Então, a classificação ecológica empírica (P, LD e ST) pode ser aprimorada com uma classificação baseada em dados de crescimento e de tamanho das árvores. Pois são espécies de grupos ecológicos diferentes, mas se comportam da mesma forma após a exploração. O resultado anteriormente mostrou que o modelo CAFOGROM é sensível a vários parâmetros que podem precisar ser refinados ou melhorados no futuro (ALDER; SILVA, 2000). A maioria dos modelos de crescimento apresentam suas limitações e

tendem a subestimar o crescimento para as classes de diâmetro grandes ou para árvores dominantes para certas espécies pouco abundantes (ALDER; SILVA, 2000; BURKHART; TOMÉ, 2012b; HUTH; DITZER, 2000).

Os grupos ecológicos obtidos no presente estudo guardam relação às categorias mais amplas estudadas por Alder et al. (2002) e Alder e Silva (2000), agrupando em espécies emergentes de rápido crescimento, espécies de pequeno porte com crescimento lento e espécies demandantes de luz, tolerantes à sombra pioneiras com diferenças de crescimento entre grupos (Figura 3 e 4). Por exemplo, o grupo 3 está conformado principalmente por espécies pioneiras, árvores pequenas, mas com acesso ao dossel (dominantes) e de crescimento rápido, geralmente representado por algumas espécies do gênero *Cecropia*. Casos similares foram encontrados por Alder e Silva (2000), que as descrevem como espécies de vida relativamente curta e alta mortalidade com hábito típico de pioneirismo extremo.

As espécies consideradas oportunistas, por exemplo, foram reagrupadas nos grupos 1 e 8, que geralmente são demandantes de luz, tais como as espécies *Inga alba* e *Tachigali chrysophylla*. As espécies denominadas emergentes se reagruparam nos grupos 2 e 6, que alcançam diâmetros superiores a 100 cm, as espécies que predominam nesses grupos são *Manilkara elata* e *Swartzia polyphylla*. Nesse grupo estão consideradas espécies com madeira mais densa e durável, que muitas vezes incluem as árvores de madeira comerciais (REATEGUI-BETANCOURT et al., 2023).

Os maiores incrementos do diâmetro geralmente foram observados nos grupos formados principalmente por espécies pioneiras e demandantes de luz. O crescimento está limitado até certo tamanho da árvore, como o caso das pioneiras que alcançam diâmetros pequenos. Estudos mostram que as maiores taxas de crescimento se dão em grupos emergentes e de espécies pioneiras (MANOKARAN; KOCHUMMEN, 1987), mas que geralmente em floresta manejadas é muito comum verificar maiores crescimentos para grupos de espécies pioneiras e demandantes de luz principalmente nos primeiros anos após a exploração (COSTA; SILVA; CARVALHO, 2008; SILVA et al., 1995, 1996). As espécies pioneiras, sejam elas de pequeno porte ou de vida longa, apresentaram taxas máximas de crescimento médio entre 1,5 e de 1,1 cm ano<sup>-1</sup> respectivamente, enquanto em grupo de espécies emergentes o crescimento oscila entre 0,6 e 0,7 cm ano<sup>-1</sup> (ALDER et al., 2002; CARVALHO, 1992).

A dinâmica diferenciada de árvores do sub-bosque (espécies com pequeno DAP máximo) e no dossel (alto DAP máximo) desempenha papel crucial na configuração e

funcionamento das florestas tropicais. Esses dois grupos representam diferentes estratos dentro do ecossistema florestal e exibem comportamentos distintos em relação à ecologia, crescimento, competição e sobrevivência. As árvores de pequeno porte crescem sob a sombra e competição de árvores maiores, enquanto as árvores dominantes conseguem crescer acima das demais e formar o dossel superior da floresta, beneficiando-se da luz solar direta e, portanto, crescendo mais rapidamente. Neste estudo, observou-se que árvores do dossel estão conformadas por espécies demandantes de luz e tolerantes à sombra (com diâmetros maiores de 80 cm, grupo 2 e 6). No entanto, existem espécies que não alcançam diâmetros superiores à 80 cm do grupo das pioneiras e demandantes de luz com os maiores ritmo de crescimento, principalmente dos grupos 1, 3 e 8. Árvores de porte pequeno, geralmente tolerantes à sombra (com diâmetro máximo entre 30 e 40 cm, grupos 9 e 10), e árvores demandantes de luz de porte médio (com diâmetro máximo entre 50 e 70 cm, grupo 7) aguardam por pequenas clareiras ou oportunidades para alcançar o dossel superior e, assim, aumentar consideravelmente seu crescimento.

O crescimento de árvores é normalmente côncavo, ou seja, tem crescimento aumentado até certo DAP e depois se estagnam e ficam esperando uma oportunidade de abertura do dossel. Esses crescimentos estão relacionados à ecologia das espécies em se adaptarem a pouca incidência luminosa e fatores externos de competição. Os processos de competição, por exemplo, determinam o estabelecimento e a sobrevivência de indivíduos e conseqüentemente o crescimento de árvores (LEXERØD, 2005; XIANG; LEI; ZHANG, 2016; YANG; HUANG, 2015). Em florestas manejadas pode ser alterado logo após exploração, acelerando principalmente o crescimento das árvores do sub-dossel (DWYER; FENSHAM; BUCKLEY, 2010; FARGEON et al., 2016).

É notável a alta diversidade ecológica entre os diversos grupos de espécies formados, manifestando ampla gama de comportamentos em relação ao ritmo de crescimento. Essa diversidade destaca a importância da especialização ecológica das espécies como um fator fundamental na definição de seus padrões de crescimento. Cada grupo demonstrou estratégias de crescimento distintas, dependendo de sua adaptação a diferentes condições de iluminação, o que implica em conseqüências significativas para a dinâmica das florestas. Esses resultados ressaltam a intrincada interação entre as características específicas das espécies e os fatores ambientais, enfatizando a necessidade de considerar essas complexidades ao elaborar estratégias de conservação e gestão florestal.

Além disso, é importante considerar a diversidade intrínseca do comportamento

de crescimentos de algumas espécies com grande potencial de adaptação (espécies “plásticas”), pois são capazes de alterar características morfológicas, fisiológicas ou comportamentais para se adequarem melhor às condições específicas em que se encontram (WEINER, 2004). A plasticidade é uma característica valiosa para a sobrevivência e o sucesso das espécies, especialmente onde as mudanças climáticas e outras perturbações estão se tornando mais frequentes e imprevisíveis. No entanto, é importante notar que a plasticidade não é a única estratégia de adaptação, e a sobrevivência das espécies também depende de outros fatores, como a diversidade genética e a capacidade de dispersão e migração (SCHWINNING; WEINER, 1998).

Os parâmetros relacionados à exploração, tais como a redução da área basal total ocasionada pelos impactos e mortalidade durante a exploração, e o tempo após a exploração, influenciaram negativamente no incremento do diâmetro das árvores para a maioria dos grupos de espécies. Porém, a intensidade de exploração relacionada ao volume colhido foi positivamente correlacionada para os grupos de espécies de árvores de porte médio dominada por tolerantes a sombra (entre 20 e 80 cm de  $DAP_{max}$ , grupos 5, 9 e 10). Logo após exploração, as árvores de algumas espécies podem aumentar seu crescimento devido à alta incidência de luz. No entanto, esse crescimento além de ser limitado no tempo, favorece particularmente algumas espécies. Quando o crescimento das árvores começa a se estabilizar pode-se indicar a necessidade de se aplicar desbastes ou tratamento silviculturais (COSTA; SILVA; CARVALHO, 2008), porém estes devem ser extremamente orientados para as árvores de algumas espécies. A proliferação de cipós após a exploração também pode explicar a redução do crescimento e devem ser monitorados com frequência para garantir crescimento das árvores remanescentes (BEZERRA et al., 2018).

As propriedades dos solos como teor de areia, silte, carbono total, quantidade de bases trocáveis totais e a capacidade de troca de catiônica, fósforo extraível e os níveis de alumínio tiveram influência positiva e negativamente no crescimento das árvores nos diferentes grupos de espécies (Tabela 4). Esses fatores podem tanto acelerar quanto limitar a dinâmica da floresta, afetando o desenvolvimento e a saúde das árvores sem que seja identificada a relação direta com o grupo ecológico ou tamanho das árvores (QUESADA et al., 2012; SCHOENHOLTZ; MIEGROET; BURGER, 2000). Proporção adequadas de areia, teores elevados de carbono orgânico, alta concentração de bases trocáveis, como cálcio, magnésio, potássio e sódio, e com elevada capacidade de troca de catiônica, tendem a tornar os solos mais férteis e capazes de fornecer nutrientes para o melhor

desenvolvimento das árvores (SAYER; BANIN, 2016; SOONG et al., 2020).

Níveis com alta concentração de cátions e fósforo no solo, por exemplo, não favorecem o crescimento das árvores (QUESADA et al., 2010; 2012). As variações nas taxas de produção de madeira grossa estão relacionadas principalmente ao estado de fósforo do solo (QUESADA et al., 2012). Os íons de alumínio em altas concentrações também são tóxicos para as plantas (LAURANCE et al., 1999; SANCHEZ, 2019), o que reduziria também o crescimento das árvores (QUESADA et al., 2009). Em nossos resultados, alguns grupos de espécies apresentaram influência negativa desses fatores, sendo mais afetadas árvores impedidas de espécies demandantes de luz e tolerantes a sombra (Tabela 4).

A frequência de secas severas ou extremas está aumentando e contribuindo para o desequilíbrio na dinâmica das florestas tropicais (BENNETT et al., 2015; COOMES et al., 2003; ESQUIVEL-MUELBERT et al., 2020). Existe uma relação precisa entre o crescimento de árvores e a precipitação (SCHÖNGART et al., 2006; STAHL et al., 2020). A seca, a alta temperatura e as tempestades influem no desenvolvimento das florestas e na mortalidade das árvores (ALEIXO et al., 2019). As secas severas relacionadas ao El Niño influenciam na dinâmica principalmente do sub-bosque em florestas tropicais (BROWNE et al., 2021). Em nosso estudo, o incremento diâmetro das árvores dominantes das florestas exploradas teve relação positiva com a ocorrência de meses chuvosos e de forma negativa aos eventos fortes de La Niña, El Niño e de temperatura máxima. Em sua maioria, o crescimento das espécies demandantes de luz e das tolerantes a sombra esteve relacionado com essas variáveis climáticas (Tabela 4). O número de meses secos (Ms) influenciou de forma positiva o crescimento de árvores dominantes de espécies pioneiras e árvores de pequeno porte de espécies tolerantes a sombra, e de forma negativa para árvores impedidas de tamanho intermédário de espécies demandantes de luz e tolerantes de sombra.

## **5. CONCLUSÃO**

O agrupamento de espécies baseada na ecologia do crescimento e do tamanho das árvores é relevante para o entendimento da dinâmica das florestas e pode auxiliar no manejo sustentável dos recursos florestais. Ao reconhecer as diferenças entre as espécies em termos de crescimento ecológico, é possível adotar práticas de manejo mais adequadas e eficazes para conservação e uso sustentável das florestas.

A estratégia de modelização aqui adotada capturou a heterogeneidade do

crescimento das espécies em diferentes situações de dominância. O crescimento diferenciado entre as árvores dos dez grupos de espécie formados também é influenciado por fatores do solo, de clima e pela competição entre as árvores por recursos no ambiente, independentemente da posição na floresta.

Fatores do solo, como a porcentagem de areia, silte, carbono total, alumínio e bases trocáveis totais, têm influência tanto positiva quanto negativa no crescimento das árvores em florestas exploradas. A concentração de fósforo extraível e a capacidade de troca de catiônica, foram identificadas como favorecendo o crescimento de alguns grupos de espécies, embora sem relação direta com um determinado grupo ecológico ou tamanho das árvores. É importante destacar que essas influências não são sempre lineares e podem ser afetadas por fatores adicionais, como o tipo de solo, a região geográfica, as práticas de manejo florestal e as características específicas das espécies de árvores presentes na floresta. Portanto, é necessário considerar a complexidade dessas interações para entender completamente o impacto das propriedades do solo na dinâmica das florestas.

As mudanças climáticas e as práticas de manejo influenciam diretamente na dinâmica futura da floresta e a ênfase no manejo florestal é garantir que as florestas de produção permaneçam em pé nas melhores condições possíveis.

Embora existam dificuldades óbvias na modelização do crescimento, os modelos podem desempenhar papel fundamental em nossas tentativas de melhorar o entendimento das florestas manejadas. O monitoramento contínuo e a análise de dados de longo prazo podem ajudar a compreender melhor os padrões de crescimento das árvores e a identificar possíveis problemas ou oportunidades de manejo florestal. Os modelos permitem prever o crescimento futuro das árvores com base em dados históricos e fornecem informações importantes para tomada de decisões em relação à conservação, exploração seletiva e gestão adequada das florestas.

## **6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS**

ALDER, D. **Growth modelling for mixed tropical forests**. [s.l.] Oxford Forestry Institute, University of Oxford, 1995.

ALDER, D. et al. A comparison of species growth rates from four moist tropical forest regions using increment-size ordination. **International Forestry Review**, v. 4, n. 3, p. 196–205, 2002.

ALDER, D. **CAFOGROM Amazon Forest Growth Model-Data and system updates for 2011**. [s.l.: s.n.].

ALDER, D. et al. The cohort-empirical modelling strategy and its application to forest

management for Tapajós Forest, Pará, Brazilian Amazon. **Bois et forêts des tropiques**, v. 66, p. 91, 2012.

ALDER, D.; SILVA, J. N. M. An empirical cohort model for management of Terra Firme forests in the Brazilian Amazon. **Forest Ecology and Management**, v. 130, n. 1–3, p. 141–157, 1 maio 2000.

ALEIXO, I. et al. **Amazonian rainforest tree mortality driven by climate and functional traits**. **Nature Climate Change** Nature Publishing Group, , 2019.

AUBRY-KIENTZ, M. et al. A joint individual-based model coupling growth and mortality reveals that tree vigor is a key component of tropical forest dynamics. **Ecology and Evolution**, v. 5, n. 12, p. 2457–2465, 29 jun. 2015.

BENNETT, A. C. et al. Larger trees suffer most during drought in forests worldwide. **Nature Plants**, v. 1, n. 10, p. 1–5, 28 set. 2015.

BEZERRA, T. G. et al. Estrutura e dinâmica de uma área manejada na Floresta Nacional do Tapajós. **Revista Agroecossistemas**, v. 10, n. 2, p. 94, 19 nov. 2018.

BOTKIN, D. B. **Forest Dynamics: An Ecological Model**. Oxford: Oxford University Press, 1993.

BRAZ, E. M. et al. Manejo da estrutura diamétrica remanescente de florestas tropicais. **Ciência Florestal**, v. 22, n. 4, p. 787–794, 2012.

BROWNE, L. et al. Increased mortality of tropical tree seedlings during the extreme 2015–16 El Niño. **Global Change Biology**, v. 27, n. 20, p. 5043–5053, 1 out. 2021.

BURBAN, B. et al. The response of tropical rainforests to drought-lessons from recent research and future prospects. **Annals of Forest Science**, v. 73, n. 1, p. 27–44, 2016.

BURKHART, H. E.; TOMÉ, M. Growth and Yield Models for Uneven-Aged Stands. Em: **Modeling Forest Trees and Stands**. [s.l.] Springer Netherlands, 2012a. p. 339–361.

BURKHART, H. E.; TOMÉ, M. Model Implementation and Evaluation. Em: **Modeling Forest Trees and Stands**. [s.l.] Springer Netherlands, 2012b. p. 429–446.

CARVALHO, J. DE. **Structure and dynamics of a logged over Brazilian Amazonian rain forest**. [s.l.] Oxford University,(RU), 1992.

CHAO, K.-J. et al. Growth and wood density predict tree mortality in Amazon forests. **Journal of Ecology**, v. 96, n. 2, p. 281–292, 1 mar. 2008.

CLARK, J. S. et al. Competition-interaction landscapes for the joint response of forests to climate change. **Global Change Biology**, v. 20, n. 6, p. 1979–1991, 2014.

CLUTTER, J. et al. **Timber management: A quantitative approach**. [s.l.: s.n.].

COOMES, D. A. et al. Disturbances prevent stem size-density distributions in natural forests from following scaling relationships. **Ecology Letters**, v. 6, n. 11, p. 980–989, 1 nov. 2003.

CORE, T. R. **R: The R Project for Statistical Computing**. R Foundation for Statistical Computing Vienna, Austria, 2021.

CORLETT, R. T. The Impacts of Droughts in Tropical Forests. **Trends in Plant Science**, v. 21, n. 7, p. 584–593, 2016.

COSTA, H. M. D.; SILVA, J. N. M.; CARVALHO, J. O. P. Crescimento de árvores em uma área de terra firme na Floresta Nacional do Tapajós após a colheita de madeira. **Rev. ciênc. agrár.**, v. 50, p. 63–76, 2008.

DWYER, J. M.; FENSHAM, R.; BUCKLEY, Y. M. Restoration thinning accelerates structural development and carbon sequestration in an endangered Australian ecosystem. **Journal of Applied Ecology**, v. 47, n. 3, p. 681–691, 2010.

EDWARDS, D. P. et al. **Maintaining ecosystem function and services in logged tropical forests**. **Trends in Ecology and Evolution** Elsevier Ltd, , 2014.

ESQUIVEL-MUELBERT, A. et al. Tree mode of death and mortality risk factors across Amazon forests. **Nature Communications**, v. 11, n. 5515, 2020.

FARGEON, H. et al. Vulnerability of Commercial Tree Species to Water Stress in Logged Forests of the Guiana Shield. **Forests**, v. 7, n. 12, p. 105, 2016.

FOX, J.; MUENCHEN, R.; PUTLER, D. **CRAN - Package RcmdrMisc (version 2.7-2)**. Disponível em: <<https://cran.r-project.org/web/packages/RcmdrMisc/index.html>>. Acesso em: 23 out. 2022.

GIBSON, L. et al. Primary forests are irreplaceable for sustaining tropical biodiversity. **Nature**, v. 478, n. 7369, p. 378, 2011.

GOURLET-FLEURY, S. et al. **Grouping species for predicting mixed tropical forest dynamics: Looking for a strategy**. **Annals of Forest Science** EDP Sciences, , 1 dez. 2005.

HUTH, A.; DITZER, T. Simulation of the growth of a lowland Dipterocarp rain forest with FORMIX3. **Ecological Modelling**, v. 134, n. 1, p. 1–25, 2000.

KUEHNE, C. et al. Effects of thinning-induced changes in structural heterogeneity on growth, ingrowth, and mortality in secondary coastal Douglas-fir forests. **Canadian Journal of Forest Research**, v. 45, n. 11, p. 1448–1461, 2015.

LAURANCE, W. F. et al. Relationship between soils and Amazon forest biomass: a landscape-scale study. **Forest Ecology and Management**, v. 118, n. 1–3, p. 127–138, 14 jun. 1999.

LEXERØD, N. L. Recruitment models for different tree species in Norway. **Forest Ecology and Management**, v. 206, n. 1–3, p. 91–108, 2005.

MANOKARAN, N.; KOCHUMMEN, M. K. Recruitment, growth and mortality of tree species in a lowland dipterocarp forest in Peninsular Malaysia. **Journal of Tropical Ecology**, v. 3, n. 4, p. 315–330, 1987.

- MCDOWELL, N. et al. **Drivers and mechanisms of tree mortality in moist tropical forests**. *New Phytologist* Blackwell Publishing Ltd, , 2018.
- MENDOZA, G. A. Ecological modeling in forestry. Em: **Environmental Geology**. [s.l.] Kluwer Academic Publishers, 2006. p. 154–155.
- NELDER, J. A.; WEDDERBURN, R. W. M. Generalized Linear Models. **Journal of the Royal Statistical Society: Series A (General)**, v. 135, n. 3, p. 370–384, 1 maio 1972.
- OKSANEN, J. et al. vegan: Community Ecology Package (R package version 2.5–5). 2019.
- PIPONIOT, C. et al. Assessing timber volume recovery after disturbance in tropical forests – A new modelling framework. **Ecological Modelling**, v. 384, p. 353–369, 24 set. 2018.
- PIPONIOT, C. et al. Can timber provision from Amazonian production forests be sustainable? **Environmental Research Letters**, v. 14, n. 6, p. 064014, 2019.
- PRETZSCH, H. Forest Dynamics, Growth, and Yield. Em: **Forest Dynamics, Growth and Yield**. [s.l.] Springer Berlin Heidelberg, 2009. p. 1–39.
- PUTZ, F. E. et al. Sustaining conservation values in selectively logged tropical forests: The attained and the attainable. **Conservation Letters**, v. 5, n. 4, p. 296–303, ago. 2012.
- QUESADA, C. et al. Variations in chemical and physical properties of Amazon forest soils in relation to their genesis. **bg.copernicus.org**, v. 7, p. 1515–1541, 2010.
- QUESADA, C. A. et al. Regional and large-scale patterns in Amazon forest structure and function are mediated by variations in soil physical and chemical properties. **Biogeosciences Discussions**, v. 6, n. 2, p. 3993–4057, 2009.
- QUESADA, C. A. et al. Basin-wide variations in Amazon forest structure and function are mediated by both soils and climate. **Biogeosciences**, v. 9, n. 6, p. 2203–2246, 2012.
- REATEGUI-BETANCOURT, J. L. et al. Timber yield of commercial tree species in the eastern Brazilian Amazon based on 33 years of inventory data. **Forestry: An International Journal of Forest Research**, 17 ago. 2023.
- REIS, L. P. et al. Forest dynamics in the eastern Amazon with special reference to sapotaceae species. **Floresta**, v. 45, n. 3, p. 567–576, 2015.
- REIS, L. P. et al. Prognosis on the diameter of individual trees on the eastern region of the amazon using artificial neural networks. **Forest Ecology and Management**, v. 382, p. 161–167, 2016.
- SABOGAL, C. et al. **Manejo florestal empresarial na Amazonia Brasileira**. Belém, Brazil: CIFOR, 2006.
- SANCHEZ, P. A. **Properties and Management of Soils in the Tropics**. Cambridge, UK; New York: NY: Cambridge University Press, 2019.

SAYER, E. J.; BANIN, L. F. Tree Nutrient Status and Nutrient Cycling in Tropical Forest—Lessons from Fertilization Experiments. **Tropical Tree Physiology**, v. 6, p. 275–297, 2016.

SCHOENHOLTZ, S. H.; MIEGROET, H. VAN; BURGER, J. A. **A review of chemical and physical properties as indicators of forest soil quality: Challenges and opportunities.** *Forest Ecology and Management* Elsevier, , 1 nov. 2000.

SCHÖNGART, J. et al. Climate–growth relationships of tropical tree species in West Africa and their potential for climate reconstruction. **Global Change Biology**, v. 12, n. 7, p. 1139–1150, 1 jul. 2006.

SCHWINNING, S.; WEINER, J. Mechanisms determining the degree of size asymmetry in competition among plants. **Oecologia**, v. 113, n. 4, p. 447–455, 2 fev. 1998.

SILVA, J. N. M. et al. Growth and yield of a tropical rain forest in the Brazilian Amazon 13 years after logging. **Forest Ecology and Management**, v. 71, n. 3, p. 267–274, 1995.

SILVA, J. N. M. et al. Growth and yield studies in the Tapajós region, Central Brazilian Amazon. **The Commonwealth Forestry Review**, v. 75, n. 4, p. 325–329, 1996.

SOAMANDAUGH, S. An Analysis of Collateral Damage Resulting from Selective Logging in a Large Forest Concession in Guyana. **Imperial Journal of Interdisciplinary Research (IJIR)**, v. 3, n. 6, p. 906–926, 2017.

SOONG, J. L. et al. Soil properties explain tree growth and mortality, but not biomass, across phosphorus-depleted tropical forests. **Scientific Reports 2020 10:1**, v. 10, n. 1, p. 1–13, 10 fev. 2020.

STAHL, D. W. et al. Pan American interactions of Amazon precipitation, streamflow, and tree growth extremes. **Environmental Research Letters**, v. 15, n. 10, p. 104092, 9 out. 2020.

SULLIVAN, M. J. P. et al. Long-term thermal sensitivity of Earth’s tropical forests. **Science**, v. 368, n. 6493, p. 869–874, 2020.

SWAINE, M. D.; WHITMORE, T. C. On the definition of ecological species groups in tropical rain forests. **Vegetatio**, v. 75, n. 1–2, p. 81–86, 1988.

TEAM, R. C. et al. Package stats. **The R Stats Package**, 2018.

TOLEDO, M. et al. Climate is a stronger driver of tree and forest growth rates than soil and disturbance. **Journal of Ecology**, v. 99, n. 1, p. 254–264, 2011.

VANCLAY, J. K. A growth model for north Queensland rainforests. **Forest Ecology and Management**, v. 27, n. 3–4, p. 245–271, 1 jun. 1989.

VANCLAY, J. K. Aggregating tree species to develop diameter increment equations for tropical rainforests. **Forest Ecology and Management**, v. 42, n. 3–4, p. 143–168, 1 ago. 1991.

VANCLAY, J. K.; GILLISON, A. N.; KEENAN, R. J. Using plant functional attributes

to quantify site productivity and growth patterns in mixed forests. **Forest Ecology and Management**, v. 94, n. 1–3, p. 149–163, 30 jun. 1997.

WEINER, J. Allocation, plasticity and allometry in plants. **Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics**, v. 6, n. 4, p. 207–215, 1 jan. 2004.

WHITMORE, T. C. Canopy gaps and the two major groups of forest trees. **Ecology**, v. 70, n. 3, p. 536–538, 1989a.

WHITMORE, T. C. Changes Over Twenty-One Years in the Kolombangara Rain Forests. **The Journal of Ecology**, v. 77, n. 2, p. 469, jun. 1989b.

XIANG, W.; LEI, X.; ZHANG, X. Modelling tree recruitment in relation to climate and competition in semi-natural Larix-Picea-Abies forests in northeast China. **Forest Ecology and Management**, v. 382, p. 100–109, 2016.

YANG, Y.; HUANG, S. Two-stage ingrowth models for four major tree species in Alberta. **European Journal of Forest Research**, v. 134, n. 6, p. 991–1004, 2015.

## CAPÍTULO VI

### 1. CONSIDERAÇÕES FINAIS

A dinâmica florestal é um processo de mudança na florística, na estrutura e na função das florestas ao longo do tempo, incluindo o comportamento da floresta antes, durante e após distúrbios naturais e antrópicos (BOTKIN, 1993; PRETZSCH, 2009). Avaliar a dinâmica das árvores das diferentes espécies florestais após operações de extração na floresta tropical amazônica do Brasil é complexo e o seu entendimento é importante para contribuir no aprimoramento de sistemas de manejo sustentáveis.

Em florestas manejadas, a capacidade das árvores se recuperarem após um distúrbio e manter suas funções ecológicas depende da intensidade e do impacto da extração madeireira (SIST; FERREIRA, 2007). Por tratar-se de florestas de produção, o dano causado na sua estrutura e sua função influem diretamente na recuperação, aumentando assim o ciclo de corte e resiliência da floresta (SIST; NGUYEN-THÉ, 2002).

No capítulo 1, apresentei os resultados da avaliação da produtividade de volume de madeira em pé de quatro grupos de espécies de valor comercial (baixo, médio, alto valor e misto) em florestas exploradas e não exploradas em um período de 33 anos de monitoramento. O recrutamento é um processo importante, porém durante o período avaliado os indivíduos recrutados permaneceram na classe de diâmetro abaixo do diâmetro de corte ( $20\text{cm} \leq \text{DAP} < 50 \text{ cm}$ ). Assim mesmo, encontrou-se uma perda significativa da produtividade em madeira em pé causada pela alta mortalidade de árvores grandes ( $\text{DAP} \geq 50 \text{ cm}$ ).

A produtividade da floresta também está diretamente relacionada pela riqueza de espécies dentro de cada grupo de espécies comerciais. O somatório do crescimento das árvores remanescentes e o recrutamento de novas árvores, ou seja, a capacidade da floresta para manter a produtividade de madeira após exploração, ainda é limitada e depende sobremaneira da seleção de espécies e árvores a serem exploradas no primeiro ciclo de corte. A partir disto, vem a importância de que os planos de manejo florestal usem essas informações para apoiar as decisões de gestão tanto na seleção de espécies e na intensidade de corte. Os sistemas de manejo florestal na Amazônia brasileira devem considerar as estruturas florestais iniciais e remanescentes para definir estratégias de seleção das espécies e árvores a serem exploradas.

Considerando a ecologia das árvores nos processos de produtividade, verifica-se que esta é regulada principalmente por espécies demandantes de luz. As espécies

tolerantes à sombra pouco contribuem para a produtividade após 33 anos do primeiro corte. A aplicação de tratamentos silviculturais podem favorecer o crescimento e principalmente reduzir a perda (mortalidade) de árvores remanescentes grandes prontas para a próxima colheita. As regras nacionais de manejo florestal na Amazônia brasileira precisam ser aprimoradas para alcançar a sustentabilidade do manejo ao longo prazo.

O atual ciclo de corte adotado na Amazônia brasileira para exploração utilizando máquinas, entre 25 e 35 anos, não é suficiente para recuperar o volume de madeira em pé de espécies de alto valor comercial. Quantidade considerável de espécies exploradas no primeiro corte podem não se recuperar no próximo ciclo de corte (BRAZ et al., 2015; PUTZ et al., 2012, 2019; SIST; FERREIRA, 2007). Sugere-se que, para garantir a produção de madeira a longo prazo, deve-se promover um número significativo de espécies comerciais para os seguintes ciclos de corte e permitir a recuperação dos estoques iniciais de espécies colhidas no primeiro ciclo (BRANDEIS; BRANDEIS, 2021; CASTRO et al., 2021; DE AVILA et al., 2017). Portanto, a sustentabilidade da produção de madeira depende plenamente do planejamento da exploração (BRAZ et al., 2015).

No capítulo 2, tratei principalmente da mortalidade das árvores em florestas sob manejo florestal. Diversos fatores ecológicos e climáticos podem influenciar diretamente na mortalidade das árvores. Determinou-se a taxa de mortalidade para árvores remanescentes com  $DAP \geq 20$  cm em diferentes grupos ecológicos – pioneiras (P), demandantes de luz (LD) e tolerantes à sombra (ST) – nas diferentes etapas de monitoramento da floresta (inicial, intermediária e final). Considerou-se a etapa inicial nos períodos compreendidos até o 4º ano após a exploração, a etapa intermediária entre o 5º e 12º ano após a exploração e a fase final a partir do 13º ano.

Os resultados mostraram que as taxas de mortalidade variam nas diferentes fases das florestas exploradas, sendo mais elevadas para as espécies pioneiras e demandantes de luz, especialmente na fase intermediária após a exploração. As espécies tolerantes à sombra foram influenciadas por características do solo, como o teor de silte, de areia, fósforo e carbono total, enquanto nas florestas não exploradas, a estrutura da floresta e fatores climáticos, como a intensidade dos meses secos, desempenharam papéis importantes nas taxas de mortalidade para as espécies pioneiras e demandantes de luz. Nas etapas intermediária e final de monitoramento das florestas exploradas, as taxas de mortalidade foram relacionadas com características do solo, tais como o teor de areia, argila, carbono total e a capacidade de troca de cátions, além de eventos climáticos extremos, como meses secos, ocorrências de El Niño e temperaturas extremas. O tempo

decorrido após a exploração também teve impacto nas taxas de mortalidade. Esses achados destacam a complexa interação entre solo, clima, estrutura da floresta na ecologia da mortalidade das árvores, ressaltando a relevância de considerar esses fatores na gestão e na conservação desses ecossistemas diante de eventos climáticos extremos e práticas de manejo florestal.

A mortalidade das árvores remanescentes tende a aumentar após as operações de exploração florestal (DE AVILA et al., 2017; DE OLIVEIRA et al., 2019; PINARD; PUTZ, 1996), sendo refletido nos primeiros anos após exploração (DE OLIVEIRA et al., 2019; RUTISHAUSER et al., 2015) e mantendo-se elevada até períodos maiores do que apresentado anteriormente pela literatura científica (do 5º ao 12º ano neste estudo). Portanto, a intensidade de exploração finalmente define o grau de conservação e de manutenção da floresta em pé ao longo dos anos (ASNER et al., 2002; TRITSCH et al., 2016). Assim, as taxas de mortalidade calculadas neste estudo para as diferentes etapas de monitoramento da floresta e dos grupos ecológicos podem servir de base para o aprimoramento de modelos de dinâmica populacional de árvores em florestas manejadas na Amazônia Brasileira.

As espécies pioneiras e demandantes de luz crescem mais rapidamente e morrem mais frequentemente do que as espécies tolerantes à sombra que se caracterizam por baixo crescimento e baixa mortalidade; isto sendo moderado pela estatura da árvore (ALDER et al., 2002). As árvores menores são significativamente mais propensas a morrer do que as árvores maiores (COOMES; ALLEN, 2007). Embora a competição seja importante na mortalidade de árvores em povoamentos naturais (ENQUIST; NIKLAS, 2001), as árvores grandes podem apresentar altas taxas de mortalidade por causa de fortes distúrbios (COOMES et al., 2003; MULLER-LANDAU et al., 2006) e variações na estrutura de florestas exploradas neste estudo.

Além das atividades antropogênicas, os gradientes climáticos também intensificam a mortalidade das árvores. Nas regiões mais secas os padrões de distribuição das espécies estão se modificando sugerindo que as florestas amazônicas estão passando por condições climáticas além de seus limites adaptativos, incrementando o risco de morte das árvores (AUBRY-KIENTZ et al., 2015; ESQUIVEL-MUELBERT et al., 2020). Previsões dos modelos climáticos sugerem um aumento do risco de secas nas florestas tropicais nas próximas décadas (BURBAN et al., 2016; CORLETT, 2016; SULLIVAN et al., 2020).

No capítulo 3, enfatizei que o estudo do crescimento das árvores em florestas

exploradas ainda é um desafio complexo devido à diversidade de espécies, comportamentos ecológicos e interações com o clima, o solo e fatores estruturais. Nesse estudo, interessei-me pelas relações entre as variáveis de solo, clima e exploração que afetam o crescimento das árvores. A análise envolveu um amplo conjunto de dados coletados ao longo de mais de 33 anos em 166 parcelas permanentes. Foram identificados 10 grupos de espécies com diferenças significativas no crescimento e no tamanho máximo das árvores, com base em suas características ecológicas. A modelização do crescimento revelou a heterogeneidade deste processo, sendo influenciado por fatores como disponibilidade de luz, nutrientes e competição, bem como propriedades do solo, como teor de areia, carbono total e capacidade de troca catiônica, que podem tanto acelerar quanto limitar o crescimento das árvores.

A análise destaca também a relevância do agrupamento de espécies com base em suas características ecológicas, crescimento e tamanho para decisões de manejo das florestas, permitindo a adoção de práticas adequadas para a conservação dos recursos florestais. O estudo ressalta a importância do monitoramento contínuo e da análise de dados de longo prazo para compreender os padrões de crescimento das árvores e tomar decisões informadas em relação à conservação, exploração seletiva e manejo adequado das florestas, especialmente em face das mudanças climáticas e práticas de manejo florestal. A diversidade e complexidade dos fatores envolvidos exigem uma abordagem integrada para compreender melhor a dinâmica das florestas e promover a sustentabilidade do manejo florestal.

À medida que a sucessão ecológica de uma floresta ocorre, os grupos de espécies variam amplamente em sua longevidade, abundância e recrutamento, sugerindo que a classificação fixa de grupos ecológicos pode ser inadequada para descrever toda a gama de diversidade ecológica de árvores (CHAZDON et al., 2010). As espécies demandantes de luz apresentam crescimento em diâmetro significativamente superior às demais espécies, tolerantes à sombra e pioneiras, fato também mencionado por Costa et al. (2008). Porém, espécies de crescimento lento e tolerantes à sombra, além de ocuparem em grande número o estrato inferior (LOEWENSTEIN et al., 2000) apresentam crescimento constante independentemente da posição de dominância (dominantes ou impedidas). Torna-se, portanto, indispensável a análise criteriosa das espécies para a aplicação de tratamentos silviculturais que garantam o aumento das taxas de crescimento das espécies madeireiras.

Meu estudo corrobora que o crescimento das árvores é controlado pelas condições

ambientais e climáticas (QUESADA et al., 2012; VILANOVA et al., 2018). O estado de nutrientes e propriedades físicas do solo são importantes e limitam o crescimento da floresta, influenciando direta ou indiretamente na dinâmica das espécies (QUESADA et al., 2012; SCHOENHOLTZ et al., 2000).

Importante considerar que, no futuro, as florestas tropicais manejadas podem estar ameaçadas pelas mudanças climáticas, onde espécies madeireiras podem ser mais susceptíveis e vulneráveis a essas mudanças (FARGEON et al., 2016). Neste estudo, observou-se que a interação entre o clima e a competição controlam as respostas de crescimento das árvores, levando a previsões imprecisas da dinâmica das espécies (CLARK et al., 2014; ESQUIVEL-MUELBERT et al., 2020).

Por fim, é importante salientar que a falta de programas contínuos de monitoramento das florestas é um risco para a ecologia e para o manejo dos recursos naturais (BOTKIN, 1993; PRETZSCH, 2009). Embora existam dificuldades óbvias na criação de tais programas, eles podem desempenhar um papel fundamental em nossas tentativas de melhorar nosso entendimento das florestas.

## **2. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS**

ALDER, D. et al. A comparison of species growth rates from four moist tropical forest regions using increment-size ordination. **International Forestry Review**, v. 4, n. 3, p. 196–205, 2002.

ASNER, G. P. et al. Remote sensing of selective logging in Amazonia: Assessing limitations based on detailed field observations, Landsat ETM+, and textural analysis. **Remote Sensing of Environment**, v. 80, n. 3, p. 483–496, 2002.

AUBRY-KIENTZ, M. et al. A joint individual-based model coupling growth and mortality reveals that tree vigor is a key component of tropical forest dynamics. **Ecology and Evolution**, v. 5, n. 12, p. 2457–2465, 29 jun. 2015.

BOTKIN, D. B. **Forest Dynamics: An Ecological Model**. Oxford: Oxford University Press, 1993.

BRANDEIS, T. J.; BRANDEIS, C. Assessing Tree Mortality Probability in Harvested Hardwood Stands Using Long-Term Forest Inventory Data. **Forest Science**, p. 1–10, 2021.

BRAZ, E. M. et al. Criteria to be considered to achieve a sustainable second cycle in

- Amazon Forest. **Pesquisa Florestal Brasileira**, v. 35, n. 83, p. 209, 30 set. 2015.
- BURBAN, B. et al. The response of tropical rainforests to drought-lessons from recent research and future prospects. **Annals of Forest Science**, v. 73, n. 1, p. 27–44, 2016.
- CARVALHO, J. DE. **Structure and dynamics of a logged over Brazilian Amazonian rain forest**. [s.l.] Oxford University,(RU), 1992.
- CASTRO, T. DA C. et al. The continuous timber production over cutting cycles in the Brazilian Amazon depends on volumes of species not harvested in previous cuts. **Forest Ecology and Management**, v. 490, p. 119124, 15 jun. 2021.
- CHAZDON, R. L. et al. Composition and dynamics of functional groups of trees during tropical forest succession in northeastern Costa Rica. **Biotropica**, v. 42, n. 1, p. 31–40, 1 jan. 2010.
- CLARK, J. S. et al. Competition-interaction landscapes for the joint response of forests to climate change. **Global Change Biology**, v. 20, n. 6, p. 1979–1991, 2014.
- COOMES, D. A. et al. Disturbances prevent stem size-density distributions in natural forests from following scaling relationships. **Ecology Letters**, v. 6, n. 11, p. 980–989, 1 nov. 2003.
- COOMES, D. A.; ALLEN, R. B. Mortality and tree-size distributions in natural mixed-age forests. **Journal of Ecology**, v. 95, n. 1, p. 27–40, 1 jan. 2007.
- CORLETT, R. T. The Impacts of Droughts in Tropical Forests. **Trends in Plant Science**, v. 21, n. 7, p. 584–593, 2016.
- COSTA, H. M. D.; SILVA, J. N. M.; CARVALHO, J. O. P. Crescimento de árvores em uma área de terra firme na Floresta Nacional do Tapajós após a colheita de madeira. **Rev. ciênc. agrár**, v. 50, p. 63–76, 2008.
- DE AVILA, A. L. et al. Recruitment, growth and recovery of commercial tree species over 30 years following logging and thinning in a tropical rain forest. **Forest Ecology and Management**, v. 385, p. 225–235, 1 fev. 2017.
- DE OLIVEIRA, E. K. B. et al. Monitoramento da estrutura e caracterização ecológica em

floresta tropical manejada na Amazônia Brasileira CIÊNCIAS FLORESTAIS (FOREST SCIENCES). **Rev. Bras. Cienc. Agrar**, v. 6867, n. 4, 2019.

DIONISIO, L. F. S. et al. Growth, mortality, and recruitment of tree species in an Amazonian rainforest over 13 years of reduced impact logging. **Forest Ecology and Management**, v. 430, p. 150–156, 15 dez. 2018.

ENQUIST, B. J.; NIKLAS, K. J. Invariant scaling relations across tree-dominated communities. **Nature**, v. 410, n. 6829, p. 655–660, 5 abr. 2001.

ESQUIVEL-MUELBERT, A. et al. Tree mode of death and mortality risk factors across Amazon forests. **Nature Communications**, v. 11, n. 5515, 2020.

FARGEON, H. et al. Vulnerability of Commercial Tree Species to Water Stress in Logged Forests of the Guiana Shield. **Forests**, v. 7, n. 12, p. 105, 2016.

GÜNTER, S. Introduction to Silviculture in the Tropics. In: **Gunter,S.; Weber, Mi.; Stimm, B.; Mosandl, R. Silviculture in the Tropics**. Berlin: Tropical Forestry, 2011. p. 3–10.

LOEWENSTEIN, E. F.; JOHNSON, P. S.; GARRETT, H. E. Age and diameter structure of a managed uneven-aged oak forest. **Canadian Journal of Forest Research**, v. 30, n. 7, p. 1060–1070, 2000.

MULLER-LANDAU, H. C. et al. Comparing tropical forest tree size distributions with the predictions of metabolic ecology and equilibrium models. **Ecology Letters**, v. 9, n. 5, p. 589–602, 1 maio 2006.

PINARD, M. A.; PUTZ, F. E. Retaining Forest Biomass by Reducing Logging Damage. **Biotropica**, v. 28, n. 3, p. 278, 1996.

PRETZSCH, H. Forest Dynamics, Growth, and Yield. In: **Forest Dynamics, Growth and Yield**. [s.l.] Springer Berlin Heidelberg, 2009. p. 1–39.

PUTZ, F. E. et al. Sustaining conservation values in selectively logged tropical forests: The attained and the attainable. **Conservation Letters**, v. 5, n. 4, p. 296–303, ago. 2012.

PUTZ, F. E. et al. Intact Forest in Selective Logging Landscapes in the Tropics. **Frontiers**

in **Forests and Global Change**, v. 2, p. 30, 2019.

QUESADA, C. A. et al. Basin-wide variations in Amazon forest structure and function are mediated by both soils and climate. **Biogeosciences**, v. 9, n. 6, p. 2203–2246, 2012.

RUTISHAUSER, E. et al. Rapid tree carbon stock recovery in managed Amazonian forests. **Current Biology**, v. 25, n. 18, p. R787–R788, 2015.

SCHOENHOLTZ, S. H.; MIEGROET, H. VAN; BURGER, J. A. **A review of chemical and physical properties as indicators of forest soil quality: Challenges and opportunities** *Forest Ecology and Management* Elsevier, , 1 nov. 2000.

SHENKIN, A. et al. Fates of trees damaged by logging in Amazonian Bolivia. **Forest Ecology and Management**, v. 357, p. 50–59, 1 dez. 2015.

SILVA, J. N. M.; DE CARVALHO, J. O. P.; LOPES, J. DO C. A. **Um sistema silvicultural policíclico para produção sustentada de madeira na Amazônia brasileira. In: Embrapa Amazônia Oriental-Artigo em anais de congresso (ALICE). In: SIMPÓSIO SILVICULTURA NA AMAZÔNIA ORIENTAL: contribuições do Projeto Embrapa/DFID, 199.** Belém, PA.: Resumos expandidos. Belém, PA: EMBRAPACPATU: DFID, 1999.

SIST, P.; FERREIRA, F. N. Sustainability of reduced-impact logging in the Eastern Amazon. **Forest Ecology and Management**, v. 243, n. 2–3, p. 199–209, 2007.

SIST, P.; NGUYEN-THÉ, N. Logging damage and the subsequent dynamics of a dipterocarp forest in East Kalimantan (1990-1996). **Forest Ecology and Management**, v. 165, n. 1–3, p. 85–103, 15 jul. 2002.

SULLIVAN, M. J. P. et al. Long-term thermal sensitivity of Earth's tropical forests. **Science**, v. 368, n. 6493, p. 869–874, 2020.

TRITSCH, I. et al. Multiple Patterns of Forest Disturbance and Logging Shape Forest Landscapes in Paragominas, Brazil. **Forests**, v. 7, n. 12, p. 315, 2016.

VILANOVA, E. et al. Environmental drivers of forest structure and stem turnover across Venezuelan tropical forests. **PLoS ONE**, v. 13, n. 6, p. e0198489, 2018.

## ANEXOS

### Capítulo 1

Tabela S1. Produtividade (IPA) das espécies em floresta explorada (LF) e não explorada (UF). GE, grupo de espécies de valor misto exploradas em 1979; G1, G2 e G3 são grupos de, respectivamente, madeira de alto, médio e baixo valor.

Floresta	Espécie	N. Ind	IPA (m <sup>3</sup> .ha <sup>-1</sup> .year <sup>-1</sup> )	Grupo	GE	Grupo ecológico
LF	<i>Manilkara elata</i> (Ducke) Standl.	11	0.069	G1	x	ST
LF	<i>Hymenaea courbaril</i> L.	4	0.035	G1	x	LD
LF	<i>Pouteria bilocularis</i> (H.J.P.Winkl.) Baehni	14	0.028	G1	x	ST
LF	<i>Ocotea aciphylla</i> (Nees & Mart.) Mez	11	0.022	G1	x	ST
LF	<i>Cordia bicolor</i> A.DC.	5	0.020	G1	x	LD
LF	<i>Mezilaurus lindaviana</i> Schwacke & Mez	3	0.017	G1	x	ST
LF	<i>Ocotea neesiana</i> (Miq.) Kosterm.	9	0.017	G1		ST
LF	<i>Astronium graveolens</i> Jacq.	2	0.015	G1		LD
LF	<i>Dipteryx odorata</i> (Aubl.) Willd.	3	0.014	G1		LD
LF	<i>Micropholis melinoniana</i> Pierre	3	0.013	G1		ST
LF	<i>Mezilaurus ita-uba</i> (Meisn.) Taub. ex Mez	5	0.007	G1	x	ST
LF	<i>Vatairea sericea</i> (Ducke) Ducke	2	0.007	G1	x	LD
LF	<i>Hymenolobium excelsum</i> Ducke	1	0.004	G1	x	LD
LF	<i>Hymenaea parvifolia</i> Huber	1	0.004	G1	x	LD
LF	<i>Ocotea longifolia</i> Kunth	2	0.003	G1	x	ST
LF	<i>Clarisia racemosa</i> Ruiz & Pav.	1	0.003	G1		LD
LF	<i>Carapa guianensis</i> Aubl.	55	0.297	G2	x	LD
LF	<i>Virola michelii</i> Heckel	22	0.119	G2	x	LD
LF	<i>Couratari stellata</i> A.C.Sm.	20	0.111	G2	x	ST
LF	<i>Swartzia polyphylla</i> DC.	2	0.057	G2		LD
LF	<i>Protium altsonii</i> Sandwith	20	0.034	G2		ST
LF	<i>Eschweilera pedicellata</i> (Rich.) S.A.Mori	8	0.034	G2	x	ST
LF	<i>Erisma uncinatum</i> Warm.	2	0.031	G2	x	LD
LF	<i>Couratari oblongifolia</i> Ducke & R.Knuth	4	0.029	G2	x	ST
LF	<i>Protium apiculatum</i> Swart	7	0.027	G2		ST
LF	<i>Eschweilera grandiflora</i> (Aubl.) Sandwith	13	0.027	G2		ST
LF	<i>Lecythis lurida</i> (Miers) S.A.Mori	9	0.023	G2	x	ST
LF	<i>Vochysia maxima</i> Ducke	1	0.019	G2	x	LD
LF	<i>Apuleia leiocarpa</i> (Vogel) J.F.Macbr.	2	0.017	G2	x	LD
LF	<i>Chamaecrista scleroxylon</i> (Ducke) H.S.Irwin & Barneby	10	0.017	G2		LD
LF	<i>Symphonia globulifera</i> L.f.	3	0.010	G2		ST
LF	<i>Minquartia guianensis</i> Aubl.	6	0.010	G2		LD

LF	<i>Candolleodendron brachystachyum</i> (DC.) Cowan	1	0.007	G2		In
LF	<i>Cariniana</i> sp.	1	0.004	G2		In
LF	<i>Aniba burchellii</i> Kosterm.	1	0.001	G2		ST
LF	<i>Zollernia paraensis</i> Huber	1	0.001	G2		In
LF	<i>Couratari</i> sp.	1	0.001	G2	x	ST
LF	<i>Pouteria caimito</i> (Ruiz & Pav.) Radlk.	1	0.000	G2		ST
LF	<i>Tachigali chrysophylla</i> (Poepp.) Zarucchi & Herend.	10	0.263	G3	x	LD
LF	<i>Parkia multijuga</i> Benth.	4	0.082	G3		LD
LF	<i>Bixa arborea</i> Huber	12	0.070	G3		LD
LF	<i>Jacaranda copaia</i> (Aubl.) D.Don	8	0.069	G3	x	P
LF	<i>Alexa grandiflora</i> Ducke	9	0.067	G3	x	LD
LF	<i>Sloanea guianensis</i> (Aubl.) Benth.	7	0.065	G3		P
LF	<i>Rinorea guianensis</i> Aubl.	89	0.049	G3		ST
LF	<i>Pseudopiptadenia suaveolens</i> (Miq.) J.W. Grimes	4	0.049	G3	x	LD
LF	<i>Goupia glabra</i> Aubl.	10	0.047	G3	x	P
LF	<i>Sloanea grandiflora</i> Sm.	10	0.039	G3		P
LF	<i>Brosimum acutifolium</i> Huber	5	0.036	G3		ST
LF	<i>Chimarrhis turbinata</i> DC.	8	0.036	G3		ST
LF	<i>Bertholletia excelsa</i> Bonpl.	3	0.033		x	LD
LF	<i>Endopleura uchi</i> (Huber) Cuatrec.	5	0.033	G3		ST
LF	<i>Pouteria oppositifolia</i> (Ducke) Baehni	9	0.027	G3		ST
LF	<i>Eschweilera coriacea</i> (DC.) S.A.Mori	14	0.026	G3		ST
LF	<i>Maytenus pruinosa</i> Reissek	8	0.026	G3		ST
LF	<i>Enterolobium maximum</i> Ducke	1	0.026	G3		LD
LF	<i>Guatteria poeppigiana</i> Mart.	5	0.025	G3		ST
LF	Sapotaceae sp.	11	0.024		x	In
LF	<i>Eschweilera grandiflora</i> (Aubl.) Sandwith	35	0.021	G3		ST
LF	<i>Pouteria guianensis</i> Aubl.	6	0.021	G3		ST
LF	<i>Diospyros velutinoso</i> Bakh.	3	0.020	G3		ST
LF	<i>Copaifera multijuga</i> Hayne	3	0.019	G3	x	LD
LF	<i>Albizia pedicellaris</i> (Dc.) L.Rico	1	0.019	G3		LD
LF	<i>Helicostylis pedunculata</i> Benoist	7	0.019	G3	x	LD
LF	<i>Brosimum potabile</i> Ducke	4	0.019	G3	x	ST
LF	<i>Glycydendron amazonicum</i> Ducke	3	0.019		x	LD
LF	<i>Brosimum parinarioides</i> Ducke	4	0.018	G3	x	LD
LF	<i>Dialium guineense</i> Willd.	7	0.017	G3	x	LD
LF	<i>Sterculia speciosa</i> K. Schum.	4	0.017	G3	x	LD
LF	<i>Ormosia flava</i> (Ducke) Rudd	4	0.015	G3	x	LD
LF	<i>Brosimum lactescens</i> (S.Moore) C.C.Berg	5	0.014	G3	x	ST
LF	<i>Swartzia laurifolia</i> Benth.	2	0.013	G3	x	LD
LF	<i>Platymiscium filipes</i> Benth.	2	0.011	G3		LD
LF	<i>Neea floribunda</i> Poepp. & Endl.	6	0.011	G3		ST
LF	<i>Caryocar villosum</i> (Aubl.) Pers.	1	0.010	G3	x	LD

LF	<i>Swartzia grandifolia</i> Benth.	3	0.009	G3	x	LD
LF	Lauraceae sp.	6	0.009		x	LD
LF	<i>Neea glomeruliflora</i> Heimerl	4	0.008	G3		ST
LF	<i>Ormosia nobilis</i> Tul.	2	0.007	G3		LD
LF	<i>Eriotheca longipedicellata</i> (Ducke) A.Robyns	2	0.007	G3		LD
LF	<i>Tapirira guianensis</i> Aubl.	1	0.006	G3		LD
LF	<i>Apeiba tibourbou</i> Aubl.	3	0.006	G3		P
LF	<i>Terminalia amazonia</i> (J.F.Gmel.) Exell	1	0.005	G3	x	LD
LF	<i>Swartzia arborescens</i> (Aubl.) Pittier	2	0.005	G3		LD
LF	<i>Inga heterophylla</i> Willd.	2	0.005	G3		LD
LF	<i>Brosimum guianense</i> (Aubl.) Huber ex Ducke	4	0.005	G3		ST
LF	<i>Abarema cochleata</i> (Willd.) Barneby & J.W.Grimes	2	0.005	G3		LD
LF	<i>Luehea speciosa</i> Willd.	1	0.004	G3		LD
LF	<i>Aspidosperma duckei</i> Huber	1	0.004		x	LD
LF	<i>Sapium marmieri</i> Huber	1	0.004	G3		P
LF	<i>Maquira sclerophylla</i> (Ducke) C.C.Berg	2	0.004	G3		LD
LF	<i>Iryanthera sagotiana</i> (Benth.) Warb.	2	0.004	G3		LD
LF	<i>Geissospermum sericeum</i> Miers	3	0.004	G3		ST
LF	<i>Trymatococcus amazonicus</i> Poepp. & Endl.	3	0.003	G3		LD
LF	<i>Protium</i> sp.	1	0.003	G3		ST
LF	<i>Swartzia</i> sp.	2	0.003	G3	x	LD
LF	<i>Pourouma guianensis</i> Aubl.	1	0.003	G3		P
LF	<i>Couratari guianensis</i> Aubl.	2	0.003	G3	x	ST
LF	<i>Pterocarpus amazonum</i> (Benth.) Amshoff	1	0.003	G3		LD
LF	<i>Apeiba glabra</i> Aubl.	2	0.003	G3		P
LF	<i>Talisia longifolia</i> (Benth.) Radlk.	2	0.002	G3		ST
LF	<i>Sacoglottis amazonica</i> Mart.	1	0.002	G3		ST
LF	<i>Virola elongata</i> (Benth.) Warb.	1	0.002		x	LD
LF	<i>Ecclinusa ramiflora</i> Mart.	2	0.002	G3		ST
LF	<i>Laetia procera</i> (Poepp.) Eichler	1	0.002	G3		P
LF	<i>Lecythis pisonis</i> Cambess.	1	0.001	G3	x	LD
LF	<i>Apeiba petoumo</i> Aubl.	1	0.001	G3		P
LF	<i>Iryanthera juruensis</i> Warb.	1	0.001	G3		LD
LF	<i>Protium pallidum</i> Cuatrec.	1	0.001	G3		ST
LF	<i>Pogonophora schomburgkiana</i> Miers ex Benth.	1	0.001	G3		P
LF	<i>Lissocarpa benthamii</i> Gürke	1	0.001	G3		In
LF	<i>Aspidosperma macrocarpon</i> Mart.	1	0.001	G3		LD
LF	<i>Maquira sclerophylla</i> (Ducke) C.C.Berg	1	0.001	G3	x	LD
LF	<i>Licania canescens</i> Benoist	1	0.000	G3		ST
UF	<i>Hymenaea courbaril</i> L.	10	0.269	G1	x	LD

UF	<i>Hymenaea parvifolia</i> Huber	3	0.084	G1	x	LD
UF	<i>Dipteryx odorata</i> (Aubl.) Willd.	2	0.042	G1		LD
UF	<i>Bowdichia nitida</i> Benth.	2	0.023	G1	x	LD
UF	<i>Mezilaurus lindaviana</i> Schwacke & Mez	2	0.019	G1	x	ST
UF	<i>Astronium lecointei</i> Ducke	2	0.018	G1	x	LD
UF	<i>Manilkara elata</i> (Ducke) Standl.	4	0.017	G1	x	ST
UF	<i>Cordia bicolor</i> A.DC.	5	0.015	G1	x	LD
UF	<i>Ocotea aciphylla</i> (Nees & Mart.) Mez	7	0.011	G1	x	ST
UF	<i>Handroanthus serratifolius</i> (Vahl) S.O.Grose	1	0.011	G1	x	LD
UF	<i>Mezilaurus ita-uba</i> (Meisn.) Taub. ex Mez	1	0.010	G1	x	ST
UF	<i>Pouteria bilocularis</i> (H.J.P.Winkl.) Baehni	3	0.009	G1	x	ST
UF	<i>Astronium graveolens</i> Jacq.	2	0.007	G1		LD
UF	<i>Virola divergens</i> Ducke	1	0.002	G1	x	LD
UF	<i>Micropholis melinoniana</i> Pierre	1	0.000	G1		ST
UF	<i>Bowdichia</i> sp.	1	0.000	G1		LD
UF	<i>Protium apiculatum</i> Swart	34	0.127	G2		ST
UF	<i>Virola michelii</i> Heckel	12	0.117	G2	x	LD
UF	<i>Couratari stellata</i> A.C.Sm.	19	0.100	G2	x	ST
UF	<i>Erisma uncinatum</i> Warm.	2	0.073	G2	x	LD
UF	<i>Couratari oblongifolia</i> Ducke & R.Knuth	4	0.070	G2	x	ST
UF	<i>Vochysia maxima</i> Ducke	5	0.031	G2	x	LD
UF	<i>Bagassa guianensis</i> Aubl.	3	0.029	G2	x	P
UF	<i>Lecythis lurida</i> (Miers) S.A.Mori	9	0.025	G2	x	ST
UF	<i>Protium altsonii</i> Sandwith	7	0.018	G2		ST
UF	<i>Carapa guianensis</i> Aubl.	4	0.015	G2	x	LD
UF	<i>Chamaecrista scleroxylon</i> (Ducke) H.S.Irwin & Barneby	4	0.012	G2		LD
UF	<i>Pouteria pouteria</i> sp NA	2	0.008	G2		ST
UF	<i>Symphonia globulifera</i> L.f.	1	0.002	G2		ST
UF	<i>Minuartia guianensis</i> Aubl.	1	0.001	G2		LD
UF	<i>Swartzia polyphylla</i> DC.	1	0.000	G2		LD
UF	<i>Eschweilera grandiflora</i> (Aubl.) Sandwith	1	0.000	G2		ST
UF	<i>Tachigali myrmecophila</i> (Ducke) Ducke	14	0.516	G3	x	LD
UF	<i>Bixa arborea</i> Huber	18	0.199	G3		LD
UF	<i>Pourouma guianensis</i> Aubl.	11	0.153	G3		P
UF	<i>Jacaranda copaia</i> (Aubl.) D.Don	7	0.123	G3	x	P
UF	<i>Inga alba</i> (Sw.) Willd.	4	0.111	G3		LD
UF	<i>Bertholletia excelsa</i> Bonpl.	3	0.101		x	LD
UF	<i>Inga</i> sp.	10	0.098	G3		LD
UF	<i>Alexa grandiflora</i> Ducke	16	0.092	G3	x	LD
UF	<i>Rinorea guianensis</i> Aubl.	71	0.079	G3		ST
UF	<i>Albizia pedicellaris</i> (Dc.) L.Rico	3	0.062	G3		LD

UF	<i>Tachigali chrysophylla</i> (Poepp.) Zarucchi & Herend.	5	0.057	G3	x	LD
UF	<i>Helicostylis pedunculata</i> Benoist	9	0.050	G3	x	LD
UF	<i>Sterculia pruriens</i> (Aubl.) K.Schum.	3	0.042	G3		LD
UF	<i>Laetia procera</i> (Poepp.) Eichler	2	0.038	G3		P
UF	<i>Endopleura uchi</i> (Huber) Cuatrec.	4	0.036	G3		ST
UF	<i>Dialium guineense</i> Willd.	4	0.034	G3	x	LD
UF	<i>Maquira sclerophylla</i> (Ducke) C.C.Berg	6	0.032	G3	x	LD
UF	<i>Cecropia sciadophylla</i> Mart.	3	0.030	G3		P
UF	<i>Brosimum acutifolium</i> Huber	2	0.027	G3		ST
UF	<i>Sloanea grandiflora</i> Sm.	12	0.027	G3		P
UF	<i>Goupia glabra</i> Aubl.	1	0.025	G3	x	P
UF	<i>Tachigali myrmecophila</i> (Ducke) Ducke	4	0.025	G3		LD
UF	<i>Pseudopiptadenia suaveolens</i> (Miq.) J.W. Grimes	4	0.024	G3	x	LD
UF	<i>Ceiba pentandra</i> (L.) Gaertn.	1	0.023	G3	x	LD
UF	Sapotaceae sp.	10	0.023		x	In
UF	<i>Apeiba petoumo</i> Aubl.	2	0.023	G3		P
UF	<i>Glycydendron amazonicum</i> Ducke	3	0.021		x	LD
UF	<i>Swartzia grandifolia</i> Benth.	3	0.019	G3	x	LD
UF	Lauraceae sp.	7	0.018		x	LD
UF	<i>Chimarrhis turbinata</i> DC.	6	0.018	G3		ST
UF	<i>Inga heterophylla</i> Willd.	2	0.015	G3		LD
UF	<i>Parkia multijuga</i> Benth.	1	0.014	G3		LD
UF	<i>Maytenus pruinosa</i> Reissek	6	0.014	G3		ST
UF	<i>Eschweilera paniculata</i> (O.Berg) Miers	1	0.013	G3	x	ST
UF	<i>Iryanthera sagotiana</i> (Benth.) Warb.	3	0.011	G3		LD
UF	<i>Tapirira guianensis</i> Aubl.	2	0.011	G3		LD
UF	<i>Eschweilera grandiflora</i> (Aubl.) Sandwith	22	0.010	G3		ST
UF	<i>Sacoglottis guianensis</i> Benth.	4	0.010	G3		ST
UF	<i>Copaifera reticulata</i> Ducke	1	0.009	G3		LD
UF	<i>Lecythis pisonis</i> Cambess.	2	0.009	G3	x	LD
UF	<i>Melicoccus pedicellaris</i> (Radlk.) Acev.-Rodr.	2	0.009	G3		ST
UF	<i>Simarouba amara</i> Aubl.	2	0.008	G3	x	LD
UF	<i>Brosimum guianense</i> (Aubl.) Huber ex Ducke	6	0.008	G3		ST
UF	<i>Lissocarpa benthamii</i> Gürke	3	0.007	G3		In
UF	<i>Cordia exaltata</i> Lam.	2	0.007		x	LD
UF	<i>Guatteria poeppigiana</i> Mart.	4	0.006	G3		ST
UF	<i>Pterocarpus santalinoides</i> DC.	1	0.006	G3		LD
UF	<i>Abarema cochleata</i> (Willd.) Barneby & J.W.Grimes	4	0.005	G3		LD
UF	<i>Caryocar villosum</i> (Aubl.) Pers.	1	0.005	G3	x	LD
UF	<i>Maquira sclerophylla</i> (Ducke)	4	0.004	G3		LD

C.C.Berg						
UF	<i>Neea floribunda</i> Poepp. & Endl.	2	0.004	G3		ST
UF	<i>Eugenia moschata</i> (Aubl.) Nied. ex T.Durand & B.D.Jacks.	3	0.003	G3		ST
UF	<i>Tetragastris altissima</i> (Aubl.) Swart	1	0.003	G3		ST
UF	<i>Pouteria guianensis</i> Aubl.	4	0.003	G3		ST
UF	<i>Qualea</i> sp.	1	0.002		x	LD
UF	<i>Alexa grandiflora</i> Ducke	1	0.002	G3		LD
UF	<i>Brosimum lactescens</i> (S.Moore) C.C.Berg	2	0.002	G3	x	ST
UF	<i>Diospyros velutinoso</i> Bakh.	1	0.002	G3		ST
UF	<i>Neea glomeruliflora</i> Heimerl	1	0.001	G3		ST
UF	<i>Talisia longifolia</i> (Benth.) Radlk.	1	0.001	G3		ST
UF	<i>Cordia alliodora</i> (Ruiz & Pav.) Oken	1	0.001		x	LD
UF	<i>Eriotheca longipedicellata</i> (Ducke) A.Robyns	1	0.001	G3		LD
UF	<i>Ambelania acida</i> Aubl.	1	0.001	G3		In
UF	<i>Eschweilera coriacea</i> (DC.) S.A.Mori	3	0.001	G3		ST
UF	<i>Apeiba glabra</i> Aubl.	1	0.000	G3	x	P
UF	<i>Eschweilera parviflora</i> (Aubl.) Miers	1	0.000	G3		ST
UF	<i>Pogonophora schomburgkiana</i> Miers ex Benth.	1	0.000	G3		P
UF	<i>Swartzia arborescens</i> (Aubl.) Pittier	1	0.000	G3		LD
UF	<i>Casearia javitensis</i> Kunth	1	0.000	G3		In
UF	<i>Platymiscium filipes</i> Benth.	1	0.000	G3		LD
UF	<i>Mouriri brevipes</i> Hook.	1	0.000	G3		In
UF	<i>Eschweilera</i> sp.	3	0.000	G3		ST
UF	<i>Geissospermum sericeum</i> Miers	3	-0.001	G3		ST
UF	<i>Trymatococcus amazonicus</i> Poepp. & Endl.	7	-0.003	G3		LD

Tabela S2. Volume de madeira em pé nos processos de dinâmica de produtividade, ingresso, incremento diamétrico, mortalidade e mudança de classe para diferentes grupos de espécies de valor comercial na floresta explorada (LF) e floresta virgem (UF). GE, grupo de espécies de valor misto exploradas em 1979; G1, G2 e G3 são grupos de, respectivamente, madeira de alto, médio e baixo valor.

Forest	Group	Size Class	Recruitment (m <sup>3</sup> .ha <sup>-1</sup> .year <sup>-1</sup> )	Mortality (m <sup>3</sup> .ha <sup>-1</sup> .year <sup>-1</sup> )	DG Same Class (m <sup>3</sup> .ha <sup>-1</sup> .year <sup>-1</sup> )	DG Change Class (m <sup>3</sup> .ha <sup>-1</sup> .year <sup>-1</sup> )	Class change OUT (m <sup>3</sup> .ha <sup>-1</sup> .year <sup>-1</sup> )	Class change IN (m <sup>3</sup> .ha <sup>-1</sup> .year <sup>-1</sup> )	IPA (m <sup>3</sup> .ha <sup>-1</sup> .year <sup>-1</sup> )
LF	G1	A	0.11	0.15	0.11	0.07	0.16	0.00	-0.02
LF	G2	A	0.40	0.31	0.30	0.22	0.42	0.00	0.19
LF	G3	A	1.59	0.76	0.38	0.33	0.66	0.00	0.88
LF	GE	A	0.63	0.45	0.44	0.45	0.88	0.00	0.19
LF	G1	B	0.00	0.06	0.04	0.06	0.00	0.16	0.20
LF	G2	B	0.03	0.18	0.15	0.20	0.00	0.42	0.64
LF	G3	B	0.40	0.54	0.19	0.52	0.00	0.66	1.23
LF	GE	B	0.24	0.39	0.19	0.58	0.00	0.88	1.50
UF	G1	A	0.08	0.12	0.15	0.00	0.09	0.00	0.02
UF	G2	A	0.22	0.14	0.38	0.01	0.18	0.00	0.29
UF	G3	A	0.98	1.10	1.40	0.11	0.73	0.00	0.65
UF	GE	A	0.55	0.40	1.02	0.08	0.64	0.00	0.62
UF	G1	B	0.00	0.00	0.39	0.00	0.00	0.09	0.48
UF	G2	B	0.00	0.11	0.22	0.02	0.00	0.18	0.31
UF	G3	B	0.00	0.36	0.50	0.16	0.00	0.73	1.02
UF	GE	B	0.00	0.20	0.96	0.09	0.00	0.64	1.49

DG (Diameter growth), IPA (Timber yield)

## Capítulo 2

Figura S1. Dados climáticos de precipitação e temperatura (mínima e máxima). Etapas das florestas inicial, intermedia e final. Cor vermelha explica os eventos forte e mais fortes de “El Niño” e cor azul os eventos fortes de “La Niña” por cada área experimental sob manejo florestal (SE=Strong El Niño, VSE=Very Strong El Niño and SL=Strong La Niña).

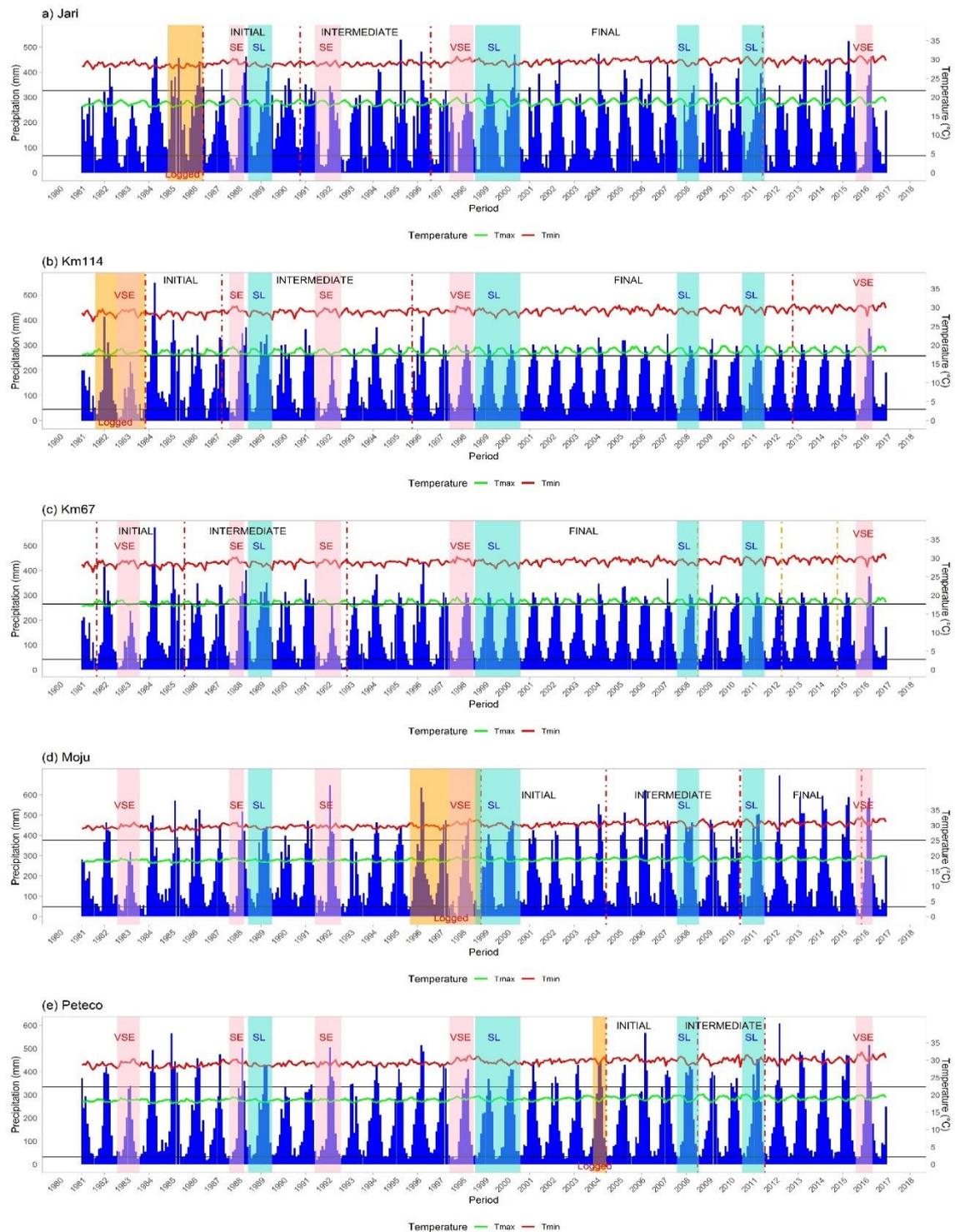


Figura S2. Porcentagem de inércia do PCA, das variáveis explicativas da estrutura florestal, exploração, climáticas e ambientais para as florestas exploradas e não floresta explorada, nas diferentes fases da floresta inicial, intermedia e final

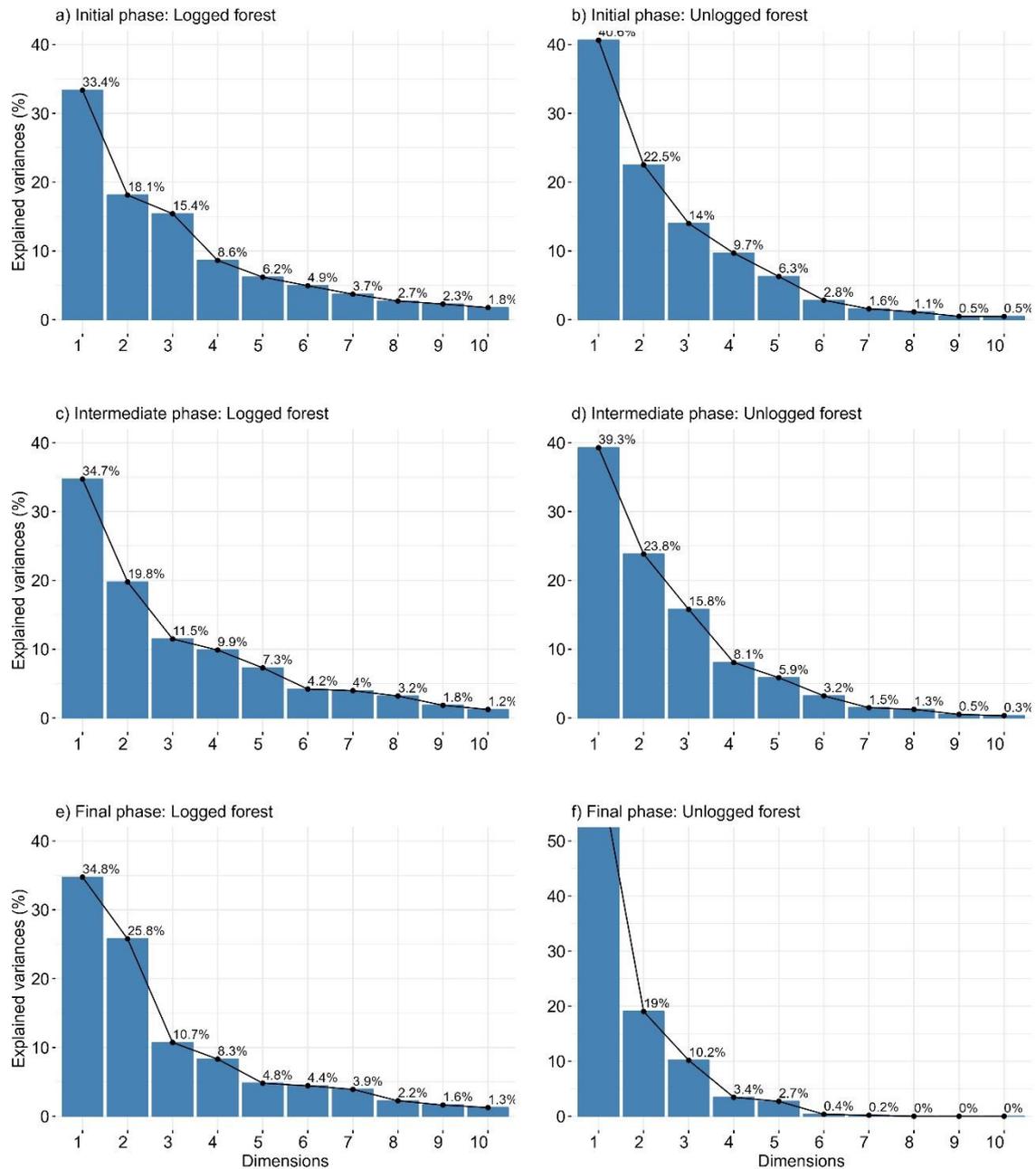


Tabela S1. Resultados das variáveis explicativas do solo, exploração e estrutura das florestas exploradas. Os valores são as médias  $\pm$  desvio padrão. Testes para diferenças entre regiões são fornecidos. Em negrito o maior valor para cada variável. ANOVA para dados com distribuição normal e análises não paramétrico de Kruskal-Wallis  $X^2$  para outras distribuições. As letras mostram as comparações feitas pelo test de Tukey e Wilcoxon aos 95% de significância.

Variáveis	Jari (n=36)	km 114 (n=48)	km 67 (36)	Moju (n=22)	Peteco (n=24)	Estatística	P.valor
Areia (g/kg)	31.65 $\pm$ 0.73 [c]	165.34 $\pm$ 151.95 [b]	23.19 $\pm$ 2.43 [c]	<b>763.41<math>\pm</math>12.46 [a]</b>	36.35 $\pm$ 1.93 [c]	X2=155.56	<0.001
Silte (g/kg)	<b>200.62<math>\pm</math>1.82 [a]</b>	127.96 $\pm$ 21.11 [c]	150.31 $\pm$ 15.78 [b]	80.04 $\pm$ 9.55 [d]	151.78 $\pm$ 9.23 [b]	F=263.4	<0.001
Argila (g/kg)	767.73 $\pm$ 2.16 [b]	709.44 $\pm$ 121.06 [c]	<b>826.50<math>\pm</math>13.93 [a]</b>	156.57 $\pm$ 10.53 [d]	811.87 $\pm$ 9.08 [a]	X2=127.78	<0.001
P_Bray (mg/dm <sup>3</sup> )	0.56 $\pm$ 0.12 [d]	<b>4.00<math>\pm</math>0.46 [a]</b>	3.71 $\pm$ 0.35 [b]	2.06 $\pm$ 0.27 [c]	1.96 $\pm$ 0.24 [c]	F=697.2	<0.001
TEB (cmol/dm <sup>3</sup> )	0.84 $\pm$ 0.04 [c]	<b>1.49<math>\pm</math>0.41 [a]</b>	1.08 $\pm$ 0.23 [b]	0.74 $\pm$ 0.14 [c]	1.44 $\pm$ 0.32 [a]	X2=118.23	<0.001
CEC (cmolc/kg)	9.25 $\pm$ 0.34 [a]	9.30 $\pm$ 0.75 [a]	<b>9.47<math>\pm</math>0.45 [a]</b>	5.67 $\pm$ 0.28 [c]	8.63 $\pm$ 0.51 [b]	X2=83.98	<0.001
CT (g/kg)	<b>30.60<math>\pm</math>1.25 [a]</b>	23.30 $\pm$ 3.54 [c]	24.85 $\pm$ 1.21 [b]	8.91 $\pm$ 1.02 [d]	24.62 $\pm$ 1.45 [b]	X2=118.28	<0.001
Al (cmol/dm <sup>3</sup> )	1.00 $\pm$ 0.04 [d]	1.26 $\pm$ 0.23 [b]	<b>1.46<math>\pm</math>0.13 [a]</b>	0.94 $\pm$ 0.12 [d]	1.11 $\pm$ 0.17 [c]	F=56.67	<0.001
IEv (m <sup>3</sup> ha.ano)	26.98 $\pm$ 12.88 [b]	<b>50.08<math>\pm</math>39.40 [a]</b>	35.19 $\pm$ 24.89[ab]	15.70 $\pm$ 15.14 [b]	21.45 $\pm$ 33.63 [b]	F=9.61	<0.001
AE (N°ha)	4.89 $\pm$ 1.85 [bc]	<b>11.83<math>\pm</math>8.61 [a]</b>	6.63 $\pm$ 4.23[b]	2.91 $\pm$ 2.81 [c]	4.17 $\pm$ 5.84 [bc]	F=16.99	<0.001
ABP (Gm <sup>2</sup> /ha)	1.39 $\pm$ 0.71 [ab]	0.49 $\pm$ 1.55 [b]	0.54 $\pm$ 0.51 [b]	<b>1.70<math>\pm</math>2.42 [a]</b>	0.67 $\pm$ 0.92 [b]	X2=52.50	<0.001
RAB (Gm <sup>2</sup> /há)	0.13 $\pm$ 0.07 [ab]	<b>0.63<math>\pm</math>0.55 [c]</b>	0.33 $\pm$ 0.49 [b]	0.05 $\pm$ 0.22 [a]	0.34 $\pm$ 0.65 [b]	X2=35.415	<0.001
G (m <sup>2</sup> )	21.55 $\pm$ 2.86[a]	22.81 $\pm$ 6.26[a]	<b>23.59<math>\pm</math>4.03[a]</b>	<b>23.06<math>\pm</math>4.18[a]</b>	21.18 $\pm$ 4.56[a]	F=2.85	0.217
Abundancia (Ind/ha)	183 $\pm$ 22.79 [c]	<b>207<math>\pm</math>40.69 [ab]</b>	213 $\pm$ 2767 [a]	215 $\pm$ 25.21 [a]	187 $\pm$ 25.41 [bc]	X2=28.92	<0.001
Hm (m)	<b>21.44<math>\pm</math>0.37 [a]</b>	20.79 $\pm$ 0.75 [b]	20.47 $\pm$ 0.72 [c]	20.79 $\pm$ 0.59 [c]	21.06 $\pm$ 0.81 [d]	F=122.7	<0.001

Tabela S2. Resultados resumidos das variáveis de solo e estrutura das florestas não exploradas. Os valores são as médias  $\pm$  desvio padrão. Testes para diferenças entre regiões são fornecidos. Em negrito o maior valor para cada variável. ANOVA para dados com distribuição normal e análises não paramétrico de Kruskal-Wallis  $X^2$  para outras distribuições. As letras mostram as comparações feitas pelo test de Tukey e Wilcoxon aos 95% de significância.

Variáveis	Jari (n=4)	km 114 (n=12)	km 67 (18)	Peteco (n=12)	Estadística	P.valor
Areia (g/kg)	39.18 $\pm$ 4.81 [b]	<b>300.02<math>\pm</math>101.40 [a]</b>	20.86 $\pm$ 0.60 [b]	35.22 $\pm$ 2.27 [b]	X2=34.76	<0.001
Silte (g/kg)	<b>197.86<math>\pm</math>0.19 [a]</b>	117.08 $\pm$ 10.81 [c]	163.41 $\pm$ 10.78 [b]	158.75 $\pm$ 9.68 [b]	F= 84.4	<0.001
Argila (g/kg)	760.46 $\pm$ 0.41 [b]	582.95 $\pm$ 89.59 [c]	<b>815.75<math>\pm</math>10.28 [a]</b>	806.03 $\pm$ 9.69 [ab]	X2=34.76	<0.001
P_Bray (mg/dm3)	0.64 $\pm$ 0.01 [c]	<b>3.88<math>\pm</math>0.40 [a]</b>	<b>3.55<math>\pm</math>0.72 [a]</b>	2.14 $\pm$ 0.29 [b]	F=56.27	<0.001
TEB (cmol/dm3)	0.95 $\pm$ 0.01 [b]	<b>1.28<math>\pm</math>0.27 [b]</b>	1.13 $\pm$ 0.23 [b]	<b>1.80<math>\pm</math>0.69 [a]</b>	X2=15.48	0.001
CEC (cmolc/kg)	<b>9.86<math>\pm</math>0.05 [a]</b>	8.47 $\pm$ 0.63 [b]	<b>9.71<math>\pm</math>0.19 [a]</b>	8.78 $\pm$ 0.42 [b]	X2=33.75	<0.001
CT (g/kg)	<b>31.44<math>\pm</math>0.10 [a]</b>	20.08 $\pm$ 3.13 [c]	25.56 $\pm$ 1.12 [b]	25.11 $\pm$ 1.36 [b]	X2=28.54	<0.001
Al (cmol/dm3)	1.14 $\pm$ 0.01 [b]	<b>1.54<math>\pm</math>0.30 [a]</b>	<b>1.45<math>\pm</math>0.11 [a]</b>	1.02 $\pm$ 0.16 [b]	F=18.74	<0.001
G (m2)	24.15 $\pm$ 3.46 [a]	<b>27.18<math>\pm</math>7.51[a]</b>	19.16 $\pm$ 8.01[ab]	19.59 $\pm$ 8.62[b]	F=3.023	0.04
Abundance (Ind/ha)	207 $\pm$ 18.93[ab]	<b>209<math>\pm</math>25.66[a]</b>	172 $\pm$ 39.04[b]	181 $\pm$ 41.33[ab]	X2=11.69	0.008
Hm (m)	<b>21.5<math>\pm</math>0.37[a]</b>	<b>21.1<math>\pm</math>0.79[ab]</b>	20.5 $\pm$ 1.04[b]	21.4 $\pm$ 0.63[c]	F=30.57	<0.001

Tabela S3. Variáveis climáticas das diferentes áreas de estudo (Florestas exploradas e não exploradas), nas diferentes etapas de avaliação.

<b>Inicial</b>							
<b>Floresta</b>	<b>Periodo (anos)</b>	<b>Meses chuvosos/fase</b>	<b>Meses secos/fase</b>	<b>La Niña/fase</b>	<b>El Niño/fase</b>	<b>Tmin</b>	<b>Tmax</b>
Jari	4.33	2.77	0.69	2.77	1.85	21.68	30.82
km 114	3.41	3.52	1.17	0.00	0.00	21.27	29.89
km 67L	3.91	2.81	2.05	0.00	3.07	21.22	29.52
Moju	5.58	2.51	0.90	3.94	0.00	22.41	30.98
Peteco	4.08	2.70	0.74	2.70	0.00	22.46	31.93
km 67U	3.75	1.60	1.33	3.47	0.00	22.04	30.31
<b>Intermedia</b>							
Jari	5.83	1.37	1.54	0.00	2.23	21.67	30.69
km 114	8.5	2.35	2.47	1.41	2.47	21.64	30.36
km 67	7.25	2.76	2.76	1.66	2.90	21.52	29.77
Moju	5.99	3.17	0.33	2.00	0.00	22.92	31.50
Peteco	2.99	2.68	1.00	4.35	0.00	22.51	31.94
km 67U	2.5	1.60	1.20	0.00	0.00	22.24	30.42
<b>Final</b>							
Jari	14.83	1.75	2.63	3.30	0.88	22.09	31.14
km 114	17	2.12	1.24	2.88	0.76	21.92	30.72
km 67L	21.91	2.19	1.41	2.24	0.59	21.84	30.13
Moju	5.41	2.77	1.48	2.22	0.74	23.02	31.63

U=Unlogged

## Capítulo 3

### Anexos

Figura S1. Dados climáticos de precipitação e temperatura (mínima e máxima). Cor vermelha explica os eventos forte e mais fortes de “El Niño” e cor azul os eventos fortes de “La Niña” por cada área experimental sob manejo florestal. (SE=Strong El Niño, VSE=Very Strong El Niño and SL=Strong La Niña). Linha vermelha representa os períodos dos inventario realizados.

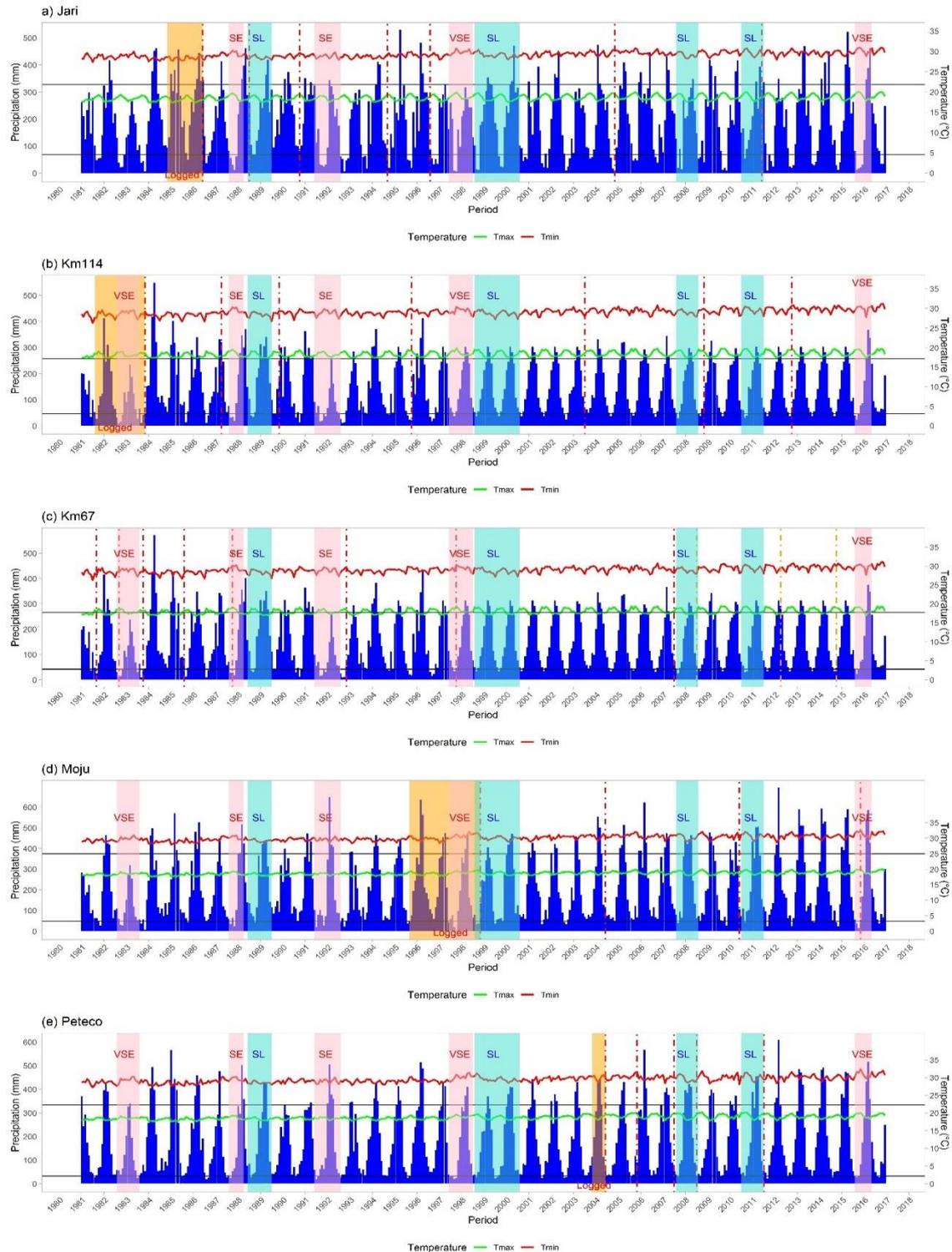


Tabela S1. Análises post-hoc de "bonferroni" para cada par de grupos/cluster. O ajuste dos

valores- p, mostra uma forte evidência contra a hipótese de que existe diferença significativa ao nível de 0.05%

<b>Pairs</b>	<b>F.Model</b>	<b>R2</b>	<b>p.value</b>	<b>p.adjusted</b>	<b>sig</b>
4 vs 9	460.34	0.67	0.001	0.045	.
4 vs 8	1479.36	0.90	0.001	0.045	.
4 vs 3	1296.89	0.88	0.001	0.045	.
4 vs 10	369.45	0.60	0.001	0.045	.
4 vs 2	1624.01	0.90	0.001	0.045	.
4 vs 5	927.45	0.80	0.001	0.045	.
4 vs 7	856.26	0.81	0.001	0.045	.
4 vs 6	1202.96	0.89	0.001	0.045	.
4 vs 1	1417.02	0.91	0.001	0.045	.
9 vs 8	566.57	0.82	0.001	0.045	.
9 vs 3	345.76	0.73	0.001	0.045	.
9 vs 10	256.25	0.55	0.001	0.045	.
9 vs 2	876.92	0.86	0.001	0.045	.
9 vs 5	567.88	0.75	0.001	0.045	.
9 vs 7	168.66	0.53	0.001	0.045	.
9 vs 6	692.74	0.87	0.001	0.045	.
9 vs 1	620.10	0.86	0.001	0.045	.
8 vs 3	117.89	0.65	0.001	0.045	.
8 vs 10	801.48	0.85	0.001	0.045	.
8 vs 2	112.12	0.57	0.001	0.045	.
8 vs 5	381.39	0.75	0.001	0.045	.
8 vs 7	147.55	0.63	0.001	0.045	.
8 vs 6	75.16	0.68	0.001	0.045	.
8 vs 1	67.18	0.64	0.001	0.045	.
3 vs 10	859.01	0.85	0.001	0.045	.
3 vs 2	447.48	0.84	0.001	0.045	.
3 vs 5	673.04	0.83	0.001	0.045	.
3 vs 7	163.69	0.64	0.001	0.045	.
3 vs 6	253.11	0.86	0.001	0.045	.
3 vs 1	87.77	0.67	0.001	0.045	.
10 vs 2	782.19	0.82	0.001	0.045	.
10 vs 5	232.72	0.52	0.001	0.045	.
10 vs 7	288.51	0.62	0.001	0.045	.
10 vs 6	799.15	0.87	0.001	0.045	.
10 vs 1	1027.38	0.89	0.001	0.045	.
2 vs 5	219.20	0.59	0.001	0.045	.
2 vs 7	279.13	0.71	0.001	0.045	.
2 vs 6	62.44	0.51	0.001	0.045	.
2 vs 1	251.01	0.80	0.001	0.045	.
5 vs 7	214.44	0.57	0.001	0.045	.
5 vs 6	329.12	0.75	0.001	0.045	.
5 vs 1	608.53	0.85	0.001	0.045	.
7 vs 6	299.06	0.82	0.001	0.045	.

7 vs 1	293.18	0.81	0.001	0.045	.
6 vs 1	72.43	0.82	0.001	0.045	.

Tabela S2. Incremento do diâmetro das espécies florestais, para os diferentes grupos ecológicos e por grupos de espécies de árvores (clúster)

Nombre das Espécie	Gropo ecologico	Grupo	N.osb	N.Ind	Ipa
<i>Tachigali chrysophylla</i>	LD	1	471	142	1.29
<i>Tachigali glauca</i>	LD	1	289	86	1.31
<i>Stryphnodendron pulcherrimum</i>	LD	1	79	35	1.43
<i>Tachigali paraensis</i>	LD	1	30	18	1.50
<i>Sclerolobium guianense</i>	LD	1	27	14	1.26
<i>Schizolobium parahyba</i>	P	1	28	11	1.77
<i>Sclerolobium paraense</i>	LD	1	23	9	1.72
<i>Tachigali melanocarpa</i>	LD	1	15	6	1.45
<i>Tachigali vulgaris</i>	LD	1	9	2	1.24
<i>Vochysia inundata</i>	LD	1	3	1	1.96
<i>Manilkara huberi</i>	ST	2	1236	256	0.45
<i>Goupia glabra</i>	P	2	916	178	0.31
<i>Pouteria oppositifolia</i>	ST	2	694	143	0.35
<i>Couratari stellata</i>	ST	2	432	86	0.40
<i>Manilkara bidentata</i>	ST	2	412	80	0.32
<i>Chimarrhis turbinata</i>	ST	2	340	77	0.35
<i>Pseudopiptadenia psilostachya</i>	LD	2	257	68	0.65
<i>Qualea albiflora</i>	LD	2	185	56	0.62
<i>Trattinnickia rhoifolia</i>	P	2	269	56	0.50
<i>Brosimum acutifolium</i>	ST	2	242	51	0.42
<i>Endopleura uchi</i>	ST	2	266	50	0.55
<i>Dipteryx odorata</i>	LD	2	230	43	0.23
<i>Brosimum parinarioides</i>	LD	2	205	42	0.50
<i>Hymenaea courbaril</i>	LD	2	184	40	0.56
<i>Terminalia argentea</i>	LD	2	185	33	0.32
<i>Couratari oblongifolia</i>	ST	2	170	30	0.37
<i>Aspidosperma sp.</i>	LD	2	107	29	0.47
<i>Astronium graveolens</i>	LD	2	126	29	0.52
<i>Sloanea guianensis</i>	P	2	143	28	0.41
<i>Terminalia amazonia</i>	LD	2	116	27	0.50
<i>Anacardium giganteum</i>	LD	2	92	26	0.50
<i>Lecythis pisonis</i>	LD	2	96	25	0.40
<i>Vatairea sp.</i>	LD	2	103	25	0.35
<i>Albizia decandra</i>	LD	2	90	22	0.57
<i>Couratari guianensis</i>	ST	2	94	21	0.34
<i>Enterolobium schomburgkii</i>	LD	2	79	21	0.50
<i>Aspidosperma carapanauba</i>	LD	2	68	20	0.41
<i>Alexa grandiflora</i>	LD	2	116	18	0.51
<i>Caryocar glabrum</i>	LD	2	46	15	0.49
<i>Buchenavia parvifolia</i>	LD	2	66	13	0.38
<i>Swartzia racemosa</i>	ST	2	66	13	0.36

<i>Hymenaea parvifolia</i>	LD	2	52	11	0.49
<i>Hymenolobium excelsum</i>	LD	2	57	11	0.38
<i>Copaifera martii</i>	LD	2	37	9	0.49
<i>Enterolobium maximum</i>	LD	2	29	9	0.57
<i>Bagassa guianensis</i>	P	2	20	7	0.56
<i>Couratari sp.</i>	ST	2	33	7	0.20
<i>Sextonia rubra</i>	ST	2	20	7	0.50
<i>Buchenavia guianensis</i>	LD	2	28	6	0.37
<i>Hevea sp.</i>	LD	2	20	6	0.55
<i>Osteophloeum platyspermum</i>	In	2	31	6	0.66
<i>Euxylophora paraensis</i>	LD	2	13	5	0.25
<i>Micropholis melinoniana</i>	ST	2	38	5	0.40
<i>Stryphnodendron obovatum</i>	LD	2	13	5	0.62
<i>Licaria brasiliensis</i>	ST	2	12	4	0.40
<i>Martiodendron parviflorum</i>	LD	2	24	4	0.49
<i>Apuleia leiocarpa</i>	LD	2	24	3	0.49
<i>Pachira aquatica</i>	P	2	12	3	0.48
<i>Platonia insignis</i>	LD	2	18	3	0.26
<i>Swartzia sp.</i>	LD	2	24	3	0.11
<i>Terminalia sp.</i>	LD	2	9	3	0.53
<i>Trattinnickia burserifolia</i>	LD	2	4	2	0.31
<i>Vataireopsis speciosa</i>	LD	2	9	2	0.26
<i>Anacardium spruceanum</i>	LD	2	6	1	0.37
<i>Handroanthus impetiginosus</i>	LD	2	1	1	0.05
<i>Cecropia sciadophylla</i>	P	3	1267	617	0.74
<i>Bixa arborea</i>	LD	3	1221	392	0.91
<i>Jacaratia spinosa</i>	P	3	47	24	0.75
<i>Bellucia dichotoma</i>	P	3	29	18	0.70
<i>Byrsonima stipulacea</i>	LD	3	26	17	0.87
<i>Miconia poeppigii</i>	P	3	34	13	0.69
<i>Byrsonima densa</i>	LD	3	17	11	0.81
<i>Aniba megaphylla</i>	ST	3	34	8	0.99
<i>Inga micradenia</i>	LD	3	8	8	0.97
<i>Tachigali paniculata</i>	LD	3	12	6	1.17
<i>Aegiphila sp</i>	In	3	11	5	0.86
<i>Cassia leiandra</i>	LD	3	12	4	0.78
<i>Inga auristellae</i>	LD	3	8	3	0.94
<i>Nectandra sp.</i>	ST	3	5	3	0.98
<i>Copaifera duckei</i>	LD	3	4	2	0.68
<i>Croton matourensis</i>	LD	3	2	2	1.08
<i>Ferdinandusa elliptica</i>	ST	3	7	2	0.77
<i>Annona sericea</i>	ST	3	1	1	1.12
<i>Annona sp.</i>	ST	3	1	1	0.72
<i>Aspidosperma discolor</i>	LD	3	4	1	0.82
<i>Aspidosperma sandwithianum</i>	LD	3	1	1	0.74
<i>Brosimum obovata</i>	ST	3	3	1	1.01
<i>Cedrela odorata</i>	LD	3	2	1	1.02
<i>Chaumochytum sp.</i>	In	3	1	1	1.00

<i>Dimorphandra surtifolia</i>	LD	3	6	1	0.67
<i>Dussia discolor</i>	In	3	1	1	0.99
<i>Eschweilera nana</i>	ST	3	2	1	1.26
<i>Licaria sp.</i>	ST	3	3	1	0.93
<i>Macrobium campestre</i>	In	3	3	1	0.83
<i>Macrobium sp</i>	In	3	2	1	0.85
<i>Miconia mirabilis</i>	P	3	1	1	0.81
<i>Ocotea canaliculata</i>	ST	3	3	1	0.80
<i>Parkia sp.</i>	LD	3	5	1	0.75
<i>Simarouba versicolor</i>	In	3	3	1	0.87
<i>Virola carinata</i>	LD	3	1	1	1.16
<i>Rinorea guianensis</i>	ST	4	2400	574	0.13
<i>Anaxagorea dolichocarpa</i>	ST	4	252	89	0.21
<i>Myrcia splendens</i>	ST	4	184	53	0.11
<i>Rinorea flavescens</i>	ST	4	156	45	0.11
<i>Guarea carinata</i>	ST	4	150	41	0.15
<i>Eschweilera parviflora</i>	ST	4	109	40	0.12
<i>Myrciaria floribunda</i>	ST	4	140	37	0.15
<i>Poraqueiba guianensis</i>	ST	4	93	37	0.11
<i>Duguetia cauliflora</i>	ST	4	133	35	0.19
<i>Poecilanthus effusa</i>	ST	4	81	29	0.17
<i>Guarea sp.</i>	ST	4	90	26	0.17
<i>Mabea speciosa</i>	P	4	60	20	0.15
<i>Diospyros sp.</i>	ST	4	69	19	0.14
<i>Duguetia echinophora</i>	ST	4	66	19	0.17
<i>Gustavia augusta</i>	ST	4	85	18	0.09
<i>Protium pallidum</i>	ST	4	49	17	0.20
<i>Lindackeria paraensis</i>	ST	4	73	16	0.18
<i>Cordia alliodora</i>	LD	4	50	15	0.11
<i>Eugenia patrisii</i>	ST	4	58	15	0.14
<i>Pouteria decorticans</i>	ST	4	44	13	0.20
<i>Casearia javitensis</i>	In	4	43	12	0.13
<i>Myrcia paivae</i>	ST	4	63	12	0.13
<i>Theobroma subincanum</i>	ST	4	32	12	0.11
<i>Sagotia racemosa</i>	ST	4	23	11	0.06
<i>Duroia micrantha</i>	ST	4	32	10	0.15
<i>Quararibea guianensis</i>	ST	4	49	10	0.12
<i>Thyrsodium spruceanum</i>	LD	4	44	10	0.24
<i>Trichilia septentrionalis</i>	ST	4	32	9	0.13
<i>Coussarea paniculata</i>	ST	4	32	8	0.12
<i>Eugenia lambertiana</i>	ST	4	34	8	0.21
<i>Licaria chrysophylla</i>	ST	4	39	8	0.19
<i>Micropholis acutangula</i>	ST	4	21	8	0.10
<i>Ouratea polygyna</i>	ST	4	28	8	0.11
<i>Conceveiba martiana</i>	In	4	28	7	0.15
<i>Duguetia surinamensis</i>	ST	4	19	7	0.16
<i>Gutteria sp.</i>	ST	4	23	7	0.13
<i>Pouteria reticulata</i>	ST	4	26	7	0.11

<i>Clavija lancifolia</i>	In	4	16	6	0.16
<i>Cordia lomato-loba</i>	LD	4	31	6	0.20
<i>Oenocarpus bacaba</i>	P	4	16	6	0.18
<i>Pausandra trianae</i>	ST	4	26	6	0.06
<i>Toulicia acutifolia</i>	In	4	24	6	0.16
<i>Tovomita fructipendula</i>	In	4	20	6	0.16
<i>Duroia macrophylla</i>	ST	4	21	5	0.13
<i>Ecclinusa ramiflora</i>	ST	4	26	5	0.09
<i>Eschweilera subglandulosa</i>	ST	4	10	5	0.17
<i>Lacmellea sp.</i>	ST	4	13	5	0.03
<i>Lacunaria crenata</i>	ST	4	19	5	0.19
<i>Melicoccus pedicellaris</i>	ST	4	19	5	0.14
<i>Ormosia sp.</i>	LD	4	15	5	0.12
<i>Psychotria mapourioides</i>	ST	4	13	5	0.17
<i>Cordia scabrifolia</i>	LD	4	11	4	0.10
<i>Lacmellea aculeata</i>	ST	4	18	4	0.01
<i>Naucleopsis caloneura</i>	ST	4	12	4	0.17
<i>Protium krukoffii</i>	ST	4	6	4	0.25
<i>Talisia macrophylla</i>	ST	4	6	4	0.24
<i>Theobroma sylvestre</i>	ST	4	13	4	0.07
<i>Abarema campestris</i>	LD	4	9	3	0.15
<i>Cecropia concolor</i>	P	4	4	3	0.27
<i>Diospyros cavalcantei</i>	ST	4	8	3	0.08
<i>Duroia sp.</i>	ST	4	18	3	0.08
<i>Paypayrola sp.</i>	ST	4	10	3	0.12
<i>Pouteria decussata</i>	ST	4	13	3	0.21
<i>Rinorea lindeniana</i>	ST	4	7	3	0.00
<i>Agonandra silvatica</i>	LD	4	9	2	0.22
<i>Alibertia sorbilis</i>	P	4	4	2	0.10
<i>Barringtonia racemosa</i>	ST	4	7	2	0.07
<i>Bauhinia acreana</i>	In	4	11	2	0.25
<i>Brosimum alicastrum</i>	ST	4	5	2	0.27
<i>Casearia sp.</i>	In	4	6	2	0.11
<i>Connarus perrottetii</i>	ST	4	5	2	0.09
<i>Dulacia guianensis</i>	In	4	9	2	0.05
<i>Inga barbata</i>	LD	4	4	2	0.28
<i>Lacistema aggregatum</i>	ST	4	2	2	0.27
<i>Licania kunthiana</i>	ST	4	7	2	0.09
<i>Lissocarpa benthamii</i>	In	4	15	2	0.21
<i>Myrcia clusiifolia</i>	ST	4	4	2	0.08
<i>Neea ovalifolia</i>	ST	4	5	2	0.04
<i>Ocotea sprucei</i>	ST	4	6	2	0.08
<i>Ouratea aquatica</i>	ST	4	8	2	0.12
<i>Palicourea guianensis</i>	ST	4	7	2	0.15
<i>Posoqueria latifolia</i>	P	4	9	2	0.15
<i>Protium robustum</i>	ST	4	18	2	0.17
<i>Swartzia flaemingii</i>	LD	4	9	2	0.06
<i>Xylopia polyantha</i>	ST	4	6	2	0.08

<i>Acacia polyphylla</i>	LD	4	1	1	0.22
<i>Acosmium nitens</i>	In	4	2	1	0.04
<i>Alibertia edulis</i>	P	4	5	1	0.19
<i>Ambelania acida</i>	In	4	2	1	0.08
<i>Aniba sp.</i>	ST	4	6	1	0.07
<i>Aniba squarenses</i>	ST	4	6	1	0.09
<i>Aptandra sp.</i>	In	4	3	1	0.13
<i>Casearia arborea</i>	In	4	3	1	0.07
<i>Casearia ulmifolia</i>	In	4	5	1	0.10
<i>Cassia fastuosa</i>	LD	4	9	1	0.13
<i>Chrysophyllum pachycarpa</i>	ST	4	1	1	0.30
<i>Copaifera glycyarpa</i>	LD	4	3	1	0.04
<i>Couepia guianensis</i>	ST	4	5	1	0.18
<i>Couepia subcordata</i>	ST	4	2	1	0.11
<i>Cupania scrobiculata</i>	ST	4	2	1	0.03
<i>Dacryodes nitens</i>	In	4	1	1	0.09
<i>Deguelia spruceana</i>	In	4	3	1	0.02
<i>Diospyros carbonaria</i>	ST	4	1	1	0.02
<i>Douradoa sp.</i>	In	4	6	1	0.16
<i>Duguetia flagellaris</i>	ST	4	2	1	-0.03
<i>Ecclinusa abbreviata</i>	ST	4	3	1	0.17
<i>Eschweilera apiculata</i>	ST	4	3	1	0.01
<i>Eugenia belemmitana</i>	ST	4	4	1	0.19
<i>Eugenia moschata</i>	ST	4	1	1	0.00
<i>Guarea grandifolia</i>	ST	4	1	1	0.12
<i>Guarea guidonia</i>	ST	4	1	1	-0.13
<i>Guarea kunthiana</i>	ST	4	3	1	0.06
<i>Guarea pubescens</i>	ST	4	3	1	0.19
<i>Guatteria longicuspis</i>	ST	4	3	1	0.05
<i>Guazuma ulmifolia</i>	LD	4	3	1	0.05
<i>Hirtella piresii</i>	ST	4	6	1	0.13
<i>Inga striata</i>	LD	4	2	1	0.03
<i>Lecythis chartacea</i>	LD	4	2	1	0.10
<i>Leonia glycyarpa</i>	In	4	2	1	0.02
<i>Licania impressa</i>	ST	4	6	1	0.11
<i>Myrcia sp.</i>	ST	4	2	1	0.07
<i>Myrocarpus frondosus</i>	In	4	3	1	0.27
<i>Neea madeirana</i>	ST	4	2	1	0.03
<i>Parkia paraensis</i>	LD	4	3	1	0.19
<i>Parkia reticulata</i>	LD	4	1	1	0.09
<i>Perebea mollis</i>	LD	4	6	1	0.09
<i>Pouteria singularis</i>	ST	4	2	1	0.19
<i>Protium giganteum</i>	ST	4	2	1	0.03
<i>Pseudobombax munguba</i>	In	4	1	1	0.26
<i>Pseudolmedia sp.</i>	ST	4	6	1	0.06
<i>Ptychopetalum olacoides</i>	LD	4	3	1	0.00
<i>Sapium sp.</i>	P	4	2	1	0.24
<i>Simaba cedron</i>	ST	4	6	1	0.03

<i>Sterculia apeibophylla</i>	LD	4	1	1	0.09
<i>Sterculia sp.</i>	LD	4	1	1	0.18
<i>Theobroma speciosum</i>	ST	4	4	1	0.10
<i>Trichilia sp.</i>	ST	4	6	1	0.20
<i>Indeterminada</i>	In	5	2311	619	0.27
<i>Geissospermum sericeum</i>	ST	5	2473	495	0.21
<i>Pouteria sp.</i>	ST	5	1807	410	0.24
<i>Minuartia guianensis</i>	LD	5	1027	205	0.26
<i>Micropholis guyanensis</i>	ST	5	779	185	0.34
<i>Eschweilera juruensis</i>	ST	5	842	171	0.27
<i>Vouacapoua americana</i>	ST	5	352	132	0.35
<i>Lecythis poiteaui</i>	LD	5	568	105	0.24
<i>Corythophora rimosa</i>	In	5	501	102	0.28
<i>Pouteria bilocularis</i>	ST	5	537	95	0.25
<i>Pouteria guianensis</i>	ST	5	330	93	0.25
<i>Lecythis lurida</i>	ST	5	463	86	0.26
<i>Mouriri collocarpa</i>	In	5	356	79	0.26
<i>Chrysophyllum lucentifolium</i>	ST	5	283	68	0.30
<i>Pouteria engleri</i>	ST	5	323	67	0.32
<i>Nectandra micranthera</i>	ST	5	283	65	0.39
<i>Pouteria macrocarpa</i>	ST	5	281	63	0.19
<i>Laetia procera</i>	P	5	174	55	0.32
<i>Chrysophyllum prieurii</i>	ST	5	216	50	0.35
<i>Mezilaurus lindaviana</i>	ST	5	268	50	0.20
<i>Tetragastris altissima</i>	ST	5	158	49	0.28
<i>Hevea brasiliensis</i>	LD	5	298	47	0.37
<i>Pouteria anomala</i>	ST	5	173	40	0.33
<i>Ecclinusa guianensis</i>	ST	5	151	38	0.27
<i>Apeiba albiflora</i>	P	5	128	37	0.37
<i>Handroanthus serratifolius</i>	LD	5	155	33	0.12
<i>Brosimum lactescens</i>	ST	5	156	32	0.28
<i>Sloanea obtusifolia</i>	P	5	106	29	0.21
<i>Brosimum rubescens</i>	LD	5	150	28	0.33
<i>Chamaecrista bahiae</i>	ST	5	119	28	0.33
<i>Manilkara paraensis</i>	ST	5	109	28	0.23
<i>Pouteria cladantha</i>	ST	5	119	27	0.22
<i>Iryanthera sagotiana</i>	LD	5	111	26	0.21
<i>Licaria cannella</i>	ST	5	81	26	0.38
<i>Maytenus pruinosa</i>	ST	5	152	26	0.23
<i>Pouteria elegans</i>	ST	5	90	23	0.25
<i>Glycydendron amazonicum</i>	LD	5	119	22	0.30
<i>Sacoglottis sp.</i>	ST	5	56	22	0.36
<i>Licaria crassifolia</i>	ST	5	84	21	0.29
<i>Siparuna guianensis</i>	ST	5	85	21	0.10
<i>Siparuna decipiens</i>	ST	5	87	20	0.09
<i>Bowdichia nitida</i>	LD	5	91	19	0.17
<i>Mezilaurus ita-uba</i>	ST	5	111	19	0.22
<i>Chamaecrista scleroxylon</i>	LD	5	127	18	0.17

<i>Aspidosperma desmanthum</i>	LD	5	72	17	0.32
<i>Cordia goeldiana</i>	LD	5	71	17	0.28
<i>Sloanea sp.</i>	P	5	39	16	0.31
<i>Clarisia racemosa</i>	LD	5	60	15	0.30
<i>Chaunochiton kappleri</i>	In	5	63	14	0.34
<i>Persea jariensis</i>	In	5	35	14	0.26
<i>Candolleodendron brachystachyum</i>	In	5	65	13	0.35
<i>Hymenolobium sericeum</i>	LD	5	61	13	0.42
<i>Luehea grandiflora</i>	LD	5	54	13	0.26
<i>Virola multinervia</i>	LD	5	48	13	0.29
<i>Dipteryx magnifica</i>	LD	5	58	12	0.37
<i>Maquira sp.</i>	LD	5	36	12	0.23
<i>Parinari excelsa</i>	LD	5	23	11	0.22
<i>Zollernia paraensis</i>	In	5	42	11	0.21
<i>Licania paraensis</i>	ST	5	37	10	0.21
<i>Platymiscium filipes</i>	LD	5	44	10	0.40
<i>Aniba williamsii</i>	ST	5	74	9	0.22
<i>Bombax paraensis</i>	LD	5	22	9	0.32
<i>Jacaranda caucana</i>	P	5	47	9	0.22
<i>Diploptropis purpurea</i>	LD	5	35	8	0.29
<i>Peltogyne paradoxa</i>	LD	5	51	8	0.30
<i>Pouteria egregia</i>	ST	5	40	8	0.30
<i>Protium sp.</i>	ST	5	29	8	0.35
<i>Swartzia grandifolia</i>	LD	5	42	8	0.20
<i>Swartzia arborescens</i>	LD	5	36	7	0.25
<i>Aniba canelilla</i>	ST	5	16	6	0.17
<i>Discophora guianensis</i>	In	5	15	6	0.30
<i>Luehea speciosa</i>	LD	5	22	6	0.12
<i>Mouriri brachyanthera</i>	In	5	24	6	0.20
<i>Prunus myrtifolia</i>	ST	5	25	6	0.37
<i>Astronium lecointei</i>	LD	5	12	5	0.25
<i>Eschweilera ovata</i>	ST	5	14	5	0.44
<i>Hymenaea intermedia</i>	LD	5	12	5	0.22
<i>Licania canescens</i>	ST	5	22	5	0.19
<i>Sacoglottis amazonica</i>	ST	5	25	5	0.36
<i>Buchenavia sp.</i>	LD	5	11	4	0.27
<i>Aparisthmium cordatum</i>	P	5	15	3	0.24
<i>Licania robusta</i>	ST	5	10	3	0.35
<i>Pouteria pariry</i>	ST	5	11	3	0.39
<i>Tovomita umbellata</i>	In	5	5	3	0.40
<i>Aniba burchellii</i>	ST	5	12	2	0.14
<i>Aspidosperma macrocarpon</i>	LD	5	15	2	0.16
<i>Copaifera sp.</i>	LD	5	4	2	0.07
<i>Iryanthera grandis</i>	LD	5	6	2	0.41
<i>Protium spruceanum</i>	ST	5	9	2	0.35
<i>Stryphnodendron adstringens</i>	ST	5	6	2	0.22
<i>Campsiandra comosa</i>	In	5	2	1	0.25

<i>Dalbergia spruceana</i>	LD	5	2	1	-0.09
<i>Diploporis racemosa</i>	LD	5	4	1	0.08
<i>Eriotheca globosa</i>	LD	5	1	1	0.02
<i>Ferdinandusa sp.</i>	ST	5	3	1	-0.09
<i>Micropholis egensis</i>	ST	5	3	1	0.26
<i>Nectandra cissiflora</i>	ST	5	3	1	0.30
<i>Pisonia sp.</i>	In	5	3	1	0.36
<i>Recordoxylon stenopetalum</i>	In	5	5	1	0.07
<i>Rollinia fendleri</i>	ST	5	1	1	0.00
<i>Swartzia polyphylla</i>	LD	6	77	19	0.84
<i>Erisma uncinatum</i>	LD	6	73	18	0.68
<i>Bertholletia excelsa</i>	LD	6	65	15	0.96
<i>Caryocar villosum</i>	LD	6	57	12	0.46
<i>Dinizia excelsa</i>	LD	6	20	6	0.52
<i>Aspidosperma rigidum</i>	LD	6	27	5	0.42
<i>Ceiba pentandra</i>	LD	6	11	2	0.95
<i>Hymenolobium petraeum</i>	LD	6	8	2	0.60
<i>Inga sp.</i>	LD	7	801	375	0.58
<i>Virola michelii</i>	LD	7	1112	270	0.51
<i>Jacaranda copaia</i>	P	7	663	236	0.74
<i>Carapa guianensis</i>	LD	7	1211	228	0.50
<i>Tapirira guianensis</i>	LD	7	357	136	0.73
<i>Ocotea petalanthera</i>	ST	7	513	131	0.44
<i>Guatteria poeppigiana</i>	ST	7	415	129	0.55
<i>Inga paraensis</i>	LD	7	257	120	0.64
<i>Inga capitata</i>	LD	7	168	82	0.62
<i>Symphonia globulifera</i>	ST	7	277	77	0.45
<i>Pourouma guianensis</i>	P	7	172	71	0.64
<i>Sterculia speciosa</i>	LD	7	196	63	0.43
<i>Apeiba glabra</i>	P	7	194	49	0.44
<i>Eriotheca longipedicellata</i>	LD	7	139	33	0.38
<i>Stryphnodendron paniculatum</i>	LD	7	157	32	0.60
<i>Xylopia nitida</i>	ST	7	117	31	0.55
<i>Ocotea longifolia</i>	ST	7	115	30	0.40
<i>Tachigali sp.</i>	LD	7	43	26	0.70
<i>Micropholis venulosa</i>	ST	7	74	23	0.40
<i>Ormosia flava</i>	LD	7	123	23	0.41
<i>Brosimum potabile</i>	ST	7	97	20	0.51
<i>Eperua schomburgkiana</i>	ST	7	45	14	0.45
<i>Byrsonima crispa</i>	LD	7	34	12	0.56
<i>Pterocarpus amazonum</i>	LD	7	29	12	0.68
<i>Castilla ulei</i>	LD	7	57	11	0.41
<i>Vatairea erythrocarpa</i>	LD	7	54	11	0.44
<i>Swartzia corrugata</i>	LD	7	46	10	0.39
<i>Guatteria schomburgkiana</i>	ST	7	42	9	0.44
<i>Zanthoxylum pentandrum</i>	P	7	13	9	0.67
<i>Guatteria ovalifolia</i>	ST	7	18	7	0.67
<i>Xylopia benthamii</i>	ST	7	22	7	0.65

<i>Caraipa punctulata</i>	ST	7	17	6	0.47
<i>Swartzia brachyrachis</i>	LD	7	31	6	0.69
<i>Swartzia laurifolia</i>	LD	7	31	6	0.45
<i>Tabernaemontana rupicola</i>	ST	7	31	6	0.43
<i>Gustavia hexapetala</i>	ST	7	29	5	0.66
<i>Aniba rosaeodora</i>	ST	7	7	4	0.54
<i>Aspidosperma duckei</i>	LD	7	21	4	0.51
<i>Buchenavia grandis</i>	LD	7	17	4	0.58
<i>Ormosia nobilis</i>	LD	7	24	4	0.45
<i>Pterocarpus rohrii</i>	LD	7	8	4	0.42
<i>Zanthoxylum rhoifolium</i>	P	7	12	4	0.40
<i>Batesia floribunda</i>	In	7	13	3	0.57
<i>Pachira nervosa</i>	LD	7	8	3	0.59
<i>Qualea rosea</i>	LD	7	15	3	0.55
<i>Vantanea parviflora</i>	ST	7	8	3	0.64
<i>Calophyllum brasiliense</i>	ST	7	7	2	0.53
<i>Cheiloclinium cognatum</i>	In	7	10	2	0.45
<i>Erisma lanceolatum</i>	LD	7	6	2	0.47
<i>Eugenia cupulata</i>	ST	7	9	2	0.52
<i>Mezilaurus sp.</i>	ST	7	5	2	0.40
<i>Pouteria eugeniifolia</i>	ST	7	4	2	0.66
<i>Pouteria opposita</i>	ST	7	12	2	0.51
<i>Protium guianense</i>	ST	7	8	2	0.50
<i>Sapium marmieri</i>	P	7	13	2	0.53
<i>Virola flexuosa</i>	LD	7	5	2	0.60
<i>Hevea benthamiana</i>	LD	7	3	1	0.54
<i>Qualea gracilior</i>	LD	7	6	1	0.48
<i>Vochysia vismiifolia</i>	LD	7	4	1	0.57
<i>Zanthoxylum fagara</i>	P	7	2	1	0.70
<i>Inga alba</i>	LD	8	441	169	0.87
<i>Tachigali tinctoria</i>	LD	8	414	105	0.86
<i>Tachigali myrmecophila</i>	LD	8	194	72	1.13
<i>Pseudopiptadenia suaveolens</i>	LD	8	204	67	0.73
<i>Simarouba amara</i>	LD	8	124	37	0.83
<i>Schefflera morototoni</i>	P	8	63	30	0.90
<i>Parkia multijuga</i>	LD	8	114	27	1.08
<i>Parkia ulei</i>	LD	8	98	25	1.00
<i>Parkia gigantocarpa</i>	LD	8	77	24	1.04
<i>Abarema jupunba</i>	LD	8	64	23	0.67
<i>Parkia decussata</i>	LD	8	65	16	0.98
<i>Dimorphandra gardneriana</i>	LD	8	69	13	0.73
<i>Macoubea guianensis</i>	In	8	57	13	0.72
<i>Qualea paraensis</i>	LD	8	47	13	0.78
<i>Albizia pedicellaris</i>	LD	8	40	12	0.79
<i>Copaifera multijuga</i>	LD	8	61	11	0.72
<i>Parkia pendula</i>	LD	8	29	11	0.74
<i>Tachigali melinonii</i>	LD	8	17	11	0.77
<i>Vatairea guianensis</i>	LD	8	46	11	0.85

<i>Vochysia guianensis</i>	LD	8	49	10	0.74
<i>Parkia nitida</i>	LD	8	41	9	0.65
<i>Vochysia maxima</i>	LD	8	30	9	1.02
<i>Vatairea sericea</i>	LD	8	25	6	1.00
<i>Vochysia obscura</i>	LD	8	28	6	0.77
<i>Ocotea glomerata</i>	ST	8	18	4	0.72
<i>Albizia pedicellata</i>	LD	8	7	3	0.75
<i>Cassia spruceana</i>	LD	8	14	3	0.77
<i>Ormosia coutinhoi</i>	LD	8	5	2	0.97
<i>Copaifera reticulata</i>	LD	8	2	1	0.95
<i>Vismia sp.</i>	P	8	1	1	0.74
<i>Protium apiculatum</i>	ST	9	759	207	0.36
<i>Cecropia distachya</i>	P	9	313	149	0.43
<i>Drypetes variabilis</i>	In	9	251	82	0.29
<i>Pourouma minor</i>	P	9	130	60	0.51
<i>Abarema cochleata</i>	LD	9	168	50	0.32
<i>Ocotea sp.</i>	ST	9	162	50	0.37
<i>Beilschmiedia sp</i>	In	9	95	32	0.47
<i>Aniba albescens</i>	ST	9	109	30	0.37
<i>Inga rubiginosa</i>	LD	9	63	30	0.41
<i>Cecropia obtusa</i>	P	9	59	29	0.35
<i>Pourouma ovata</i>	P	9	44	27	0.58
<i>Pourouma villosa</i>	P	9	37	23	0.38
<i>Virola elongata</i>	LD	9	78	21	0.32
<i>Inga cayennensis</i>	LD	9	27	19	0.63
<i>Pourouma sp.</i>	P	9	31	19	0.42
<i>Miconia egensis</i>	P	9	68	18	0.43
<i>Cecropia sp.</i>	P	9	31	17	0.39
<i>Inga edulis</i>	LD	9	26	16	0.56
<i>Ocotea splendens</i>	ST	9	45	16	0.42
<i>Lauraceae sp.</i>	LD	9	83	15	0.41
<i>Sloanea grandiflora</i>	P	9	102	15	0.35
<i>Endlicheria sp.</i>	In	9	56	12	0.35
<i>Pouteria cuspidata</i>	ST	9	29	11	0.42
<i>Inga tarapotensis</i>	LD	9	10	10	0.53
<i>Ocotea nigrescens</i>	ST	9	44	10	0.46
<i>Bellucia grossularioides</i>	P	9	34	9	0.63
<i>Thyrsodium guianense</i>	LD	9	32	9	0.31
<i>Emmotum fagifolium</i>	ST	9	34	8	0.48
<i>Miconia ruficalyx</i>	P	9	12	7	0.36
<i>Ocotea douradensis</i>	ST	9	41	6	0.30
<i>Trichilia micrantha</i>	ST	9	26	6	0.32
<i>Cecropia palmata</i>	P	9	10	5	0.41
<i>Sloanea froesii</i>	P	9	9	5	0.37
<i>Chrysophyllum sp</i>	ST	9	15	4	0.32
<i>Coussarea sp.</i>	ST	9	19	4	0.32
<i>Aspidosperma excelsum</i>	LD	9	15	3	0.43
<i>Casearia pitumba</i>	In	9	6	3	0.38

<i>Couepia sp.</i>	ST	9	9	3	0.53
<i>Helicostylis tomentosa</i>	LD	9	3	3	0.30
<i>Licania membranacea</i>	ST	9	10	3	0.43
<i>Miconia sp.</i>	P	9	8	3	0.55
<i>Pouteria procera</i>	ST	9	12	3	0.49
<i>Vismia cayennensis</i>	P	9	9	3	0.48
<i>Antonia ovata</i>	In	9	8	2	0.30
<i>Byrsonima aerugo</i>	LD	9	3	2	0.38
<i>Coccoloba latifolia</i>	P	9	11	2	0.40
<i>Connarus culionensis</i>	ST	9	8	2	0.54
<i>Diospyros capreifolia</i>	ST	9	2	2	0.30
<i>Ficus americana subsp. Guianensis</i>	In	9	3	2	0.63
<i>Hirtella bicornis</i>	ST	9	12	2	0.28
<i>Myrciaria sp.</i>	ST	9	5	2	0.43
<i>Ormosia discolor</i>	LD	9	7	2	0.39
<i>Platymiscium pinnatum</i>	LD	9	12	2	0.34
<i>Stryphnodendron polystachyum</i>	LD	9	7	2	0.42
<i>Tapura amazonica</i>	LD	9	4	2	0.43
<i>Unonopsis guatterioides</i>	ST	9	11	2	0.52
<i>Allantoma decandra</i>	In	9	1	1	0.28
<i>Aspidosperma megalocarpon</i>	LD	9	1	1	0.59
<i>Burceracea sp.</i>	In	9	1	1	0.41
<i>Caesalpinia ferrea</i>	In	9	3	1	0.36
<i>Chrysophyllum argenteum</i>	ST	9	3	1	0.34
<i>Couepia robusta</i>	ST	9	4	1	0.42
<i>Diploon sp.</i>	In	9	3	1	0.37
<i>Dodecastigma integrifolium</i>	ST	9	3	1	0.48
<i>Homalium racemosum</i>	In	9	1	1	0.35
<i>Homalium sp.</i>	In	9	5	1	0.46
<i>Lacistema grandifolium</i>	ST	9	3	1	0.52
<i>Liriosma sp.</i>	In	9	6	1	0.34
<i>Macrolobium angustifolium</i>	In	9	3	1	0.35
<i>Malouetia sp.</i>	In	9	3	1	0.56
<i>Maprounea guianensis</i>	P	9	6	1	0.55
<i>Nectandra pulverulenta</i>	ST	9	3	1	0.55
<i>Neea oppositifolia</i>	ST	9	6	1	0.41
<i>Ocotea cernua</i>	ST	9	3	1	0.37
<i>Ocotea guianensis</i>	ST	9	2	1	0.38
<i>Ocotea tomentella</i>	ST	9	3	1	0.27
<i>Parahancornia fasciculata</i>	In	9	3	1	0.29
<i>Patinoa paraensis</i>	ST	9	3	1	0.55
<i>Phyllanthus sp.</i>	ST	9	3	1	0.29
<i>Pouteria ambelaniifolia</i>	ST	9	3	1	0.43
<i>Pouteria coriacea</i>	ST	9	3	1	0.47
<i>Pradosia cochlearia</i>	In	9	3	1	0.29
<i>Protium pilosissimum</i>	ST	9	6	1	0.40
<i>Protium polybotryum</i>	ST	9	1	1	0.37

<i>Protium tenuifolium</i>	ST	9	3	1	0.28
<i>Swartzia obscura</i>	LD	9	2	1	0.33
<i>Talisia coriacea</i>	ST	9	2	1	0.54
<i>Thyrsodium paraensis</i>	LD	9	3	1	0.35
<i>Toulicia bullata</i>	In	9	6	1	0.51
<i>Trichilia quadrijuga</i>	ST	9	3	1	0.42
<i>Virola multicosata</i>	LD	9	4	1	0.42
<i>Vochysia eximia</i>	LD	9	1	1	0.47
<i>Eschweilera coriacea</i>	ST	10	1878	564	0.28
<i>Lecythis idatimon</i>	ST	10	774	276	0.16
<i>Eschweilera grandiflora</i>	ST	10	1029	234	0.17
<i>Eschweilera amazonica</i>	ST	10	724	194	0.19
<i>Dendrobangia boliviana</i>	LD	10	686	176	0.24
<i>Pouteria macrophylla</i>	ST	10	570	147	0.24
<i>Iryanthera juruensis</i>	LD	10	593	128	0.24
<i>Protium sagotianum</i>	ST	10	504	126	0.23
<i>Protium altsonii</i>	ST	10	566	123	0.33
<i>Protium decandrum</i>	ST	10	277	113	0.25
<i>Cordia bicolor</i>	LD	10	313	95	0.29
<i>Pouteria caimito</i>	ST	10	377	95	0.22
<i>Maytenus pittieriana</i>	ST	10	346	88	0.15
<i>Brosimum guianense</i>	ST	10	327	75	0.19
<i>Eschweilera pedicellata</i>	ST	10	318	68	0.21
<i>Neea floribunda</i>	ST	10	274	68	0.19
<i>Protium opacum</i>	ST	10	211	66	0.27
<i>Licania latifolia</i>	ST	10	168	65	0.35
<i>Sterculia excelsa</i>	LD	10	219	61	0.26
<i>Maquira sclerophylla</i>	LD	10	220	54	0.30
<i>Diospyros velutinosa</i>	ST	10	234	51	0.21
<i>Maquira guianensis</i>	LD	10	206	50	0.22
<i>Dialium guineense</i>	LD	10	239	48	0.25
<i>Neea constricta</i>	ST	10	209	48	0.25
<i>Tetragastris panamensis</i>	ST	10	206	48	0.20
<i>Zygia racemosa</i>	LD	10	146	42	0.20
<i>Helicostylis pedunculata</i>	LD	10	204	41	0.33
<i>Ocotea neesiana</i>	ST	10	214	41	0.33
<i>Licania heteromorpha</i>	ST	10	114	38	0.32
<i>Aspidosperma album</i>	In	10	142	35	0.27
<i>Diospyros santaremnensis</i>	ST	10	115	31	0.33
<i>Brosimum sp.</i>	ST	10	150	29	0.15
<i>Licania sp.</i>	ST	10	83	26	0.18
<i>Pouteria krukovii</i>	ST	10	96	26	0.29
<i>Clarisia ilicifolia</i>	ST	10	85	25	0.16
<i>Helicostylis sp.</i>	LD	10	97	24	0.16
<i>Ocotea aciphylla</i>	ST	10	137	24	0.36
<i>Sapotaceae sp.</i>	In	10	149	23	0.39
<i>Ampelocera edentula</i>	ST	10	65	21	0.29
<i>Crudia glaberrima</i>	ST	10	138	21	0.36

<i>Eschweilera sp</i>	ST	10	106	21	0.28
<i>Apeiba tibourbou</i>	P	10	88	19	0.33
<i>Chrysophyllum amazonicum</i>	ST	10	57	19	0.20
<i>Himatanthus sucuuba</i>	LD	10	51	19	0.28
<i>Inga heterophylla</i>	LD	10	53	18	0.36
<i>Sacoglottis guianensis</i>	ST	10	42	18	0.31
<i>Sloanea grandis</i>	P	10	81	18	0.22
<i>Cordia exaltata</i>	LD	10	59	17	0.33
<i>Sloanea garckeana</i>	P	10	60	17	0.23
<i>Apeiba petoumo</i>	P	10	44	16	0.32
<i>Mouriri sp.</i>	In	10	61	16	0.21
<i>Pogonophora schomburgkiana</i>	P	10	71	16	0.28
<i>Pouteria virescens</i>	ST	10	37	16	0.19
<i>Sterculia pruriens</i>	LD	10	63	16	0.31
<i>Pouteria filipes</i>	ST	10	118	15	0.22
<i>Hirtella sp.</i>	ST	10	61	14	0.24
<i>Agonandra brasiliensis</i>	ST	10	61	13	0.15
<i>Ormosia paraensis</i>	LD	10	47	13	0.32
<i>Elizabetha bicolor</i>	In	10	65	12	0.23
<i>Neea glomeruliflora</i>	ST	10	60	12	0.25
<i>Protium subserratum</i>	ST	10	45	12	0.23
<i>Pseudolmedia laevis</i>	ST	10	52	12	0.25
<i>Vatairea paraensis</i>	LD	10	32	12	0.35
<i>Aniba hostmanniana</i>	ST	10	55	11	0.20
<i>Bocageopsis multiflora</i>	In	10	38	11	0.37
<i>Talisia longifolia</i>	ST	10	51	11	0.28
<i>Cordia sp</i>	LD	10	30	10	0.25
<i>Pouteria gongrijpii</i>	ST	10	47	10	0.25
<i>Trymatococcus amazonicus</i>	LD	10	56	10	0.22
<i>Cupania hirsuta</i>	ST	10	47	9	0.20
<i>Licania macrophylla</i>	ST	10	44	9	0.34
<i>Mabea caudata</i>	P	10	34	9	0.13
<i>Macrobium bifolium</i>	In	10	26	9	0.09
<i>Pouteria oblanceolata</i>	ST	10	40	9	0.11
<i>Swartzia leptopetala</i>	ST	10	24	9	0.25
<i>Trichilia lecointei</i>	ST	10	41	9	0.24
<i>Maytenus myrsinoides</i>	ST	10	29	8	0.25
<i>Aniba parviflora</i>	ST	10	40	7	0.24
<i>Garcinia macrophylla</i>	LD	10	28	7	0.22
<i>Lacunaria jenmanii</i>	ST	10	21	7	0.16
<i>Pouteria rodriguesiana</i>	ST	10	37	7	0.36
<i>Chrysophyllum cuneifolium</i>	ST	10	31	6	0.31
<i>Conceveiba guianensis</i>	ST	10	16	5	0.22
<i>Garcinia madruno</i>	LD	10	17	5	0.26
<i>Pouteria glomerata</i>	ST	10	15	5	0.12
<i>Virola sp.</i>	LD	10	28	5	0.11
<i>Aspidosperma oblongum</i>	LD	10	14	4	0.26
<i>Cynometra spruceana</i>	In	10	13	4	0.17

<i>Onychopetalum amazonicum</i>	In	10	23	4	0.21
<i>Vitex triflora</i>	ST	10	18	4	0.32
<i>Capirona decorticans</i>	LD	10	18	3	0.12
<i>Cariniana sp.</i>	In	10	20	3	0.37
<i>Chrysophyllum sanguinolentum</i>	ST	10	11	3	0.31
<i>Ilex martiniana</i>	ST	10	14	3	0.22
<i>Inga gracilifolia</i>	LD	10	10	3	0.24
<i>Mouriri nigra</i>	In	10	13	3	0.28
<i>Perebea guianensis</i>	LD	10	9	3	0.30
<i>Swartzia panacoco</i>	ST	10	17	3	0.28
<i>Vantanea guianensis</i>	ST	10	5	3	0.27
<i>Vantanea sp.</i>	ST	10	13	3	0.37
<i>Couepia bracteosa</i>	ST	10	2	2	0.33
<i>Eugenia sp.</i>	ST	10	7	2	0.19
<i>Ficus adhatodifolia</i>	In	10	3	2	0.24
<i>Margaritaria nobilis</i>	ST	10	12	2	0.32
<i>Pouteria amapaensis</i>	ST	10	12	2	0.36
<i>Zygia latifolia</i>	LD	10	7	2	0.20
<i>Cabralea canjerana</i>	ST	10	3	1	0.19
<i>Caraipa densifolia</i>	ST	10	1	1	0.32
<i>Erisma laurifolium</i>	LD	10	4	1	0.26
<i>Joannesia heveoides</i>	ST	10	6	1	0.31
<i>Mouriri brevipes</i>	In	10	6	1	0.23
<i>Ocotea acutangula</i>	ST	10	3	1	0.33
<i>Siparuna sp.</i>	ST	10	6	1	0.05
<i>Tachigali guianensis</i>	LD	10	6	1	0.09
<i>Trischidium alternum</i>	In	10	6	1	0.09

---