**Universidade de São Paulo
Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz”**

**Dinâmica da diversidade de florestas manejadas através da abordagem
de ajuste e seleção de modelos para distribuição de abundância entre
espécies**

Rafaela Pereira Naves

Tese apresentada para obtenção do título de Doutora
em Ciências, Programa: Recursos Florestais. Opção
em: Conservação de Ecossistemas Florestais

**Piracicaba
2017**

Rafaela Pereira Naves
Bacharel em Ciências Biológicas

**Dinâmica da diversidade de florestas manejadas através da abordagem
de ajuste e seleção de modelos para distribuição de abundância entre
espécies**

Orientador:

Prof. Dr. **JOÃO LUIS FERREIRA BATISTA**

Tese apresentada para obtenção do título de Doutora
em Ciências, Programa: Recursos Florestais. Opção
em: Conservação de Ecossistemas Florestais

Piracicaba
2017

Dados Internacionais de Catalogação na Publicação
DIVISÃO DE BIBLIOTECA - DIBD/ESALQ/USP

Naves, Rafaela Pereira

Dinâmica da diversidade de florestas manejadas através da abordagem de ajuste e seleção de modelos para distribuição de abundância entre espécies / Rafaela Pereira Naves. – – Piracicaba, 2017 .
141 p.

Tese (Doutorado) – – USP / Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz”.

1. Exploração de impacto reduzido 2. Poisson Lognormal 3. Similaridade
4. Verossimilhança . I. Título.

AGRADECIMENTOS

Ao Professor João Batista pela excelente orientação, sempre com muita paciência e disponibilidade, o que tornou o caminho para a minha formação muito mais suave e tranquilo. Obrigada por ter aceito me orientar e por me apresentar essa forma crítica de pensar e resolver os problemas dentro da área florestal em geral. Com certeza muito da minha visão da ciência vem dos seus ensinamentos.

Ao Professores Edson Vidal (ESALQ-USP), Hilton Thadeu (ESALQ-USP) e Paulo Inácio Prado (IB-USP) pelas importantes contribuições durante o exame de qualificação. Ao Professor Edson Vidal pela confiança e por disponibilizar os dados de Paragominas para realização da tese. Acredito que esses tipos de dados de longo prazo trarão respostas às muitas de nossas perguntas e fazer disso um projeto de carreira é admirável. Ao Center for Tropical Forest Science e Smithsonian Tropical Research in Panama, por disponibilizar os dados de Barro Colorado. Ao Professor Paulo Inácio, muito obrigada por me acompanhar durante o curso com suas contribuições valiosíssimas e disponibilidade.

Ao Centre for Biodiversity Dynamics da Norwegian University of Science and Technology (CBD-NTNU) em especial ao Professor Vidar Grøtan por todo o suporte na análise dos dados e enriquecedoras discussões do Capítulo 2, e também pela gentil recepção durante o estágio realizado.

Agradeço à FAPESP - Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo pelas bolsas de doutorado concedidas no país e no exterior (processos número 2014/09219-8 e 2015/26892-0) e à CAPES - Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior pela bolsa concedida durante o primeiro semestre do curso. Agradeço ainda à Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz” da Universidade de São Paulo e ao Programa de Pós Graduação em Recursos Florestais pela estrutura oferecida para a realização do doutorado. Agradeço também a todos os colegas, professores e funcionários do Departamento de Ciências Florestais pelos anos de convivência e aprendizado.

A todos os amigos do Centro de Métodos Quantitativos (CMQ) pelos anos de convivência, aprendizado e muito café, e também ao técnico Jefferson Polizel. Aos colegas orientados do Professor João: Estevan, Eimi, Renata e Tito. Ao pessoal do Laboratório de Ecologia e Restauração Florestal (LERF) e Laboratório de Silvicultura Tropical (LAS-TROP) pelas discussões e amizade. Uma lembrança especial a Cristina Vidal, Débora Rother, Nino Amazonas e Anderson Santiago pelas leituras e discussões. À Giovana, secretária do PPG-RF, pelo apoio nos mais variados assuntos. Aos amigos da Noruega que tornaram aquele período tão especial. A todos os amigos e amigas que longe ou perto ajudam a dar leveza e equilíbrio ao dia a dia: fanny, malocada, patinhas, aos amigos da bike, aos amigos da dança, aos amigos do atletismo.

E a todos meus familiares, em especial Fátima, Andreza e aos pequeninos Pedro e Manu por todo o amor e apoio incondicional durante todos esses anos. Gratidão.

“I believe each scientist and interpreter of experimental results bears ultimate responsibility for his own concepts of evidence and his own interpretation of results.”

A.Birnbaum (1962)

SUMÁRIO

Resumo	7
Abstract	9
1 Introdução geral	11
1.1 Introdução	11
1.1.1 Manejo Florestal na Amazônia	11
1.1.2 Diversidade e distúrbio	15
1.2 Objetivos gerais e organização da tese	20
1.3 Metodologia geral	21
1.3.1 Área de estudo: Paragominas, Pará, Brasil	21
1.3.2 Inferência baseada no Axioma da Verossimilhança	25
1.4 Referências	29
2 O uso da distribuição de abundância de espécies no contexto do manejo de florestas tropicais	35
2.1 Resumo	35
2.2 Abstract	35
2.3 Introdução	36
2.4 Material e métodos	38
2.4.1 Área de estudo	38
2.4.2 Métodos estatísticos	38
2.5 Resultados	41
2.6 Discussão	50
2.7 Referências	55
2.8 Material complementar	60
3 A distribuição de área basal entre espécies como uma nova abordagem para avaliar mudanças em comunidades submetidas ao manejo florestal	71
3.1 Resumo	71
3.2 Abstract	71
3.3 Introdução	72
3.4 Material e métodos	74
3.4.1 Área de estudo	74
3.4.2 Métodos estatísticos	75
3.5 Resultados	77
3.6 Discussão	91
3.7 Referências	96
3.8 Material complementar	102
4 Dinâmica da diversidade de comunidades arbóreas: 50 hectares e 28 anos de medições na Ilha de Barro Colorado	117

4.1	Resumo	117
4.2	Abstract	117
4.3	Introdução	118
4.4	Material e Métodos	121
4.4.1	Área de estudo	121
4.4.2	Métodos estatísticos	121
4.5	Resultados	123
4.6	Discussão	130
4.7	Referências	134
4.8	Material Complementar	137
5	Considerações finais	139
	Referências	141

RESUMO

Dinâmica da diversidade de florestas manejadas através da abordagem de ajuste e seleção de modelos para distribuição de abundância entre espécies

As florestas na Amazônia tem sido exploradas para a provisão de madeira. A exploração era feita sem planejamento das atividades (Exploração Convencional ou EC), resultando em grandes áreas de florestas degradadas. A partir da década de 90, foram estabelecidas técnicas para minimizar os danos da exploração à vegetação remanescente, visando ciclos sequenciais de corte, sem prejuízo à produção, através da Exploração de Impacto Reduzido (EIR). Embora muito tenha sido discutido sobre o quão mais eficiente a EIR seja em relação a EC, ainda existem lacunas, principalmente acerca da organização e manutenção da diversidade dessas áreas. A exploração é, de maneira muito resumida, o corte de algumas árvores de interesse comercial e a morte acidental de outras árvores que não as de interesse, pela queda e arraste das toras, construção das estradas e dos pátios de estocagem. As clareiras formadas, em geral, são maiores que as que ocorrem naturalmente na floresta. Essas clareiras são ocupadas por espécies de rápido crescimento, potencialmente mudando a organização da comunidade. Assim, são necessárias abordagens para detectar e então caracterizar quais os impactos que a exploração tem na diversidade de comunidades arbóreas. É importante ressaltar que muitas decisões sobre a sustentabilidade do manejo são tomadas considerando como essas comunidades respondem a distúrbios. Diante do apresentado, esta tese teve como objetivo analisar a dinâmica da diversidade de florestas submetidas à exploração florestal. A distribuição de abundância entre espécies (DAE) é uma abordagem paramétrica para caracterização de comunidades, baseada em um dos poucos padrões que se mantem em todas as comunidades: muitas espécies raras e poucas espécies abundantes, sendo também o reflexo de como as espécies partilham recursos. Distúrbios mudam a identidade das espécies dominantes, podendo ser refletido em alterações nos parâmetros e/ou curvas da DAE. Nós analisamos a DAE de áreas submetidas ao manejo florestal (EIR e EC) e uma área Controle, antes do manejo e ao longo de 16 anos em Paragominas, Pará, Brasil. Antes da exploração, em 1993, foram estabelecidas três parcelas permanentes, onde os indivíduos arbóreos com $DAP \geq 25$ cm foram cadastrados. Indivíduos menores ($DAP \geq 10$ cm) foram mensurados em sub-parcelas. Após essa primeira medição, foi conduzida exploração em duas parcelas (EIR e EC) e a terceira parcela foi mantida como Controle. As parcelas foram medidas novamente em

1994, 1998, 2000, 2006 e 2009. Para testar se a DAE muda devido ao manejo, usamos a distribuição Poisson Lognormal (PLN) para descrever cada ano e cada tratamento. Para detectar mudanças na similaridade, em termos de composição de espécies e abundância relativa de cada espécie, nós usamos o parâmetro de correlação da PLN bivariada para comparar a comunidade antes da exploração com os outros anos. Ao contrário do esperado, não foram encontradas mudanças estatisticamente relevantes nos parâmetros da DAE ao longo do tempo em nenhum dos três tratamentos. Entretanto o parâmetro de correlação diminuiu para a comunidade com o menor critério de inclusão de DAP, nas últimas medições das áreas exploradas. Nós também analisamos a DAE dessas mesmas áreas considerando como medida de abundância a área basal de cada espécie. Não foram encontradas mudanças relevantes na DAE, apenas diminuição do parâmetro de correlação. Embora o manejo tenha resultado na diminuição de até 22% dos indivíduos e 27% da área basal, ele não é imediatamente detectado na DAE pois as mortes acidentais são a maioria no manejo. Para cada árvore explorada, em média 19 árvores com $\text{DAP} \geq 10$ cm são mortas acidentalmente. Essa morte acidental é de certa forma independente da espécie, assim todas as espécies tem suas abundâncias diminuídas. A distribuição PLN considera os efeitos da amostragem através do processo Poisson, então mesmo que a porcentagem de indivíduos mortos fosse maior, dificilmente seria detectável na DAE. No entanto, a diminuição do parâmetro de correlação ao longo do tempo nas áreas exploradas é devido ao aumento da abundância e da área basal de espécies de rápido crescimento como as do gênero *Cecropia*. A DAE da Ilha de Barro Colorado (BCI), Panamá, também foi analisada (28 anos de medições, $\text{DAP} \geq 1$ cm). Nós dividimos o conjunto de dados em quatro critérios de inclusão de DAP (1, 10, 25 e 45 cm). Visto que a área não é submetida a grandes distúrbios e, como era esperado, não foram encontradas mudanças relevantes nem na DAE nem na identidade das espécies dominantes. Muitos indivíduos morreram durante esse período, devido a elevada mortalidade, comum para árvores pequenas ($\text{DAP} < 10$ cm), e outra grande parcela da comunidade não atingiu os critérios de DAP que geralmente são amostrados (10, 25 e 45 cm). Mesmo os indivíduos considerados ingressantes, de acordo com esses critérios, já estavam presentes na parcela na primeira medição, apenas eram menores que esses critérios. Diante do apresentado, um distúrbio pode demorar décadas para aparecer nas classes de DAP que geralmente são amostradas, por exemplo $\text{DAP} \geq 10$ cm. Assim, reiteramos que efeito ou falta de efeito de distúrbios na diversidade de comunidades arbóreas deve ser interpretado com muita cautela.

Palavras-chave: Exploração de impacto reduzido; Poisson Lognormal; Similaridade; Verossimilhança

ABSTRACT

Temporal dynamics of tree diversity in the context of forest management, using species abundance distribution models

Amazon tropical forests in Brazil have been exploited for the provisioning of timber, mainly using conventional logging (CL) practices. Little operational planning has been considered and, as a result, large forest areas in the Amazon have become highly degraded over time. Since the 1990's, reduced impact logging (RIL) has been adopted as a means of reducing the damage caused by timber exploitation and of establishing more sustainable practices, trying to make sequential logging cycles possible. Much has been discussed about the higher efficiency of RIL or CL, but there are still important knowledge gaps, mainly regarding tree diversity and forest functioning in logged areas. The logging of commercial species and the accidental death of non-targeted trees may alter environmental conditions, leading to higher abundance of some species and to the reduction of others, thus modifying forest structure and diversity. These changes promoted by exploitation have a signature in the structure of the remaining community and tracking them at the community level is still a great challenge, but important decisions are mainly taken considering tree diversity. The development of tools is crucial to quantify the effects of disturbance and to predict its consequence over communities. The main goal of this thesis was to analyze the temporal dynamics of tree diversity in the context of forest management. Species abundance distribution models (SAD) are a parametric approach, based on the most strong pattern in community ecology: few species have high abundance and rarity is the rule. It is also independent of sampling size and related to how species share resources. Species dominance change as a result of disturbances, and these changes may be detectable by changes on the parameters and/or curves of the SAD. We used inventory data from three permanent plots established in 1993 in Paragominas, Pará, Brazil. All the trees with Diameter at Breast Height (DBH) ≥ 25 cm were determined and measured and smaller individuals were measured within subplots (DBH ≥ 10 cm). After this first survey, we harvested two plots using different techniques (RIL and CL) and a third plot was kept as Control. The plots were surveyed again in 1994, 1998, 2000, 2006 and 2009. To test if it is possible to detect changes in the SAD due to logging we used the Poisson Lognormal distribution (PLN) to describe the data from each year. To detect changes in species similarity, we compared species composition and abundance over time, using the correlation

parameter of the bivariate PLN. We compared the same plots in 1993 (before exploitation) and in the years that followed. We observed no relevant changes in SAD, but only small changes in the correlation parameter in the last surveys. We also analyzed species' basal area distribution, and found no statistically relevant changes apart from small changes in the correlation parameter in harvested areas. After exploitation, we observed a reduction of as much as 22 % of the number of trees and 27% of the basal area, and mortality was mainly attributed to the accidental death of non-targeted trees. For each tree harvested, an average 19 trees died accidentally. Because of the dominant role of these random accidental deaths, the signature of management operations could not be detected immediately after logging, using SAD or the correlation parameter. Since SAD models consider sampling effects (Poisson process), any disturbance which causes the random death of trees may not be detected in the short run. However, the start of small changes could be noticed within a couple of decades. The relative abundance of some species has been altered in exploited forests, which was detected by changes in the correlation parameter. Pioneer species of the genus *Cecropia* have become the most abundant trees in the last survey, considering $\text{DBH} \geq 10$ cm. We also evaluated species abundance distribution in the Barro Colorado Island, Panama (28 years, $\text{DBH} \geq 1$ cm). We established four different inclusion criteria (DBH 1, 10, 25 and 45). The area was not subject to major disturbances and, as expected, we observed no relevant changes in the SAD during this period. A large number of individuals died during this period, due to the high mortality common to small trees ($\text{DBH} \geq 10$ cm), and many others have not reached the used inclusion criteria (10, 25 and 45 cm). Using these inclusion criteria, we showed that the community recruited during this period was already present in the forest in the first survey, but those trees just did not reach the size to be measured. Therefore, a recent disturbance may take decades to be detected within the DBH classes usually sampled. We highlight the role of time scale in the interpretation of tree diversity dynamics.

Keywords: Reduced impact logging; Poisson Lognormal; Similarity; Likelihood

1 INTRODUÇÃO GERAL

1.1 Introdução

1.1.1 Manejo Florestal na Amazônia

O Bioma Amazônia representa um terço das florestas tropicais do mundo (UHL *et al.*, 1996), sendo considerada a última grande área de floresta tropical úmida relativamente intacta (WHITMORE, 1997). Ocupando 40,2% da superfície da América do Sul, a Bacia Amazônia tem área de mais de sete milhões de km², englobando o território de nove países: Bolívia, Brasil, Colômbia, Equador, Guiana, Guiana Francesa, Peru, Suriname e Venezuela (VALOIS, 2003; LENTINI *et al.*, 2005). É caracterizado pela elevada diversidade de diferentes tipos de organismos, apenas para espécies vegetais são estimadas 35 mil espécies, sendo considerada a maior reserva de diversidade biológica do mundo (VALOIS, 2003). A rede fluvial também é a maior, contendo um terço da água-doce mundial (IBGE, 2011).

Da área total da Amazônia, cerca de 63% corresponde ao território brasileiro (VALOIS, 2003; LENTINI *et al.*, 2005). No Brasil, a chamada Amazônia Legal abrange todos os estados da região Norte mais parte do Mato Grosso, Goiás e Maranhão, correspondendo a 59% do território do país (IBGE, 2011). A área de floresta primária é dividida nas seguintes regiões fitoecológicas: floresta ombrófila densa, floresta ombrófila aberta, floresta estacional semidecidual, floresta estacional decidual, campinarana, savana, savana estépica, formação pioneira, refúgio vegetacional e áreas de tensão ecológica, a floresta ombrófila densa se destaca representando quase 40% dessa área de floresta primária (IBGE, 2011).

Além da óbvia importância da Amazônia para manutenção da biodiversidade global, a vocação florestal dessa região é enorme (LENTINI *et al.*, 2005). Corresponde a produção de 75% da madeira em tora do Brasil (AMARAL *et al.*, 1998). Contribui na economia regional e nacional e geração de empregos (SABOGAL *et al.*, 2006), sendo que esse é um dos principais usos da terra (LENTINI *et al.*, 2005). Assim, o desenvolvimento sustentável da região deve focar na manutenção da floresta e dos serviços ambientais a longo prazo (AMARAL *et al.*, 1998; VALOIS, 2003; IBGE, 2011).

A ocupação humana na Amazônia e consequente ação antrópica vem desde os povos pré-colombianos, mas essas alterações se mantiveram relativamente estáveis e de baixa magnitude durante milhares de anos (IBGE, 2011). Historicamente, a região era vista como de estagnação econômica e um grande vazio demográfico, sendo as principais atividades a agricultura migratória, a pecuária extensiva e o extrativismo (VALOIS, 2003). A partir das décadas de 60 e 70 houveram programas do governo para incentivar a ocupação da região, com abertura de estradas, o que ocasionou concentração fundiária, aceleração do desmatamento e desorganização cultural e social (VERISSIMO *et al.*, 1992).

O desmatamento se iniciou com a exploração predatória de madeira, resultando em vegetações secundárias degradadas que acabaram substituídas por pastagens e monoculturas como a soja (VALOIS, 2003; IBGE, 2011). Atualmente a área desmatada é da ordem de 15% (IBGE, 2011).

A retirada de madeira era feita de maneira predatória, conhecida como “garimpagem florestal” (AMARAL *et al.*, 1998). A princípio, eram retiradas apenas as árvores de alto valor comercial, sem planejamento dessa atividade, então a medida que outras espécies se tornavam atrativas ao mercado, a mesma área era explorada novamente, como não havia tempo suficiente para a floresta se recuperar, a área se tornava muito degradada e sem uso econômico, restando realizar queimadas para implantação da agropecuária (UHL *et al.*, 1991; JOHNS *et al.*, 1996; AMARAL *et al.*, 1998; PEREIRA *et al.*, 2002; RUTISHAUSER *et al.*, 2015; VERÍSSIMO and PEREIRA, 2015).

Essa exploração predatória, também conhecida como exploração convencional (EC) foi o tipo principal realizado da Amazônia e ainda é muito comum (62% da exploração na Amazônia ainda é desse tipo) (LENTINI *et al.*, 2005). A seguir são apresentadas as características dessas operações, sendo uma compilação de uma série de trabalhos: JOHNS *et al.* (1996); AMARAL *et al.* (1998); PEREIRA *et al.* (2002); VALOIS (2003); HOMES *et al.* (2002); LENTINI *et al.* (2005); SABOGAL *et al.* (2006); RUTISHAUSER *et al.* (2015). Uma equipe de motosserristas entra na floresta, sem conhecimento prévio da localização das árvores e realiza o corte das de interesse comercial, sem considerar a melhor direção de queda para evitar danos às árvores remanescentes, já nessa atividade temos grandes danos à floresta. Posteriormente outra equipe volta na floresta para realizar o arraste das toras, sem planejar as melhores rotas e muitas vezes sem utilizar os equipamentos adequados para essa atividade florestal. As clareiras abertas para construção das trilhas de arraste, pátios de estocagem e estradas são enormes. Danos e desperdícios são muito comuns, muitas toras não são nem encontradas nesta etapa, além das práticas inadequadas de corte. Outro problema sério é que geralmente as equipes não recebem treinamento adequado, principalmente relacionado às normas de segurança, contrariando leis trabalhistas e ambientais. Neste tipo de exploração temos muito desperdício de materiais, danos à vegetação remanescente e ao solo além de acidentes de trabalho.

A partir da década 90, por pressão do mercado consumidor em relação às questões ligadas ao meio ambiente e a implementação de exigências legais, este cenário de exploração de madeira na Amazônia começou a mudar (SABOGAL *et al.*, 2006). Com o objetivo de diminuir danos e desperdícios causados pela exploração foram adotadas técnicas de exploração de impacto reduzido ou boas práticas de manejo com o objetivo de atingir o manejo florestal sustentável. A legislação brasileira define “Manejo Florestal Sustentável: administração da floresta para a obtenção de benefícios econômicos, sociais e ambientais, respeitando-se os mecanismos de sustentação do ecossistema objeto do manejo e considerando-se, cumulativa ou alternativamente, a utilização de múltiplas es-

pécies”(BRASIL, 2009). É importante salientar, portanto, que a exploração de impacto reduzido não é o manejo florestal sustentável em si, mas o conjunto de técnicas aplicadas com o intuito de atingi-lo através na minimização dos danos associados ao processo de exploração (SABOGAL *et al.*, 2006; PUTZ *et al.*, 2008).

A madeira legal da Amazônia pode então ser adquirida de duas formas: através da autorização de desmatamento ou por meio de plano de manejo florestal sustentável (PMFS) (LENTINI *et al.*, 2005). A resolução número 406, de 02 de fevereiro de 2009 “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”(BRASIL, 2009). São atividades obrigatórias desse instrumento: inventário 100%; delimitação da Área de Manejo Florestal e das Unidades de Produção Anual; planejamento das estradas e ramais de arraste; corte planejado; arraste controlado; monitoramento do crescimento da floresta; monitoramento da infraestrutura (SABOGAL *et al.*, 2006). Para o PMFS que prevê a utilização de máquinas para o arraste de toras a intensidade máxima de corte é definida como $30 \text{ m}^3.\text{ha}^{-1}$; ciclo de corte inicial de 35 anos; manutenção de pelo menos 10% do número de árvores por espécie; diâmetro mínimo de corte de 50 cm desde que não estabelecido outro específico para a espécie (BRASIL, 2009).

As atividades da exploração de impacto reduzido são divididas em pré-exploratórias, exploratórias e pós-exploratórias. As atividades pré-exploratórias consistem em: delimitação das áreas de corte anual e unidades de trabalho; inventário 100%; corte de cipós; planejamento das atividades de exploração e sistema de monitoramento. As atividades de exploração consistem em: corte direcionado das árvores, arraste das toras, movimentação das toras nos pátios de estocagem; transporte das toras e manutenção das estradas. As atividades pós-exploratórias são: manutenção das trilhas de arraste e pátios de estocagem; avaliação das atividades de exploração e medidas de proteção à floresta (SABOGAL *et al.*, 2006).

É importante ressaltar que os anteriormente apresentados são aspectos legais para aprovação de um PMFS. Existem outras práticas de bom manejo que não são exigidas por lei mas são recomendadas, como tratamentos silviculturais após exploração para estimular o desenvolvimento da floresta (SABOGAL *et al.*, 2006). A Certificação Florestal é outro mecanismo independente e não governamental de auditoria que também faz com que as boas práticas sejam adotadas. Em geral, essa certificação possui outros requisitos além das exigências legais, relacionados também a aspectos sociais entre outros, sendo o de maior credibilidade o FSC (LENTINI *et al.*, 2005; SABOGAL *et al.*, 2006).

Já existe uma série de publicações atestando a maior eficiência da exploração de impacto reduzido quando comparada à exploração convencional. Em termos financeiros, o custo de algumas atividades da EIR é superior ao da EC, por exemplo, as atividades pré-exploratórias e treinamento da equipe, mas esses valores são compensados pela diminuição

de outros custos como do desperdício e aumento da produtividade (HOMES *et al.*, 2002). Ainda de acordo com HOMES *et al.* (2002), o desperdício se deve a rachadura nas toras, causada pelo não direcionamento da queda, toras não aproveitadas e não encontradas e corte alto, o que acaba diminuindo o volume aproveitado da tora.

Em geral, as clareiras formadas devido à queda das árvores e construção das estradas e pátios são menores na EIR que na EC (SOUSA, 1984; COATES and BURTON, 1997; D'OLIVEIRA, 2000; PUTZ *et al.*, 2001; PEREIRA *et al.*, 2002; VIDAL, 2004; PUTZ *et al.*, 2008). O número de árvores acidentalmente mortas é menor também, sendo que na EC apenas 49% das árvores de interesse comercial permanecem remanescentes, enquanto na EIR esse valor é de 71% (HOMES *et al.*, 2002). A recuperação do volume e biomassa é mais rápida na EIR (JOHNS *et al.*, 1996; BARRETO *et al.*, 1998; PEREIRA *et al.*, 2002; VIDAL *et al.*, 2002; VIDAL, 2004; PUTZ *et al.*, 2008; VALLE *et al.*, 2006; SCHULZE *et al.*, 2008; MACPHERSON *et al.*, 2010; CASTRO, 2012; WEST *et al.*, 2014; VIDAL *et al.*, 2016).

Embora muito já tenha sido discutido sobre o quão mais eficiente a EIR é em relação à EC, em termos financeiros e de produção, ainda restam muitas lacunas de conhecimento, principalmente acerca dos processos ecológicos que mantêm a floresta, se o que se é almejado é o desenvolvimento sustentável da região com manutenção da floresta e serviços ambientais (VALOIS, 2003). É argumentado, por exemplo, que mesmo com a EIR, o ciclo de corte deva ser aumentado para que haja recuperação do volume comercial (CASTRO, 2012), ou seja, mesmo após esse período de 30-35 anos o número de árvores de grande porte é inferior à antes da exploração.

As clareiras formadas devido à exploração são maiores que as naturalmente formadas na floresta. Em média para cada árvore explorada uma área de 881 m² é aberta (abertura devido a queda mais a área da estrada), enquanto uma clareira formada pela queda natural de uma árvore fica entre 150 e 300 m² (VERISSIMO *et al.*, 1992). Esse fato causa a proliferação das espécies pioneiras e de rápido crescimento (SOUSA, 1984; PUTZ *et al.*, 2008; COATES and BURTON, 1997; D'OLIVEIRA, 2000; PUTZ *et al.*, 2001; PEREIRA *et al.*, 2002; VIDAL, 2004; DORNELAS *et al.*, 2011; DARRIGO *et al.*, 2016). A exploração também afeta as espécies pela diminuição das árvores de grande porte, que são muitas vezes os indivíduos reprodutivos da população, representantes da diversidade genética e provedores de sementes (MARTINI *et al.*, 1998; ANDRÉ, 2005; GROGAN and GALVÃO, 2006; DARRIGO *et al.*, 2016). A exploração também causa danos aos indivíduos jovens e de forma geral torna o ambiente favorável a ocorrência de incêndios (MARTINI *et al.*, 1998). Tudo isso dificulta a regeneração das espécies que são exploradas e de crescimento lento, sendo que na prática essa regeneração chega a ser inexistente para algumas espécies (VERISSIMO *et al.*, 1995; GROGAN and GALVÃO, 2006; DARRIGO *et al.*, 2016). Diante do apresentado, a exploração florestal tem potencial de mudar a organização da comunidade arbórea e a diversidade, comprometendo a manutenção da floresta a longo prazo.

Abordando diversidade em áreas de manejo, alguns trabalhos mostram que não

há mudanças relevantes na riqueza e similaridade das comunidades arbóreas que são submetidas ao manejo, ou seja, o número de espécies e composição não sofrem grandes alterações devido ao manejo (CANNON *et al.*, 1998; VIDAL, 2004; DE OLIVEIRA, 2005; DE BARROS FRANCEZ *et al.*, 2007, 2009; COLPINI *et al.*, 2011; HIRAI *et al.*, 2012). No entanto apenas esse tipo de informação, como número de espécies, não nos fornece um entendimento completo do efeito do manejo na organização de comunidades arbóreas, sendo necessária a utilização de outras abordagens para avaliar a assinatura da exploração nas comunidades arbóreas e a perspectiva a longo prazo.

1.1.2 Diversidade e distúrbio

A diversidade é conceitualizada por três componentes: número de espécies, número de indivíduos e como estes indivíduos estão distribuídos entre as espécies. Existem inúmeras maneiras de caracterizar e comparar comunidades e essas abordagens podem variar na sua capacidade de explicar a variação dos dados e na complexidade de metodologias (TOKESHI, 1993; MCGILL *et al.*, 2007; MCGILL, 2011; MAGURRAN, 2013). O ideal é que um descritor de diversidade seja o mais simples e intuitivo possível mas que retenha alto grau de informação (MCGILL *et al.*, 2007; MATTHEWS and WHITTAKER, 2015).

A abordagem mais difundida, pela pouca exigência de suas metodologias, consiste na comparação de riqueza (número de espécies), índices de diversidade como Shannon e Pielou e similaridade (índice de Sorensen e Jaccard). No entanto, quando se resume as comunidades em apenas um número, como esses índices, muita informação é perdida (TOKESHI, 1993; MAGURRAN and MCGILL, 2011). Outro agravante é que alguns métodos dessa abordagem são dependentes da composição de espécies, tornando-as inapropriadas para avaliar mudanças em comunidades submetidas a diferentes tratamentos, por exemplo, pois as composições já poderiam ser muito distintas antes da intervenção (MAGURRAN and MCGILL, 2011).

Outra abordagem para comparação de comunidades são os métodos estatísticos multivariados. Como exemplo desses métodos utilizados em estudos de ecologia vegetal, existe a análise de correspondência retificada, que faz a ordenação de áreas de acordo com a ocorrência (ou abundância) das espécies e a análise de correspondência canônica, que adiciona as variáveis ambientais aos testes. Métodos multivariados têm exigências de metodologias maiores e são de difícil interpretação, pois os resultados tem que ser interpretados a partir dos eixos de ordenação além do fato de também serem dependentes das composições das espécies (MCGILL, 2011; MAGURRAN and MCGILL, 2011).

Uma terceira abordagem que tem um nível intermediário de complexidade, mas boa capacidade de explicação são as distribuições de abundância de espécies (referida como DAE), ou em inglês *Species abundance distribution (SAD)*. Este é um dos padrões mais fortes em ecologia de comunidades, poucas espécies tem elevada abundância e a raridade

é a regra (MCGILL *et al.*, 2007; MCGILL, 2011). Como um padrão, este pode ser descrito por funções de probabilidade com poucos parâmetros (FISHER *et al.*, 1943; PRESTON, 1948). Esta abordagem é mais informativa que algumas técnicas não paramétricas e mais fácil de interpretar que as análises multivariadas (MCGILL *et al.*, 2007; MCGILL, 2011; MAGURRAN, 2013).

Desde a época de Darwin havia um interesse em como os indivíduos se distribuem entre as espécies, porque a dominância de algumas poucas espécies é umas das poucas regras gerais que se mantêm em quase todas as comunidades, gerando o padrão conhecido como “J invertido”, decorrente da presença de muitas espécies raras e poucas espécies abundantes (MCGILL *et al.*, 2007). Essa dominância ocorre tanto em relação ao número de indivíduos por espécie, quanto outras medidas tomadas da comunidade, como biomassa por espécie, volume, uso de recursos, tamanho corporal entre outras (CONNOLLY *et al.*, 2005; MORLON *et al.*, 2009; CONDÉ, 2012; HENDERSON and MAGURRAN, 2010; MAGURRAN, 2013).

Motomura (1932), *apud* MORI *et al.* (2013) foi o primeiro a dar tratamento matemático aos dados de abundância das espécies. Motomura(1932) usou espécies em ranking de abundância (da mais abundante para a mais rara). Os indivíduos seriam divididos pelas espécies por uma fração sempre constante, por exemplo a primeira espécie teria 1/2 dos indivíduos, a segunda 1/4, a terceira 1/8 e assim sucessivamente, então as abundâncias foram determinadas pela série geométrica, esses dados quando plotados em escala logarítmica tem forma de uma reta. Como explicado por MORI *et al.* (2013), Motomura, (1932) não deu interpretação biológica a esse fenômeno, foi Numata *et al.* (1953) *apud* MORI *et al.* (2013) que consideraram a partição de nichos como uma explicação biológica.

FISHER *et al.* (1943) foram os primeiros a adicionar o efeito do tamanho da amostra na DAE. As abundâncias das espécies são variáveis discretas, mas é aceitável uma aproximação contínua, visto que são tomados indivíduos ao acaso e o número de indivíduos é elevado. Este modelo $f(n)$ nos dá a probabilidade de uma espécie tomada ao acaso ter abundância entre dois valores, que será a curva de $f(n)$ neste intervalo. Geralmente não é possível fazer censo da comunidade toda, sendo realizadas amostragens da comunidade. Temos então outro modelo $g(x|n)$, que é a probabilidade de uma espécie ocorrer com x indivíduos na amostra dado que tinha n na comunidade toda. A probabilidade que determinada espécie tenha abundância n na comunidade e uma certa abundância x na amostra (dado n) é o produto das probabilidades desses eventos independentes:

$$P(N = n, X = x) = f(n)g(x|n)$$

Cada abundância na amostra pode ocorrer para diferentes valores de abundância na comunidade. Somando a probabilidade de cada uma dessas funções tem a probabilidade de ocorrência de um certo número de indivíduos na amostra, então essa soma é feita para cada valor de n . Como $f(n)$ é contínua essa soma torna-se uma integral:

$$h(x) = P(X = x) = \int f(n)g(x|n)dn$$

A solução dessa integral nos dá a distribuição das abundâncias das espécies na amostra, dadas as distribuições na comunidade e o processo amostral (PIELOU, 1977; PRADO, 2010).

FISHER *et al.* (1943) consideraram que a DAE da comunidade toda apresentava uma distribuição Gamma. A distribuição Poisson é usada para descrever o processo de amostragem. O produto dessas duas probabilidades torna então, as abundâncias na amostra, uma variável binomial negativa. Como não é possível conhecer o número de espécies na classe de abundância zero, a distribuição foi truncada e assumido que o número de espécies era infinito, fazendo o parâmetro de forma da binomial negativa tender a zero. Como resultado a função final é a distribuição log-series ou série logarítmica, com apenas um parâmetro, α de Fisher, interpretável biologicamente e independente do tamanho da amostra.

PRESTON (1948) introduziu a distribuição Lognormal para descrever a DAE da comunidade toda, mas ele não incluiu o efeito da amostragem como FISHER *et al.* (1943) fizeram no modelo log-series. Este efeito foi descrito por GRUNDY (1951) e aplicado por BULMER (1974), que adicionou a distribuição Poisson a esse processo, resultando na distribuição Poisson Lognormal. A função é truncada em zero, pois não é possível conhecer as espécies na classe de abundância zero, espécies que estão presentes na comunidade, mas ausentes na amostra (FISHER *et al.*, 1943; BULMER, 1974; CONNOLLY and THIBAUT, 2012). O parâmetro σ^2 da distribuição Poisson Lognormal pode ser interpretado como uma medida da dominância das espécies, ou uma medida inversa de diversidade (ENGEN *et al.*, 2011; GRØTAN *et al.*, 2012; SÆTHER *et al.*, 2013).

Desde então pelo menos 40 modelos tem sido usados para descrever distribuição de indivíduos entre espécies, sendo estes modelos puramente estatísticos, modelos de ramificação, modelos baseados na dinâmica de populações, partição de nichos e modelos de distribuição espacial (MCGILL *et al.*, 2007). Não é nosso objetivo avaliar as vantagens e limitações do uso de cada um desses modelos.

As abordagens visuais para DAE fornecem importantes informações sobre a organização de comunidades. Existem três principais maneiras para apresentar esse tipo de dado (MCGILL, 2011). A primeira é o histograma das abundâncias, figura 1.2(a), onde no eixo x temos as abundâncias nas oitavas de Preston ou $\log(2)$, enquanto no eixo y temos o número de espécies em cada classe de abundância (PRESTON, 1948). A segunda maneira é a função de distribuição acumulada empírica (FDA), figura 1.2(b), que é uma maneira padrão de analisar distribuição de probabilidade, corrigindo diferenças entre tamanho de amostras, nesse caso comunidades com diferentes riquezas (número de espécies). A terceira maneira é o gráfico do ranking das abundâncias, no eixo x temos as espécies

ordenadas por ordem decrescente de abundância e no eixo y as abundâncias, em escala logarítmica (figura 1.2(c)).

Este padrão de dominância que vemos nas curvas das distribuições de abundâncias entre as espécies é gerado por forças aleatórias e determinísticas (ENGLEN *et al.*, 2016), relacionado à maneira como espécies partilham recursos, e de certa forma, revela também características do ambiente onde a comunidade se insere (DORNELAS *et al.*, 2009).

Mudanças na forma da curva da DAE podem estar relacionadas a mudanças no ambiente (MATTHEWS and WHITTAKER, 2015). Os aspectos teóricos da DAE vem sendo investigados há mais de 70 anos, e recentemente, com o advento dos computadores, vem ressurgindo o interesse nessas distribuições para utilização na ecologia aplicada, como manejo e conservação (MCGILL *et al.*, 2007; DORNELAS *et al.*, 2011; MATTHEWS and WHITTAKER, 2015). Mudanças ambientais podem levar a diminuição ou até mesmo extinção local de populações de algumas espécies, assim como favorecer a proliferação de outras (MAGURRAN and MCGILL, 2011). Essas mudanças na estrutura da comunidade, alterando dominância das espécies, podem ser detectadas nas alterações das curvas da DAE, movendo a curva para a direita ou para a esquerda (DORNELAS *et al.*, 2009; DORNELAS, 2010; DORNELAS *et al.*, 2011). Em recente revisão MATTHEWS and WHITTAKER (2015) trazem importantes aspectos da utilização da DAE em ecologia aplicada enquanto DORNELAS *et al.* (2011) falam da relação entre DAE e distúrbio, figura 1.2.

Mudanças da DAE de comunidades aquáticas em ambientes poluídos com óleo foram relatadas para micro e macro invertebrados (GRAY and MIRZA, 1979; GRAY, 1981) e microbiota (OLESEN *et al.*, 2016), microinvertebrados no solo (HÅGVAR, 1994), mudanças temporais em comunidades de borboletas (GRØTAN *et al.*, 2012), respostas de ervas daninhas a diferentes condições ambientais (DORNELAS *et al.*, 2009), mudanças ao longo do tempo em uma comunidade de roedores (THIBAUT *et al.*, 2004) entre outros (MATTHEWS and WHITTAKER, 2015).

Temos então a teoria que nos diz que é possível detectar mudanças na organização de comunidades biológicas através de mudanças das curvas de distribuição de abundância entre as espécies (DORNELAS *et al.*, 2011; MATTHEWS and WHITTAKER, 2015), e sabemos que o manejo florestal, mesmo o praticado na forma de exploração de impacto reduzido tem potencial de mudar a organização dessa comunidade (DARRIGO *et al.*, 2016), figura 1.1.

Figura 1.1. Esquema simplificado da exploração florestal. 1 são escolhidos alguns indivíduos grandes das espécies de interesse comercial. 2 durante as operações outros indivíduos são mortos acidentalmente, pela queda e arraste das toras e construção dos pátios. 3 as clareiras formadas durante a exploração em geral são maiores que as formadas naturalmente na floresta. 4 o ambiente nessas clareiras é propício ao aumento da abundância de espécies pioneiras.

Figura 1.2. Mudanças na distribuição de abundância das espécies (DAE) relacionadas a distúrbios, considerando as três principais maneiras de plotar DAE. (a) é o histograma das abundâncias nas oitavas de Preston. (b) é a função de distribuição acumulada empírica. (c) é o ranking das espécies, com as abundâncias em escala logarítmica. Essas figuras são adaptadas de DORNELAS *et al.* (2011).

Diante do apresentado a DAE possui potencial enorme para caracterizar comunidades arbóreas submetidas ao manejo florestal. Grande parte dos estudos que avaliam mudanças da diversidade nas comunidades submetidas ao manejo florestal na Amazônia utiliza a primeira ou segunda abordagem, ou seja, comparação de espécies, índices de diversidade, métodos estatísticos multivariados (CANNON *et al.*, 1998; DE OLIVEIRA, 2005; DE BARROS FRANCEZ *et al.*, 2007, 2009; COLPINI *et al.*, 2011; HIRAI *et al.*, 2012). Não existem estudos que utilizam a terceira abordagem, avaliando o efeito de diferentes tipos de manejo utilizando modelos para DAE. Deve ser enfatizado que a DAE vem sendo utilizada em ecologia aplicada principalmente para organismos de ciclo de vida curto (MATTHEWS and WHITTAKER, 2015). Além disso, mudanças temporais são mais difíceis de detectar que mudanças espaciais (MAGURRAN, 2007; GOTELLI *et al.*, 2010; DORNELAS *et al.*, 2011), principalmente considerando comunidades de árvores, dado que são organismos sésseis com ciclo de vida longo.

1.2 Objetivos gerais e organização da tese

O objetivo desta tese foi verificar se é possível detectar os efeitos da exploração florestal na diversidade de comunidades arbóreas através de mudanças na distribuição de abundância entre as espécies. Ela foi dividida em cinco capítulos. Neste primeiro capítulo contextualizamos o manejo florestal na Amazônia e apresentamos a abordagem que utilizaremos para avaliar as mudanças da diversidade, através da distribuição de abundância entre as espécies. Ainda neste capítulo apresentamos a metodologia geral para análise dos dados e a descrição da área de estudo considerada nos capítulos 2 e 3. No segundo capítulo avaliamos a DAE ao longo do tempo nessas áreas exploradas, considerando como medida de abundância o número de indivíduos por espécie. No terceiro capítulo avaliamos a DAE dessas mesmas áreas, mas considerando como medida de abundância a área basal de cada

espécie. Visto que a escala temporal é de extrema importância quando falamos em comunidades arbóreas, resolvemos incluir um quarto capítulo explorando a DAE ao longo do tempo na Ilha de Barro Colorado com o objetivo de complementar nossa argumentação. Esse é um conjunto de dados de quase três décadas de medições com limite de inclusão de DAP de 1 cm. No quinto e último capítulo são apresentadas as considerações finais.

1.3 Metodologia geral

1.3.1 Área de estudo: Paragominas, Pará, Brasil

A área de estudo dos capítulos 2 e 3 é localizada numa área de floresta tropical na fazenda Agrossete, a 30 km do município de Paragominas, Pará, Brasil, (3 17'S 47 34'W). O clima é do tipo tropical chuvoso com período de estiagem (Awi), o período de chuvas vai de janeiro a maio e um período mais seco de junho a novembro, pluviosidade média de 40mm/mês e 1700 mm/ano (BASTOS *et al.*, 2006). A vegetação é classificada como Floresta Ombrófila densa, com altura de copa variando de 25-40m (IBGE, 2011). Figura 1.3.

A área possui 210 ha. Em 1993, 75 ha foram explorados por técnicas convencionais, 105 ha foram explorados por exploração de impacto reduzido e 30 ha não foram explorados (área controle). Foram exploradas 30 espécies de interesse comercial, com diâmetro mínimo de corte de 45 cm. Informações estão disponíveis na tabela 1.1, tabela 1.2 e tabela 1.3. Todas as práticas que são recomendadas na exploração de impacto reduzido foram conduzidas, como corte de lianas ($DAP \geq 2$ cm) antes da exploração, queda direcionada das árvores, planejamento das estradas, treinamento da equipe de campo para prevenir danos às árvores comerciais juvenis. Ao contrário, na exploração convencional, não houve treinamento formal da equipe em técnicas de EIR, com relação às melhores rotas e direção de queda das árvores, uma equipe de motosserristas entra e derruba as árvores, sem conhecimento prévio da localização destas e outra equipe de tratoristas realiza o arraste das toras. Essas operações da EC acabam causando muitos danos e desperdícios, pela falta de planejamento.

Figura 1.3. Localização da área de estudo, à esquerda a cidade de Paragominas, Pará, Brasil e à direita disposição dos tratamentos em campo (Controle, Exploração de Impacto Reduzido e Exploração Convencional). Esta figura é adaptada de VIDAL (2004).

Antes da exploração em 1993 (6 meses), em cada um dos três tratamentos foi estabelecida uma parcela permanente de 24,5 ha (700m x 350m), (figuras 1.3 e 1.4). Todos os indivíduos arbóreos com diâmetro a altura do peito maior ou igual a 25 cm ($DAP \geq 25$ cm) foram medidos, cadastrados e identificados. Dentro de cada parcela foi estabelecida uma sub-parcela de 5,25 ha (700m x 75m), onde todos os indivíduos arbóreos com diâmetro a altura do peito maior ou igual a 10 cm ($DAP \geq 10$ cm) foram medidos, cadastrados e identificados. As parcelas foram remedidas novamente em 1994 (após a exploração), 1998, 2000, 2006 e 2009, e todos os novos indivíduos foram cadastrados e identificados de acordo com o limite de inclusão ($DAP \geq 25$ cm, nas parcelas maiores e $DAP \geq 10$ cm nas sub-parcelas).

Figura 1.4. Esquema da parcela maior ($DAP \geq 25$ cm) e da sub-parcela menor ($DAP \geq 10$ cm).

O Professor Edson Vidal do Departamento de Ciências Florestais, Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz”, Universidade de São Paulo (ESALQ- USP) tem realizado a coleta de dados e muitos trabalhos importantes foram publicados sobre este experimento. É importante enfatizar o papel desses estudos de longo prazo na realização de pesquisas relevantes e abrangentes, além de permitir interessante rede de colaboração. Mais informações estão disponíveis em: JOHNS *et al.* (1996), BARRETO *et al.* (1998), VIDAL *et al.* (2002), VIDAL (2004), VALLE *et al.* (2006), SCHULZE *et al.* (2008), MACPHERSON *et al.* (2010), CASTRO (2012) WEST *et al.* (2014), CASTRO (2016), VIDAL *et al.* (2016).

Tabela 1.1. Informações da área de estudo em relação ao número de indivíduos em 1993 e indivíduos mortos devido à exploração.

	DAP ≥ 25 cm			DAP ≥ 10 cm		
	CONTROLE	EIR	EC	CONTROLE	EIR	EC
árvores.ha ⁻¹	63.2	70.6	61.2	441	463	472
árvores exploradas.ha ⁻¹	-	3.38	4.24	-	3.2	4.8
árvores mortas acidentalmente.ha ⁻¹	-	2.4	6.32	-	76.9	81.1

Tabela 1.2. Informações da área de estudo em relação à área basal (m².ha⁻¹) em 1993 e área basal dos indivíduos mortos devido à exploração.

	DAP ≥ 25 cm			DAP ≥ 10 cm		
	CONTROLE	EIR	EC	CONTROLE	EIR	EC
m ² .ha ⁻¹	11.2	11.8	12.2	16.9	15.7	20.4
m ² .ha ⁻¹ (explorados)	-	1.7	2	-	1.6	2.2
m ² .ha ⁻¹ (mortos acidentalmente)	-	0.2	0.7	-	1.5	2

Tabela 1.3. Número de indivíduos explorados por espécie em 1993 nas parcelas de EIR e EC.

Espécie	Família	EIR	EC
<i>Astronium lecointei</i> Ducke	Anacardiaceae	3	2
<i>Schefflera morototoni</i> (Aubl.) Maguire et al.	Araliaceae		1
<i>Handroanthus impetiginosus</i> (Mart. ex DC.) Mattos	Bignoniaceae	4	2
<i>Handroanthus serratifolius</i> (Vahl) S.Grose	Bignoniaceae		2
<i>Cordia bicolor</i> A.DC.	Boraginaceae		1
<i>Tetragastris altissima</i> (Aubl.) Swart	Burseraceae	2	3
<i>Caraipa grandifolia</i> Mart.	Calophyllaceae	3	1
<i>Caryocar villosum</i> (Aubl.) Pers.	Caryocaraceae	6	4
<i>Terminalia guyanensis</i> Eichler	Combretaceae	4	2
<i>Copaifera duckei</i> Dwyer	Fabaceae	6	4
<i>Dipteryx odorata</i> (Aubl.) Willd.	Fabaceae	4	4
<i>Hymenaea courbaril</i> L.	Fabaceae	2	7
<i>Hymenaea oblongifolia</i> Huber	Fabaceae		1
<i>Parkia nitida</i> Miq.	Fabaceae	6	3
<i>Parkia pendula</i> (Willd.) Benth. ex Walp.	Fabaceae	2	1
<i>Pseudopiptadenia suaveolens</i> (Miq.) J.W.Grimes	Fabaceae	4	1
<i>Senegalia polyphylla</i> (DC.) Britton & Rose	Fabaceae	1	
<i>Tachigali paniculata</i> Aubl.	Fabaceae	8	5
<i>Tachigali paraensis</i> (Huber) Barneby	Fabaceae	5	1
<i>Ocotea fragrantissima</i> Ducke	Lauraceae	1	
<i>Sextonia rubra</i> (Mez) van der Werff	Lauraceae		1
<i>Couratari guianensis</i> Aubl.	Lecythidaceae		2
<i>Lecythis lurida</i> (Miers) S.A.Mori	Lecythidaceae	3	1
<i>Sterculia excelsa</i> Mart.	Malvaceae		1
<i>Cedrela odorata</i> L.	Meliaceae	1	
<i>Bagassa guianensis</i> Aubl.	Moraceae	3	1
<i>Brosimum acutifolium</i> Huber	Moraceae		3
<i>Laetia procera</i> (Poepp.) Eichler	Salicaceae		1
<i>Chrysophyllum lucentifolium</i> Cronquist	Sapotaceae		2
<i>Manilkara bidentata</i> (A.DC.) A.Chev.	Sapotaceae	3	3
<i>Manilkara elata</i> (Allemão ex Miq.) Monach.	Sapotaceae	8	27
<i>Micropholis melinoniana</i> Pierre	Sapotaceae	1	3
<i>Pouteria oppositifolia</i> (Ducke) Baehni	Sapotaceae	3	14
Total		83	104

1.3.2 Inferência baseada no Axioma da Verossimilhança

Neste trabalho adotamos como inferência estatística a baseada em seleção de modelos segundo o axioma da verossimilhança (EDWARDS, 1992; HILBORN and MANGEL, 1997; BURNHAM and ANDERSON, 2001; BOLKER, 2008; BATISTA, 2014). É aceito que existem leis racionais e consistentes que governam o mundo (HILBORN and MANGEL, 1997; BURKHART and TOMÉ, 2012). Os dados que observamos vem de um cenário ou processo estocástico (ver trabalho de BATISTA (2014)). Nós nunca teremos acesso a esse cenário, mas através da observação do mundo real podemos propor mecanismos teóricos, que seriam aproximações de parte dessas leis, para representar o cenário ou processo estocástico (HILBORN and MANGEL, 1997; BURNHAM and ANDERSON, 2001; BURKHART and TOMÉ, 2012). A partir de uma teoria, que é um conhecimento já estabelecido, são criadas hipóteses para explicar como o mundo funciona, partes que ainda não foram explicadas ou para contestar alguma explicação, essas hipóteses são confrontadas com as observações tomadas do mundo real, que dirão qual a chance de uma hipótese ser boa o bastante para descrever uma situação ou fenômeno (HILBORN and MANGEL, 1997). São os próprios dados que temos em mãos que irão dizer o quão plausível uma explicação é, e essa comparação é sempre relativa, uma hipótese em relação a outra, lembrando que nossas medidas são incertas e nossas descrições incompletas. Assim é possível que dentre várias explicações exista uma que seja a melhor, mas não existe a explicação correta ou verdadeira (HILBORN and MANGEL, 1997; BURNHAM and ANDERSON, 2001).

O procedimento para a construção e seleção dos modelos tem o seguinte protocolo: especificação dos dados, especificação dos modelos, estimativa dos parâmetros, qualidade dos ajustes (aderência do modelo aos dados) e comparação entre os modelos concorrentes (HILBORN and MANGEL, 1997; BATISTA, 2014). Os dados são as evidências empíricas que darão suporte às hipóteses, assim dentro dessa abordagem, toda e qualquer evidência está contida nos dados, sem a necessidade do conceito utilizado na inferência clássica de amostras infinitas (HILBORN and MANGEL, 1997; BATISTA, 2014). Existe o problema da especificação dos dados, como serão realizadas as observações usadas na construção do modelo, que envolve questões operacionais e de custos além das questões estatísticas, assim os modelos estão sempre condicionados aos dados, e obviamente depende deles serem adequados àqueles tipos de dados (HILBORN and MANGEL, 1997; BATISTA, 2014).

Os modelos são as traduções matemáticas das hipóteses, podendo conter diferentes funções matemáticas, determinísticas e estocásticas (vindas de distribuição de probabilidades) (HILBORN and MANGEL, 1997; BOLKER, 2008; BATISTA, 2014). As funções determinísticas determinam o comportamento de uma variável em relação a outra, por exemplo a variável y apresenta um comportamento crescente em relação a x expresso pela relação $y = 2x$, mas essas funções não assumem variação em torno desse resultado. Dado que o resultado de um ensaio (ou uma observação) é incerto, as funções estocásticas atri-

buem a probabilidade de obter aquele resultado (funções de densidade de probabilidade) (BOLKER, 2008; BATISTA, 2014). Existem infinitas funções de probabilidade para descrever diferentes tipos de dados (discretos, contínuos, de porcentagem, etc), assumindo diferentes formas (BOLKER, 2008; BATISTA, 2014). Por exemplo, para descrever os dados de abundância das espécies é ideal funções que possam apresentar assimetria positiva, pois a chance de tomar uma espécie ao acaso e ela ser rara é maior que chance dela ser abundante, então as distribuições Gamma e Lognormal foram usadas para descrever esse tipo de dado (FISHER *et al.*, 1943; PRESTON, 1948). Nesta tese o problema da especificação do modelo consiste na escolha de qual a melhor família de distribuição para descrever os dados, não foram testados os efeitos de diferentes co-variáveis.

Após a especificação do modelo, passamos para o problema da estimação dos parâmetros, que consiste em encontrar qual o melhor valor para descrever determinado conjunto de dados (EDWARDS, 1974; HILBORN and MANGEL, 1997; BOLKER, 2008; BATISTA, 2014). Por exemplo, na família da distribuição Normal temos os parâmetros μ e σ^2 , que podem assumir diferentes valores, o parâmetro de locação μ desloca a distribuição para a esquerda ou direita, enquanto σ^2 é o parâmetro de forma, tornando a distribuição mais ou menos ampla (BOLKER, 2008). Agora, dentre todos os valores possíveis de μ e σ^2 existe um que é o melhor para descrever um determinado conjunto de dados. Existem diversas alternativas para encontrar a melhor estimativa de parâmetros, o método dos mínimos quadrados, o método dos momentos, aqui usaremos a minimização da função de log-verossimilhança negativa, que nos dará as estimativas de máxima verossimilhança (MLEs, do inglês *maximum likelihood estimates*) (EDWARDS, 1992; HILBORN and MANGEL, 1997). Seja um conjunto de dados X_i , onde $i = 1, 2, \dots, n$, o resultado de cada ensaio ou observação, podemos atribuir a probabilidade de observar cada resultado através de funções de densidade probabilidade (FDP) com um conjunto de parâmetros θ , a função de verossimilhança dá a plausibilidade de observar aquele conjunto de dados assumindo determinado modelo. Agora os dados são fixos e os parâmetros variáveis. A função de verossimilhança é definida pelo produto dessas probabilidades (equação 1.1):

$$L(\theta|X = x_i) = f(x_1, \theta)f(x_2, \theta)\dots f(x_n, \theta) = \prod f(x_i, \theta) \quad (1.1)$$

onde, f é a FDP e θ é o vetor de parâmetros. Teremos o valor de parâmetro mais plausível no ponto máximo dessa função. Como o produto dessas probabilidades gera números muito pequenos, trabalhamos com o logaritmo da função de verossimilhança, tornando esse produto uma soma, por praticidade é adicionado um sinal negativo, para fazermos a minimização da função de log-verossimilhança negativa (equação 1.2) (EDWARDS, 1992; HILBORN and MANGEL, 1997):

$$LL(\theta|X_i) = - \sum_{n=1}^N \log[L(\theta|X)] \quad (1.2)$$

Nesta tese queremos saber se temos mudanças nas curvas da distribuição de abundância entre as espécies devido a exploração florestal, considerando como medida de abundância o número de indivíduos e a área basal por espécie, conforme ilustrado na figura 1.2 apresentada acima. Queremos saber se temos mudanças nas estimativas dos parâmetros da distribuição. Em outras palavras, qual o suporte que os dados dão para a hipótese que a DAE muda após exploração florestal.

Através da equação 1.1 obtemos as estimativas de máxima verossimilhança, o valor mais plausível para descrever o conjunto de dados, mas existe uma incerteza ao redor dessa estimativa. Dado que a hipótese H_A representa o valor da verossimilhança quando temos as estimativas $\hat{\theta}$ de máxima verossimilhança, e a hipótese H_B representa outros valores que θ pode assumir (θ_B), a razão de verossimilhança na equação 1.3 representa quantas vezes mais plausível a hipótese H_A é em relação a H_B , ou seja, a razão de verossimilhança é uma evidência relativa entre duas hipóteses.

$$L(H_A, H_B | X = x_i) = \frac{L(H_A | X = x_i)}{L(H_B | X = x_i)} \quad (1.3)$$

Por convenção, a razão de verossimilhança igual a 8 é utilizada como força de evidência de uma hipótese contra a outra. Este é um critério canônico, de uma maneira similar que o intervalo de confiança é definido como 95% na estatística frequentista. Assim, qualquer valor do parâmetro θ que gere uma razão de verossimilhança menor que 8, em relação às estimativas de máxima verossimilhança $\hat{\theta}$, são considerados igualmente plausíveis para descrever o conjunto de dados. Essa é a medida de incerteza associada às estimativas, que dará o intervalo de verossimilhança. Isso equivale a dizer que parâmetros θ que gerem diferenças de log-verossimilhanças menor que 2,07 (ou $\log(8)$) são igualmente plausíveis para descrever os dados, essa é a log-verossimilhança relativa (BURNHAM and ANDERSON, 2001; BOLKER, 2008; BATISTA, 2014; HILBORN and MANGEL, 1997). A função de log-verossimilhança relativa é definida pela equação 1.4:

$$LL_R(\theta, \hat{\theta}) = LL(\theta) - LL(\hat{\theta}) = LL(\theta) - \max[LL(\theta)] \quad (1.4)$$

onde $\hat{\theta}$ é a estimativa de máxima verossimilhança.

Se o vetor de parâmetros θ é composto por apenas um parâmetro, a inspeção gráfica da curva formada pela função de log-verossimilhança já fornece o intervalo de verossimilhança. Na existência de mais de um parâmetro, temos um espaço paramétrico multidimensional, então nos valem da inspeção da superfície de log-verossimilhança, através de gráficos de contorno, figura 1.5. Geometricamente, o ponto de mínimo dessa região é onde temos as estimativas de máxima verossimilhança. A região de máxima log-verossimilhança relativa é delimitada quando a razão de log-verossimilhança é igual a $\log(8)$ ou 2,07. Quaisquer valores dos parâmetros dentro dessa região são considerados

igualmente plausíveis para descrever os dados, esta é a medida de incerteza associada às estimativas (HILBORN and MANGEL, 1997; BATISTA, 2014).

A seguir na figura 1.5 um exemplo prático da utilização da superfície de log-verossimilhança relativa. Suponha que dois conjuntos de observações tenham sido feitas e a distribuição Normal seja uma bom modelo para descrever ambos os dados. Na situação 1 temos regiões coincidentes, ou seja os dados não fornecem evidências que vieram de populações diferentes. Na situação 2 temos σ coincidente, mas μ não coincidente. Na situação 3 temos diferentes intervalos para σ , mas μ coincidente. Na situação 4 nenhum intervalo coincide, σ ou μ . Os modelos considerados na estatística clássica ou frequentista conseguem lidar apenas com as situações 1 e 2.

Figura 1.5. Gráfico de contorno da superfície de verossimilhança da distribuição Normal com dois parâmetros (μ e σ). Os pontos em cruz representam as MLEs, enquanto as linhas tracejadas delimitam a região de log-verossimilhança menor ou igual a $\log(8)$

Todas as análises foram feitas usando o ambiente R 3.3.1 (R CORE TEAM, 2016), nos pacotes: *sads* (PRADO *et al.*, 2016), *poilog* (GRØTAN and ENGEN, 2008) e *bbmle* (BOLKER and TEAM, 2016).

Referências

- AMARAL, P. V.; BARRETO, A.; VIDAL, E. P. *Floresta para sempre: um manual para a produção de madeira na Amazônia*. [S.l.], 1998.
- ANDRÉ, T. J. d. C. *Fluxo gênico e diversidade genética em uma população manejada de mogno (Swietenia macrophylla King, Meliaceae) na Amazônia Oriental*. Dissertação (Mestrado) — Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, 2005.
- BARRETO, P. et al. Costs and benefits of forest management for timber production in eastern amazonia. *Forest ecology and management*, Elsevier, v. 108, n. 1, p. 9–26, 1998.
- BASTOS, T. X. et al. Informações agroclimáticas do município de paragominas para o planejamento agrícola. In: *XIV Congresso Brasileiro de Meteorologia*. [S.l.: s.n.], 2006.
- BATISTA, J. L. F. *Biometria Florestal segundo o Axioma da Verossimilhança Com Aplicações em Mensuração Florestal*. Tese (livre docência) — Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz”, 2014.
- BOLKER, B.; TEAM, R. D. C. *bbmle: Tools for General Maximum Likelihood Estimation*. [S.l.], 2016. R package version 1.0.18. Disponível em: <<https://CRAN.R-project.org/package=bbmle>>.
- BOLKER, B. M. *Ecological models and data in R*. [S.l.]: Princeton University Press, 2008.
- BRASIL. Resolução no 406, de 02 de fevereiro de 2009. 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. *Diário Oficial da União, Brasília n. 26, de 06/02/2009, pág. 100*, 2009.
- BULMER, M. On fitting the poisson lognormal distribution to species-abundance data. *Biometrics*, JSTOR, p. 101–110, 1974.
- BURKHART, H. E.; TOMÉ, M. *Modeling forest trees and stands*. [S.l.]: Springer Science & Business Media, 2012.
- BURNHAM, K. P.; ANDERSON, D. R. Kullback-leibler information as a basis for strong inference in ecological studies. *Wildlife research*, CSIRO, v. 28, n. 2, p. 111–119, 2001.
- CANNON, C. H.; PEART, D. R.; LEIGHTON, M. Tree species diversity in commercially logged bornean rainforest. *Science*, American Association for the Advancement of Science, v. 281, n. 5381, p. 1366–1368, 1998.
- CASTRO, T. N. d. *Comparação de diferentes formas de colheita florestal na Amazônia brasileira através da modelagem da produção e do crescimento*. Dissertação (Mestrado) — Escola Superior de Agricultura Luiz de Queiroz, Universidade de São Paulo, 2012.
- CASTRO, T. N. d. *Modelagem do crescimento e produção aplicado ao manejo florestal na Amazônia brasileira*. Tese (Doutorado) — Universidade de São Paulo, 2016.
- COATES, K. D.; BURTON, P. J. A gap-based approach for development of silvicultural systems to address ecosystem management objectives. *Forest Ecology and Management*, Elsevier, v. 99, n. 3, p. 337–354, 1997.
- COLPINI, C. et al. Efeito da exploração na riqueza florística e diversidade em uma floresta ecotonal da região norte mato-grossense. *Floresta*, v. 41, n. 2, 2011.

- CONDÉ, P. A. *Modelos teóricos de distribuição de abundância das espécies para caracterização da diversidade biológica e a utilização de diferentes medidas de abundância*. Tese (Doutorado) — Universidade de São Paulo, 2012.
- CONNOLLY, S. R. et al. Community structure of corals and reef fishes at multiple scales. *Science*, American Association for the Advancement of Science, v. 309, n. 5739, p. 1363–1365, 2005.
- CONNOLLY, S. R.; THIBAUT, L. M. A comparative analysis of alternative approaches to fitting species-abundance models. *Journal of plant ecology*, Oxford University Press, v. 5, n. 1, p. 32–45, 2012.
- DARRIGO, M. R.; VENTICINQUE, E. M.; SANTOS, F. A. M. dos. Effects of reduced impact logging on the forest regeneration in the central amazonia. *Forest Ecology and Management*, Elsevier, v. 360, p. 52–59, 2016.
- D'OLIVEIRA, M. V. Artificial regeneration in gaps and skidding trails after mechanised forest exploitation in acre, brazil. *Forest ecology and management*, Elsevier, v. 127, n. 1, p. 67–76, 2000.
- DORNELAS, M. Disturbance and change in biodiversity. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, The Royal Society, v. 365, n. 1558, p. 3719–3727, 2010.
- DORNELAS, M. et al. Species abundance distributions reveal environmental heterogeneity in modified landscapes. *Journal of Applied Ecology*, Wiley Online Library, v. 46, n. 3, p. 666–672, 2009.
- DORNELAS, M.; SOYKAN, C. U.; UGLAND, K. I. Biodiversity and disturbance. In: MAGURRAN, A. E.; MCGILL, B. J. (Ed.). *Biological diversity: frontiers in measurement and assessment*. Oxford: Oxford University Press, 2011. cap. 17, p. 237–251.
- EDWARDS, A. W. The history of likelihood. *International Statistical Review/Revue Internationale de Statistique*, JSTOR, p. 9–15, 1974.
- EDWARDS, A. W. *Likelihood, expanded ed.* [S.l.]: Johns Hopkins University Press, Baltimore, 1992.
- ENGEN, S.; GRØTAN, V.; SÆTHER, B.-E. Estimating similarity of communities: a parametric approach to spatio-temporal analysis of species diversity. *Ecography*, Wiley Online Library, v. 34, n. 2, p. 220–231, 2011.
- ENGEN, S.; SOLBU, E. B.; SÆTHER, B.-E. Neutral or non-neutral communities: temporal dynamics provide the answer. *Oikos*, Wiley Online Library, 2016.
- FISHER, R. A.; CORBET, A. S.; WILLIAMS, C. B. The relation between the number of species and the number of individuals in a random sample of an animal population. *The Journal of Animal Ecology*, JSTOR, p. 42–58, 1943.
- FRANCEZ, L. M. de B. et al. Efeito de duas intensidades de colheita de madeira na estrutura de uma floresta natural na região de paragominas, Pará. *Acta Amazonica*, v. 39, n. 4, 2009.
- FRANCEZ, L. M. de B.; CARVALHO J. O. P., J. O. P. de; SILVA, F. C. da. Mudanças ocorridas na composição florística em decorrência da exploração florestal em uma área de floresta de terra firme na região de paragominas, pa. *Acta Amazonica*, SciELO Brasil, v. 37, n. 2, 2007.

- GOTELLI, N. J. et al. Detecting temporal trends in species assemblages with bootstrapping procedures and hierarchical models. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, The Royal Society, v. 365, n. 1558, p. 3621–3631, 2010.
- GRAY, J. S. Detecting pollution induced changes in communities using the log-normal distribution of individuals among species. *Marine Pollution Bulletin*, Elsevier, v. 12, n. 5, p. 173–176, 1981.
- GRAY, J. S.; MIRZA, F. B. A possible method for the detection of pollution-induced disturbance on marine benthic communities. *Marine Pollution Bulletin*, Elsevier, v. 10, n. 5, p. 142–146, 1979.
- GROGAN, J.; GALVÃO, J. Factors limiting post-logging seedling regeneration by big-leaf mahogany (*swietenia macrophylla*) in southeastern amazonia, brazil, and implications for sustainable management1. *Biotropica*, Wiley Online Library, v. 38, n. 2, p. 219–228, 2006.
- GRØTAN, V.; ENGEN, S. *poilog: Poisson lognormal and bivariate Poisson lognormal distribution*. [S.l.], 2008. R package version 0.4.
- GRØTAN, V. et al. Seasonal cycles of species diversity and similarity in a tropical butterfly community. *Journal of Animal Ecology*, Wiley Online Library, v. 81, n. 3, p. 714–723, 2012.
- GRUNDY, P. The expected frequencies in a sample of an animal population in which the abundances of species are log-normally distributed. part i. *Biometrika*, JSTOR, p. 427–434, 1951.
- HÅGVAR, S. Log-normal distribution of dominance as an indicator of stressed soil microarthropod communities? *Acta Zoologica Fennica*, n. 195, p. 71–80, 1994.
- HENDERSON, P. A.; MAGURRAN, A. E. Linking species abundance distributions in numerical abundance and biomass through simple assumptions about community structure. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, The Royal Society, p. rspb20092189, 2010.
- HILBORN, R.; MANGEL, M. *The ecological detective: confronting models with data*. [S.l.]: Princeton University Press, 1997. v. 28.
- HIRAI, E. H. et al. Efeito da exploração florestal de impacto reduzido sobre a regeneração natural em uma floresta densa de terra firme no município de paragominas na amazônia brasileira. *Scientia Forestalis, Piracicaba*, v. 40, p. 306–315, 2012.
- HOMES, T. et al. *Custos e benefícios financeiros da exploração florestal de impacto reduzido em comparação à exploração florestal convencional na Amazônia Oriental*. [S.l.]: Fundação Floresta Tropical, 2002.
- IBGE. *Geoestatísticas de Recursos Naturais da Amazônia Legal 2003*. [S.l.], 2011.
- JOHNS, J. S.; BARRETO, P.; UHL, C. Logging damage during planned and unplanned logging operations in the eastern amazon. *Forest ecology and management*, Elsevier, v. 89, n. 1, p. 59–77, 1996.
- LENTINI, M.; PEREIRA, D.; CELENTANO, D. P. *Fatos florestais da Amazônia*. [S.l.]: Imazon, Belém, 2005.
- MACPHERSON, A. J. et al. A model for comparing reduced impact logging with conventional logging for an eastern amazonian forest. *Forest ecology and management*, Elsevier, v. 260, n. 11, p. 2002–2011, 2010.

- MAGURRAN, A. E. Species abundance distributions over time. *Ecology letters*, Wiley Online Library, v. 10, n. 5, p. 347–354, 2007.
- MAGURRAN, A. E. *Measuring biological diversity*. [S.l.]: John Wiley & Sons, 2013.
- MAGURRAN, A. E.; MCGILL, B. J. *Biological diversity: frontiers in measurement and assessment*. [S.l.]: Oxford University Press, 2011.
- MARTINI, A.; ROSA, N. de A.; UHL, C. *Espécies de árvores potencialmente ameaçadas pela atividade madeireira na Amazônia*. [S.l.]: IMAZON, Instituto do Homem e Meio Ambiente da Amazônia, 1998.
- MATTHEWS, T. J.; WHITTAKER, R. J. Review: On the species abundance distribution in applied ecology and biodiversity management. *Journal of Applied Ecology*, Wiley Online Library, v. 52, n. 2, p. 443–454, 2015.
- MCGILL, B. J. Species abundance distribution. In: MAGURRAN, A. E.; MCGILL, B. J. (Ed.). *Biological diversity: frontiers in measurement and assessment*. Oxford: Oxford University Press, 2011. cap. 9, p. 105–122.
- MCGILL, B. J. et al. Species abundance distributions: moving beyond single prediction theories to integration within an ecological framework. *Ecology letters*, Wiley Online Library, v. 10, n. 10, p. 995–1015, 2007.
- MORI, T. et al. The discovery of species–abundance distribution in an ecological community. *Oikos*, Wiley Online Library, v. 122, n. 2, p. 179–182, 2013.
- MORLON, H. et al. Taking species abundance distributions beyond individuals. *Ecology Letters*, Wiley Online Library, v. 12, n. 6, p. 488–501, 2009.
- OLESEN, S. W. et al. A novel analysis method for paired-sample microbial ecology experiments. *PloS one*, Public Library of Science, v. 11, n. 5, 2016.
- OLIVEIRA, L. C. D. *Efeito da exploração da madeira e de diferentes intensidades de desbastes sobre a dinâmica da vegetação de uma área de 136ha na floresta nacional do Tapajós*. Tese (Doutorado) — Universidade de São Paulo, 2005.
- PEREIRA, R. et al. Forest canopy damage and recovery in reduced-impact and conventional selective logging in eastern para, brazil. *Forest Ecology and Management*, Elsevier, v. 168, n. 1, p. 77–89, 2002.
- PIELOU, E. *Mathematical ecology*. [2d ed.]. 1977.
- PRADO, P. Distribuições de abundâncias de espécies: avanços analíticos para entender um padrão básico em ecologia. *Ciências Ambientais*, v. 39, p. 121–136, 2010.
- PRADO, P. I.; MIRANDA, M. D.; CHALOM, A. *sads: Maximum Likelihood Models for Species Abundance Distributions*. [S.l.], 2016. R package version 0.3.1. Disponível em: <<https://CRAN.R-project.org/package=sads>>.
- PRESTON, F. W. The commonness, and rarity, of species. *Ecology*, Eco Soc America, v. 29, n. 3, p. 254–283, 1948.
- PUTZ, F. et al. Reduced-impact logging: challenges and opportunities. *Forest ecology and management*, Elsevier, v. 256, n. 7, p. 1427–1433, 2008.

- PUTZ, F. E. et al. Tropical forest management and conservation of biodiversity: an overview. *Conservation Biology*, JSTOR, p. 7–20, 2001.
- R Core Team. *R: A Language and Environment for Statistical Computing*. Vienna, Austria, 2016. Disponível em: <<https://www.R-project.org/>>.
- RUTISHAUSER, E. et al. Rapid tree carbon stock recovery in managed amazonian forests. *Current Biology*, Elsevier, v. 25, n. 18, p. R787–R788, 2015.
- SABOGAL, C. et al. *Manejo florestal empresarial na Amazônia Brasileira*. [S.l.]: Cifor, 2006.
- SÆTHER, B.-E.; ENGEN, S.; GRØTAN, V. Species diversity and community similarity in fluctuating environments: parametric approaches using species abundance distributions. *Journal of Animal Ecology*, Wiley Online Library, v. 82, n. 4, p. 721–738, 2013.
- SCHULZE, M. et al. How rare is too rare to harvest?: management challenges posed by timber species occurring at low densities in the brazilian amazon. *Forest Ecology and Management*, Elsevier, v. 256, n. 7, p. 1443–1457, 2008.
- SOUSA, W. P. The role of disturbance in natural communities. *Annual review of ecology and systematics*, JSTOR, v. 15, p. 353–391, 1984.
- THIBAULT, K. M.; WHITE, E. P.; ERNEST, S. Temporal dynamics in the structure and composition of a desert rodent community. *Ecology*, Wiley Online Library, v. 85, n. 10, p. 2649–2655, 2004.
- TOKESHI, M. Species abundance patterns and community structure. *Advances in ecological research*, Elsevier, v. 24, p. 111–186, 1993.
- UHL, C. et al. Uma abordagem integrada de pesquisa sobre o manejo dos recursos naturais na amazônia. *A Expansão Madeireira na Amazônia*, p. 143, 1996.
- UHL, C. et al. Social, economic, and ecological consequences of selective logging in an amazon frontier: the case of tailândia. *Forest ecology and management*, Elsevier, v. 46, n. 3, p. 243–273, 1991.
- VALLE, D. et al. Identifying bias in stand-level growth and yield estimations: a case study in eastern brazilian amazonia. *Forest Ecology and Management*, Elsevier, v. 236, n. 2, p. 127–135, 2006.
- VALOIS, A. C. C. Benefícios e estratégias de utilização sustentável da amazônia. In: *Texto para discussão*. [S.l.]: Embrapa Informação Tecnológica, 2003. v. 18.
- VERISSIMO, A. et al. Logging impacts and prospects for sustainable forest management in an old amazonian frontier: the case of paragominas. *Forest ecology and management*, Elsevier, v. 55, n. 1-4, p. 169–199, 1992.
- VERISSIMO, A. et al. Extraction of a high-value natural resource in amazonia: the case of mahogany. *Forest Ecology and management*, Elsevier, v. 72, n. 1, p. 39–60, 1995.
- VERÍSSIMO, A.; PEREIRA, D. Produção na amazônia florestal: características, desafios e oportunidades. *Parcerias Estratégicas*, v. 19, n. 38, p. 13–44, 2015.
- VIDAL, E.; VIANA, V.; BATISTA, J. Crescimento de floresta tropical três anos após colheita de madeira com e sem manejo florestal na amazônia oriental. *Scientia forestalis*, v. 61, p. 133–143, 2002.

VIDAL, E.; WEST, T. A.; PUTZ, F. E. Recovery of biomass and merchantable timber volumes twenty years after conventional and reduced-impact logging in amazonian brazil. *Forest Ecology and Management*, Elsevier, v. 376, p. 1–8, 2016.

VIDAL, E. J. *Dinâmica de florestas manejadas e sob exploração convencional na Amazônia Oriental*. Tese (Doutorado) — Universidade de São Paulo, 2004.

WEST, T. A.; VIDAL, E.; PUTZ, F. E. Forest biomass recovery after conventional and reduced-impact logging in amazonian brazil. *Forest Ecology and Management*, Elsevier, v. 314, p. 59–63, 2014.

WHITMORE, T. Tropical forest disturbance, disappearance, and species loss. In: LAURANCE, W. F.; BIERREGAARD, R. O. (Ed.). *Tropical forest remnants: ecology, management, and conservation of fragmented communities*. Chicago: University of Chicago Press, 1997. cap. 1, p. 3–12.

2 O USO DA DISTRIBUIÇÃO DE ABUNDÂNCIA DE ESPÉCIES NO CONTEXTO DO MANEJO DE FLORESTAS TROPICAIS

2.1 Resumo

Neste capítulo investigamos a exploração florestal na Amazônia, através da distribuição de abundância entre as espécies (DAE). Florestas foram monitoradas através de parcelas permanentes em três tratamentos: Controle, Exploração de Impacto Reduzido e Exploração Convencional. Ajustamos a distribuição Poisson Lognormal para cada ano e tratamento, antes e após a exploração. O parâmetro ρ de correlação da distribuição Poisson Lognormal bivariada foi usado para comparar as áreas antes da exploração com as outras medições, pois esse parâmetro avalia a similaridade entre duas comunidades, considerando composição e abundância das espécies. Ao contrário do esperado, desconsiderando a identidade das espécies, não foram encontradas mudanças estatisticamente relevantes das DAEs ao longo do tempo em nenhuma das três parcelas. No entanto, foram detectadas algumas mudanças sutis no parâmetro ρ de correlação da distribuição bivariada nas áreas exploradas, principalmente no menor limite de inclusão de DAP, indicando que algumas espécies raras estão ficando abundantes e outras abundantes estão ficando raras. Temos que prestar atenção nessas pequenas mudanças, pois podem ser uma forte tendência a longo prazo. A DAE não respondeu imediatamente ao distúrbio, no entanto isso não indica necessariamente que o manejo não tem efeito na comunidade. A comunidade que aparece alguns anos após a exploração sugere o início das mudanças e ainda não sabemos a sua complexidade e duração. Destacamos que o efeito de distúrbios ou falta de efeito na organização de comunidades arbóreas deve ser interpretado com cautela.

2.2 Abstract

Tropical forest management was investigated in terms of species abundance distribution (SAD). Forests were monitored through permanent plots during 16 years in three different treatments: control, reduced impact logging and conventional logging. SAD in each treatment and each survey was described by Poisson Log-Normal distribution (PLN), we compared the parameters among periods. We used the correlation parameter from the bivariate Poisson Lognormal distribution (PLN) in order to compare both species composition and abundance. We compared the plots in 1993 (before exploitation) to the ones in the years that followed. The results suggest no changes in SAD for the treatments over time. The correlation parameter of bivariate PLN distribution detected changes only in last surveys, mainly in the exploited forests. It means that some species absent in the first survey or presenting low abundance have increased their abundances. SAD is one of the most robust patterns in ecology, therefore one of the best ways to measure and compare diversity. However, diversity temporal change is not trivial to detect, mainly in tree

communities considering study type before/after. SAD did not respond to disturbance immediately, nevertheless it does not indicate lack of effect. The community that appears some years after exploitation suggests the beginning of changes and we still do not know its complexity and duration. We highlight that effect of disturbance or lack of effect in community organization should be viewed with caution.

2.3 Introdução

As florestas na Amazônia tem sido manejadas para a provisão de madeira. Pouco planejamento operacional era considerado durante o estabelecimento da exploração convencional (referida a partir de agora como EC), e como consequência, grandes áreas de florestas na Amazônia se tornaram altamente degradadas ao longo do tempo (JOHNS *et al.*, 1996; PEREIRA *et al.*, 2002; RUTISHAUSER *et al.*, 2015). A partir da década de 90 foram adotadas técnicas para minimizar os danos ambientais causados pela exploração, visando ciclos sequenciais de corte sem diminuição da produção, e a essas práticas foi associado o nome de exploração de impacto reduzido (referida a partir de agora como EIR) (BARRETO *et al.*, 1998; PEREIRA *et al.*, 2002; PUTZ *et al.*, 2008; MACPHERSON *et al.*, 2010; MARTIN *et al.*, 2015; VIDAL *et al.*, 2016). Neste contexto do manejo florestal, é argumentado que com a exploração de impacto reduzido o número de árvores de interesse comercial remanescente é maior que com a exploração convencional, o percentual de árvores danificadas é muito menor, o tamanho das clareiras abertas é menor, assim como é possível a recuperação mais rápida do volume (JOHNS *et al.*, 1996; BARRETO *et al.*, 1998; PEREIRA *et al.*, 2002; PUTZ *et al.*, 2008; MACPHERSON *et al.*, 2010; MARTIN *et al.*, 2015; VIDAL *et al.*, 2016), mas informações sobre mudanças na organização de comunidades ainda são limitadas.

O manejo florestal é de maneira simplificada o corte de algumas árvores comerciais. A queda e o arraste dessas árvores acabam causando a morte acidental de outras árvores. Essas operações florestais podem ser consideradas como um distúrbio. Este é um evento relativamente discreto no tempo que mata e danifica indivíduos, liberando recursos, o que permite o estabelecimento de novos indivíduos (SOUSA, 1984; DORNELAS *et al.*, 2011; PICKETT and WHITE, 2013). As clareiras formadas devido a exploração florestal geralmente são maiores que aquelas formadas naturalmente na floresta, o que causa mudanças nas condições ambientais, como luz e umidade, favorecendo o aumento da abundância de espécies pioneiras (SOUSA, 1984; PUTZ *et al.*, 2008; COATES and BURTON, 1997; D'OLIVEIRA, 2000; PUTZ *et al.*, 2001; PEREIRA *et al.*, 2002; VIDAL, 2004). Essas ações podem mudar as regras de montagem de comunidades, potencialmente mudando a organização da comunidade e sua diversidade (DORNELAS *et al.*, 2009; DORNELAS, 2010; DORNELAS *et al.*, 2011).

A distribuição de abundância entre espécies tem sido usada por ecólogos para

descrever padrões de diversidade há muitos anos, mas só recentemente vem recebendo mais atenção novamente (MCGILL *et al.*, 2007). Quando adotamos esta abordagem paramétrica, podemos associar uma medida de incerteza à estimativa dos parâmetros, sendo que os parâmetros do modelo podem ser usados na caracterização e comparação de comunidades (TOKESHI, 1993; DISERUD and ENGEN, 2000; UGLAND *et al.*, 2007; SÆTHER *et al.*, 2013; MATTHEWS *et al.*, 2014). O uso da DAE em ecologia aplicada vem levantando importantes informações sobre funcionamento de comunidades (MATTHEWS and WHITTAKER, 2015). Distúrbios podem levar algumas espécies a ficarem super abundantes, assim como diminuir a abundância de outras, o que acaba mudando o formato da curva da DAE (GRAY, 1981; UGLAND and GRAY, 1982; HÅGVAR, 1994; HILL *et al.*, 1995; DORNELAS *et al.*, 2009; DORNELAS, 2010; DORNELAS *et al.*, 2011). Através dessas distribuições tem sido propostas outras maneiras de avaliar similaridade temporal e espacial entre comunidades, considerando não apenas composição de espécies, mas também suas abundâncias (ENGEN *et al.*, 2002, 2008, 2011; GRØTAN *et al.*, 2012; SÆTHER *et al.*, 2013; OLESEN *et al.*, 2016).

Mesmo que o formato da curva da DAE não mude, padrões semelhantes poderiam ser obtidos por diferentes espécies, ou por espécies similares, mas com diferentes abundâncias. Outra vantagem da utilização da DAE, é que recentemente, através das distribuições de probabilidade, vem sendo desenvolvidas técnicas paramétricas para acessar similaridade temporal e espacial entre comunidades. A distribuição Poisson Lognormal bivariada possui o parâmetro ρ de correlação que expressa similaridade em termos de abundância relativa e composição de espécies em dois pontos no tempo ou espaço (ENGEN *et al.*, 2002, 2008, 2011; GRØTAN *et al.*, 2012; SÆTHER *et al.*, 2013). Também através da distribuição Poisson Lognormal, OLESEN *et al.* (2016) desenvolveram abordagens para avaliar mudanças em comunidades em amostras pareadas no tempo.

O corte dos indivíduos das espécies comerciais (que é uma atividade planejada), mais a consequente morte acidental de outros indivíduos devido a queda e arraste das toras podem diminuir a abundância de algumas espécies, potencialmente mudando a abundância relativa das espécies, o que pode ser refletido em mudanças na curva da DAE. Com o passar do tempo, as clareiras abertas são ocupadas por espécies pioneiras, o que pode novamente alterar as abundâncias das espécies, alterando a curva da DAE. Em geral, comunidades perturbadas são caracterizadas por apresentar maior dominância que comunidades não perturbadas (DORNELAS *et al.*, 2011). Se nós estamos usando a mesma função de probabilidade para descrever os dados, nós teríamos mudanças no parâmetro da distribuição, e como consequência, podemos esperar alguma relação entre o parâmetro da distribuição e o distúrbio. Existem razões suficientes para argumentar que a distribuição da abundância entre as espécies é uma das melhores maneiras de representar diversidade e que as intervenções florestais poderiam alterar a organização da comunidade. Diante disso, podemos esperar que a exploração afeta a distribuição da abundância entre as

espécies, seja na forma da curva da DAE ou na ordenação das abundância das espécies, com espécies raras ficando comuns e/ou espécies comuns ficando raras.

As abordagens aqui apresentadas não tem sido aplicadas para comunidades arbóreas no contexto do manejo de florestas tropicais. Nós temos que ter em mente que muitas decisões são tomadas baseadas nesse grupo, decisões comerciais e sobre a sustentabilidade do manejo. Portanto é crucial o desenvolvimento de ferramentas para quantificar efeitos de distúrbios e suas consequências para comunidades (DORNELAS *et al.*, 2009).

O objetivo deste capítulo foi entender os efeitos das técnicas de manejo florestal (EC e EIC) na organização de comunidades arbóreas na Floresta Amazônica, usando a abordagem de ajuste e seleção de modelos para distribuição de abundância entre espécies, com as seguintes questões:

- a) É possível detectar a exploração florestal através de mudanças na forma e/ou parâmetros da distribuição de abundância entre as espécies?
- b) Existe mudança na composição e/ou ordem de abundância de espécies (espécies raras ficando comuns, espécies comuns ficando raras)?

2.4 Material e métodos

2.4.1 Área de estudo

O local de estudo é uma Floresta Ombrófila densa, no município de Paragominas, Pará Brasil (seção 1.3.1). Em 1993 foram estabelecidas três parcelas permanentes (24,5 ha cada) onde todos os indivíduos arbóreos com $DAP \geq 25$ cm foram medidos, cadastrados e identificados. Dentro de cada parcela foi estabelecida uma sub-parcela menor (5,25 ha) onde todos os indivíduos arbóreos com $DAP \geq 10$ cm foram medidos, cadastrados e identificados. Após essa primeira medição foi conduzida EIR e EC em duas parcelas e a terceira parcela foi mantida como controle. Essas parcelas foram remedidas novamente em 1994, 1998, 2000, 2006 e 2009.

2.4.2 Métodos estatísticos

A distribuição Poisson Lognormal foi usada para descrever a DAE de cada tratamento em cada ano (PRESTON, 1948; GRUNDY, 1951; BULMER, 1974). A escolha dessa distribuição se justifica pela sua ampla utilização na descrição de comunidades biológicas (HUBBELL, 2001) e pela possibilidade de acessar similaridade temporal e/ou espacial entre comunidades (ENGEL *et al.*, 2002, 2008, 2011; GRØTAN *et al.*, 2012; SÆTHER *et al.*, 2013; OLESEN *et al.*, 2016).

Este modelo é a integral do produto entre a distribuição Lognormal e a distribuição Poisson (PRESTON, 1948; GRUNDY, 1951; BULMER, 1974). O resultado, que não possui solução analítica, é a distribuição Poisson Lognormal (equação 2.1), referida a partir de agora como PLN.

$$f(r|\mu, \sigma^2) = \frac{1}{\sigma \sqrt{(2\pi)r!}} \int_0^\infty (-\theta) \theta^{r-1} \exp\left(-\frac{\log\theta - \mu}{2\sigma^2}\right) d\theta \quad (2.1)$$

em que, $f(r|\mu, \sigma^2)$ é a probabilidade de uma espécie ter abundância r na comunidade. Essa distribuição tem dois parâmetros (μ', σ^2) . O parâmetro μ' é uma função do parâmetro de escala μ da distribuição lognormal que é amostrada e o efeito de amostragem v , que é a proporção de indivíduos da comunidade que foram incluídos na amostra. Para a Poisson Lognormal $\mu' = \mu + \log v$. Neste caso, a intensidade amostral é constante, mas desconhecida, pois as mesmas parcelas foram usadas em cada ano. Por outro lado, o parâmetro σ^2 é o mesmo parâmetro de forma da distribuição lognormal e assim não é afetado pela intensidade amostral. As estimativas de σ^2 dos ajustes da DAE à Poisson Lognormal podem ser interpretadas como uma medida de dominância de espécies, ou uma medida inversa de diversidade (ENGEN *et al.*, 2011; GRØTAN *et al.*, 2012; SÆTHER *et al.*, 2013).

O ajuste do modelo é feito pela minimização numérica da função de log verossimilhança negativa $L(\Theta|X_n)$ (BULMER, 1974; BOLKER, 2008). A função de verossimilhança é truncada conforme descrito em CONNOLLY and THIBAUT (2012), equação 2.2, porque não é possível conhecer as espécies com abundância menor que 1,

$$L(\Theta|X_n) = - \sum_{n=1}^N \left[\log \left(\frac{p(x)}{1 - p(0)} \right) \right] \quad (2.2)$$

onde $p(x)$ é o modelo PLN. A qualidade do ajuste (*Godness of fit* -gof-) é feita pela checagem das abundâncias observadas e seus respectivos ajustes pelo modelo PLN através de procedimentos de bootstrap, sendo que (gof<0.05) ou (gof>0.95) indica falta de ajuste (GRØTAN and ENGEN, 2008). Também são apresentados outros descritores comuns de diversidade: número de indivíduos, número de espécies e o índice de Shannon estimado pelo modelo PLN (BELLIER *et al.*, 2012). A DAE é apresentada na forma de histograma das abundâncias nas oitavas de Preston, o ranking das abundâncias das espécies e a função de distribuição acumulada empírica (FDA) (MCGILL, 2011).

A maneira de avaliar se houveram mudanças nas estimativas dos parâmetros da distribuição PLN ao longo do tempo é através da análise da região de log-verossimilhança (BATISTA, 2014). Comparamos, considerando o modelo PLN, as regiões de log-verossimilhança relativa de cada tratamento (Controle, EIR e EC) em cada período de medição.

Para avaliar mudanças em termos de composição florística e ordenação das abundâncias das espécies (espécies comuns ficando raras ou espécies raras ficando comuns) nós consideramos a distribuição Poisson Lognormal bivariada (ENGEN *et al.*, 2002, 2008, 2011; GRØTAN *et al.*, 2012; SÆTHER *et al.*, 2013). Considere duas comunidades conjuntamente (dois pontos no tempo ou espaço); uma suposição natural é que o log das abundâncias

tem distribuição normal bivariada com os parâmetros $(\mu_1, \sigma_1^2, \mu_2, \sigma_2^2, \rho)$. Então, considerando que cada comunidade pode separadamente ser descrita pela distribuição lognormal, e assumindo processo Poisson para amostragem em ambas as comunidades, este par de observações pode ser descrito pela distribuição Poisson lognormal bivariada. Esta distribuição tem o parâmetro de correlação ρ , que representa similaridade entre comunidades, considerando composição de espécies e abundância relativa de cada espécie. Se o parâmetro de correlação ρ é igual a 1, a abundância relativa de qualquer espécie é a mesma em ambas as comunidades, isto é, as mesmas espécies que são raras em uma comunidade são raras na outra e as mesmas espécies abundantes em uma comunidade são abundantes na outra, embora devido aos efeitos da amostragem, nós podemos obter diferenças na amostra.

Partindo do pressuposto que as clareiras formadas devido a exploração fornecem ambiente favorável a proliferação de espécies pioneiras, pode ser esperado que a comunidade que surge após exploração seja diferente da comunidade que surge na parcela controle. Nós avaliamos a comunidade de indivíduos ingressantes após a exploração. Consideramos a última medição 2009 e o período anterior à exploração 1993. São indivíduos “ingressantes” os que foram medidos em 2009, mas que não foram medidos em 1993, pois ou estavam ausentes ou não entraram no limite de inclusão ($DAP \geq 25$ cm na parcela maior e $DAP \geq 10$ cm na parcela menor). Nós analisamos o histograma das abundâncias nas oitavas de Preston, o ranking das abundâncias das espécies e a função de distribuição acumulada empírica (FDA), também comparamos essa comunidade de ingressantes de 2009 com os dados de 1993 (antes da exploração) através do parâmetro de correlação ρ da distribuição Poisson Lognormal bivariada.

Nós conhecemos os indivíduos mortos devido à exploração, os explorados e os mortos acidentalmente (tabelas 1.1 e 1.2) e nós conhecemos os indivíduos sobreviventes em 1994. Embora o foco da exploração seja os indivíduos das espécies comerciais (tabela 1.3), a queda desses indivíduos e o arraste das toras acaba causando a morte acidental de muitos outros indivíduos, o que consequentemente altera a abundância de outras espécies na comunidade, além das exploradas. O número de árvores mortas acidentalmente é maior que o número de árvores exploradas, principalmente se considerarmos o menor limite de inclusão $DAP \geq 10$ cm. Para cada árvore explorada, em média outras 19 são mortas acidentalmente, na comunidade com $DAP \geq 10$ cm. Essa morte acidental poderia se aproximar de uma morte aleatória de indivíduos, pois ela é de certa forma independente da identidade das espécies. Este fato tornaria a comunidade sobrevivente aproximadamente uma amostra aleatória da comunidade anterior, e a DAE é por definição não alterada pelo tamanho da amostra (FISHER *et al.*, 1943; BULMER, 1974). Nós realizamos 100 simulações da morte aleatória de 15, 25 e 50% dos indivíduos em 1993, e analisamos a DAE da comunidade sobrevivente simulada, os parâmetros da distribuição PLN e o parâmetro ρ de correlação da PLN bivariada, comparando essa comunidade simulada com

a de 1993. O objetivo é ver se a remoção aleatória de indivíduos resulta em DAE's semelhantes à observada em 1994 (indivíduos sobreviventes reais).

2.5 Resultados

Comunidade com $DAP \geq 25\text{cm}$

A figura 2.1 nos traz informações sobre descritores de diversidade ao longo do tempo. Podemos ver que imediatamente após a exploração houve queda do número de indivíduos e uma ligeira queda do número de espécies, mas posteriormente esses números voltam a crescer. As mudanças em indivíduos e espécies são refletidas no índice de Shannon, revelando uma tendência de aumento, enquanto as estimativas dos parâmetros μ e σ^2 da PLN não apresentaram tendência clara.

Figura 2.1. Descritores de diversidade da comunidade com $DBH \geq 25\text{ cm}$ ao longo do tempo (anos), o ano 0 é 1993 (imediatamente antes da exploração). (a) Número de indivíduos.ha⁻¹. (b) Número de espécies. (c) Índice de Shannon. (d) estimativa do parâmetro $\hat{\mu}$ da PLN. (e) estimativa do parâmetro $\hat{\sigma}$ da PLN.

A distribuição dos indivíduos entre as espécies é apresentada na figura 2.2 e no material suplementar, o modelo PLN forneceu descrições razoáveis para estes dados com bom ajuste para todos os tratamentos e em todas as ocasiões. O ranking das abundâncias das espécies foi mais estável na área Controle do que nas áreas onde houve exploração. Podemos ver no tratamento EIR, que a linha da última medição (2009) se moveu para a direita do gráfico, indicando que as espécies aumentaram suas abundâncias.

Figura 2.2. Ranking das abundâncias das espécies

Nós vimos uma ligeira mudança na curva da DAE, que de fato é refletida nas estimativas dos parâmetros da PLN. A região de log-verossimilhança da área Controle é mais estável que das áreas onde houve exploração, principalmente se olharmos para antes e imediatamente após a exploração (1993 e 1994), na área Controle essas regiões foram totalmente sobrepostas. No entanto essas pequenas mudanças não foram suficientes para ser consideradas estatisticamente relevantes, pois considerando o limite de $\log(8)$ ou 2,07, essas regiões ainda estão sobrepostas.

Figura 2.3. Região de log-verossimilhança dos parâmetros da PLN, considerando os dados de $DAP \geq 25$ cm.

Considerando esse limite de inclusão de $DAP \geq 25$ cm, no tratamento EIR tivemos redução de 6,6% dos indivíduos após a exploração, enquanto no tratamento EC tivemos redução de 17,8% dos indivíduos, figura 2.4. Nesta figura, cada ponto representa uma espécie: se a abundância da espécie é exatamente a mesma em 1993 e 1994, a espécie estará na linha 0-1; se abaixo dessa linha, a espécie diminuiu sua abundância. Nas áreas onde houve o manejo quase todas as espécies estão abaixo dessa linha, ou seja, tiveram

suas abundâncias diminuídas.

Figura 2.4. Abundância de cada espécie em 1993 (antes da exploração) contra 1994 (depois da exploração) considerando os dados de $DAP \geq 25\text{cm}$. ρ é a correlação da PLN bivariada. Em preto as espécies de interesse comercial e em cinza as espécies sem interesse comercial.

Apesar de, no geral, todas as espécies terem diminuído suas abundâncias, suas abundâncias relativas (i.e. em relação à toda a comunidade) continuaram similares. Ou seja, as espécies que eram raras em 1993 continuam raras em 1994, assim como as que eram abundantes em 1993 continuam abundantes em 1994; portanto não há mudanças no parâmetro de correlação ρ da distribuição PLN bivariada, conforme figura 2.4 e tabela 2.1.

Tabela 2.1. Parâmetro de correlação ρ da distribuição PLN bivariada, comparando 1993 (antes da exploração) com as outras medições.

Ano	CONTROLE	EIR	EC
1994	1	1	1
1998	1	1	1
2000	1	1	1
2006	1	1	0.98
2009	1	0.98	0.96

Essas mudanças continuam não detectáveis em quase todos os períodos (material suplementar) só começando a aparecer na última ocasião de 2009, conforme figura 2.5. Nessa figura podemos ver que os pontos estão mais dispersos nas áreas onde houve manejo que na área Controle, refletindo no início de mudanças do parâmetro de correlação, o que indica que algumas espécies tiveram suas abundâncias alteradas. Conforme já visto na figura 2.1, na área de EIR tivemos aumento no número de indivíduos na última medição (2009), e esse aumento foi para muitas espécies, pois grande parte delas estão acima da linha 0-1 na figura 2.5.

Figura 2.5. Abundância de cada espécie em 1993 (antes da exploração) contra 2009 considerando os dados de $DAP \geq 25$ cm. ρ é a correlação da PLN bivariada. Em preto as espécies de interesse comercial e em cinza as espécies sem interesse comercial.

O número de indivíduos ingressantes na última medição de 2009 é apresentado na tabela 2.2, estes são os indivíduos mensurados em 2009, mas não mensurados em 1993, ou por não estarem presentes na ocasião ou por não atenderem o critério de inclusão de $DAP \geq 25$ cm. No tratamento EIR, cerca de 50% dos indivíduos em 2009 não tinham sido mensurados em 1993, enquanto a área Controle teve a menor porcentagem de ingressantes.

Tabela 2.2. Indivíduos ingressantes em 2009, ρ é o parâmetro de correlação da PLN bivariada, comparando aos dados de 1993.

Tratamento	Número de indivíduos	% em relação à comunidade	Riqueza	ρ
CONTROLE	717	34	129	0.91
EIR	1486	49	158	0.86
EC	927	42	121	0.86

Não encontramos grandes diferenças na distribuição desses indivíduos ingressantes entre as espécies, comparando os três tratamentos, figura 2.6.

Figura 2.6. Ranking das espécies, distribuição empírica acumulada e histograma das abundâncias dos indivíduos ingressantes em 2009, considerando os dados de $DAP \geq 25\text{cm}$.

A figura 2.7 mostra a abundância relativa de cada espécie em 1993 contra sua abundância relativa de ingressantes em 2009. Em geral, se é uma espécie abundante, o número de indivíduos ingressantes é alto, se é uma espécie rara, o número é menor, exceção de algumas espécies no tratamento EC. De acordo com o parâmetro de correlação ρ , na área Controle, essa comunidade de ingressantes é mais parecida com a comunidade de 1993 que as áreas que foram exploradas.

Figura 2.7. Abundância relativa de cada espécie em 1993 (antes da exploração) contra indivíduos ingressantes em 2009, considerando os dados de $DAP \geq 25\text{cm}$. ρ é a correlação da PLN bivariada. Em preto as espécies de interesse comercial e em cinza as espécies sem interesse comercial.

Comunidade com $DAP \geq 10\text{cm}$

A figura 2.8 nos traz informações sobre descritores de diversidade ao longo do tempo. Podemos ver que imediatamente após a exploração houve queda do número de indivíduos e uma queda do número de espécies, mas posteriormente esses números voltam a crescer. As mudanças em indivíduos e espécies são refletidas no índice de Shannon, pelo qual se percebe uma tendência de aumento, enquanto as estimativas dos parâmetros μ e

σ^2 da PLN não apresentaram tendência clara.

Figura 2.8. Descritores de diversidade da comunidade com DBH ≥ 10 cm ao longo do tempo (anos), o ano 0 é 1993 (imediatamente antes da exploração). (a) Número de indivíduos. ha^{-1} . (b) Número de espécies. (c) Índice de Shannon. (d) estimativa do parâmetro $\hat{\mu}$ da PLN. (e) estimativa do parâmetro $\hat{\sigma}$ da PLN.

A distribuição dos indivíduos entre as espécies é apresentada na figura 2.9 e no material suplementar. O modelo PLN forneceu descrições razoáveis para estes dados com bom ajuste para todos os tratamentos e em todas as ocasiões. O ranking das abundâncias das espécies foi mais estável na área Controle, que nas áreas onde houve exploração.

Figura 2.9. Ranking das abundâncias das espécies, considerando dados $\text{DAP} \geq 10\text{cm}$.

Nós vimos uma ligeira mudança na curva da DAE, que de fato é refletida nas estimativas dos parâmetros da PLN. A região de log-verossimilhança da área Controle é mais estável que das áreas onde houve exploração, principalmente se olharmos para antes

e imediatamente após a exploração (1993 e 1994), na área Controle essas regiões foram totalmente sobrepostas. No entanto essas pequenas mudanças não foram suficientes para ser consideradas estatisticamente relevantes, pois considerando o limite de $\log(8)$ ou 2,07, essas regiões ainda são sobrepostas.

Figura 2.10. Região de log-verossimilhança dos parâmetros da PLN, considerando os dados de $DAP \geq 10\text{cm}$.

Considerando esse limite de inclusão de $DAP \geq 10\text{cm}$, no tratamento EIR tivemos redução de 21,4% dos indivíduos após a exploração (1994), enquanto no tratamento EC tivemos redução de 21,5% dos indivíduos, figura 2.11. Nesta figura, cada ponto representa uma espécie, se a abundância da espécie é exatamente a mesma em 1993 e 1994, a espécie estará na linha 0-1, se abaixo dessa linha, a espécie diminuiu sua abundância. Nas áreas onde houve o manejo quase todas as espécies estão abaixo dessa linha, ou seja, tiveram suas abundâncias diminuídas.

Figura 2.11. Abundância de cada espécie em 1993 (antes da exploração) contra 1994 (depois da exploração) considerando os dados de $DAP \geq 10\text{cm}$. ρ é a correlação da PLN bivariada. Em preto as espécies de interesse comercial e em cinza as espécies sem interesse comercial.

Apesar de, no geral, todas as espécies terem diminuído suas abundâncias, suas

abundâncias relativas (i.e. em relação à toda a comunidade) continuaram similares. Ou seja, as espécies que eram raras em 1993 continuam raras em 1994, assim como as que eram abundantes em 1993 continuam abundantes em 1994; portanto não há mudanças no parâmetro de correlação ρ da distribuição PLN bivariada, conforme figura 2.11 e tabela 2.3.

Tabela 2.3. Parâmetro de correlação ρ da distribuição PLN bivariada, comparando 1993 (antes da exploração) com as outras medições.

Ano	CONTROLE	EIR	EC
1994	1	1	1
1998	1	1	1
2000	1	1	1
2006	0.96	0.92	0.89
2009	0.95	0.91	0.87

Essas mudanças continuam não detectáveis em quase todos os períodos (material suplementar) só começando a aparecer nas últimas medições, figura 2.12. Nessa figura podemos ver que os pontos estão mais dispersos nas áreas onde houve manejo que na área Controle, refletindo o início de mudanças do parâmetro de correlação, o que indica que algumas espécies tiveram suas abundâncias alteradas. Nessa figura são destacadas as espécies *Cecropia obtusa* Trécul e *Cecropia* sp., que passaram de espécies raras, com poucos indivíduos antes da exploração, para as espécies mais abundantes nos tratamentos EIR e EC.

Figura 2.12. Abundância de cada espécie em 1993 (antes da exploração) contra 2009 considerando os dados de $DAP \geq 10$ cm. ρ é a correlação da PLN bivariada. Em preto as espécies de interesse comercial e em cinza as espécies sem interesse comercial. São destacadas as espécies *Cecropia obtusa* e *Cecropia* em *.

O número de indivíduos ingressantes na última medição de 2009 é apresentado na tabela 2.4, estes são os indivíduos mensurados em 2009, mas não mensurados em 1993, ou por não estarem presentes na ocasião ou por não atenderem o critério de inclusão de $DAP \geq 10$ cm.

Tabela 2.4. Indivíduos ingressantes em 2009, ρ é o parâmetro de correlação da PLN bivariada, comparando aos dados de 1993.

Tratamento	Número de indivíduos	% em relação à comunidade	Riqueza	ρ
CONTROLE	992	48	116	0.80
EIR	1072	44	105	0.74
EC	1310	50	120	0.62

A distribuição dos indivíduos ingressantes entre as espécies é apresentada na figura 2.13. Essa comunidade de ingressantes nas áreas onde houve manejo (EIR e EC) é formada por espécies que possuem maior dominância, quando comparada à área Controle. A espécie mais abundante na área Controle teve 78 indivíduos (*Inga capitata* Desv.), enquanto a espécie mais abundante nas áreas manejadas foi *Cecropia obtusa*, com 173 indivíduos no tratamento EIR e 242 no tratamento EC.

Figura 2.13. Ranking das espécies, distribuição empírica acumulada e histograma das abundâncias dos indivíduos ingressantes em 2009, considerando os dados de $DAP \geq 10$ cm.

A figura 2.14 traz as abundâncias relativas em 1993 (antes da exploração) e as abundâncias relativas dos indivíduos ingressantes em 2009. O tratamento EC teve 1310 indivíduos ingressantes e 27% desses indivíduos eram das espécies *Cecropia obtusa* e *Cecropia* sp., essas duas espécies representavam apenas 0,24% dos indivíduos antes da exploração. No tratamento Controle em 1993 essas duas espécies somavam 0,35% dos indivíduos e em 2009 representaram 2,5% dos ingressantes. Espécies raras ou com poucos indivíduos tiveram elevado número de indivíduos ingressantes nas áreas manejadas. Este fato se reflete nos menores valores do parâmetro de correlação, no tratamento EC ρ foi 0,62.

Figura 2.14. Abundância relativa de cada espécie em 1993 (antes da exploração) contra indivíduos ingressantes em 2009, considerando os dados de $DAP \geq 10\text{cm}$. ρ é a correlação da PLN bivariada. Em preto as espécies de interesse comercial e em cinza as espécies sem interesse comercial. São destacadas as espécies *Cecropia obtusa* e *Cecropia* em *

A simulação da retirada aleatória de 15%, 25% e 50% dos indivíduos revelou que as DAEs contiúam similares à de 1993, sem mudanças relevantes nas estimativas dos parâmetros μ e σ^2 da PLN, com o parâmetro de correlação da PLN bivariada sempre igual a $\rho = 1$. Na figura 2.15 apresentamos uma das simulações. Este fato sugere que a retirada aleatória do mesmo número de indivíduos que foram retirados nos tratamentos EIR e EC, resulta em DAE's semelhantes às observadas em 1994 (figura 2.11).

Figura 2.15. Abundância de cada espécie em 1993 (antes da exploração) contra indivíduos sobreviventes simulados, considerando os dados de $DAP \geq 10\text{cm}$. ρ é a correlação da PLN bivariada.

2.6 Discussão

Entender a organização de comunidades arbóreas é um ponto chave no manejo de florestas tropicais, uma vez que muitas decisões sobre a sustentabilidade do manejo são tomadas considerando como essas comunidades respondem às intervenções. A distribuição das abundâncias das espécies é uma das melhores maneiras de analisar organização de comunidades e notáveis padrões tem sido discutidos na literatura, uma vez que a DAE responde a distúrbios. Neste trabalho, contrariando as expectativas, passadas quase

duas décadas após exploração florestal, a DAE ainda não apresentou mudanças relevantes devido ao manejo. Os parâmetros tiveram as mesmas estimativas, independentes do tratamento, consequentemente a forma da curva da DAE é a mesma. A principal causa de mortalidade na exploração florestal é a morte acidental devido a queda e arraste das árvores de interesse comercial. Essa morte acidental se aproxima de uma morte aleatória de indivíduos. O modelo da DAE inclui o efeito da amostragem através do processo Poisson, então como consequência, mesmo se a porcentagem de indivíduos mortos fosse maior que neste estudo, isso não apareceria na DAE, embora tivesse consequências biológicas drásticas. Mas isso não significa que a exploração não afeta a organização da comunidade. observamos que a abundância relativa de algumas espécies foi alterada na última medição, principalmente espécies pioneiras no menor limite de inclusão ($DAP \geq 10\text{cm}$), o que foi refletido em menores valores de correlação do parâmetro ρ . Os contextos temporal e espacial devem ser cuidadosamente considerados na interpretação de mudanças ocorridas em comunidades arbóreas, uma vez que são organismos sésseis de ciclo de vida longo.

No manejo florestal, o distúrbio é o corte de algumas árvores de interesse comercial e a morte acidental de outras árvores devido a queda e arraste das toras, construção de estradas, dos pátios de estocagem e das operações das máquinas (PEREIRA *et al.*, 2002). Em geral, as clareiras formadas pelo manejo florestal são maiores que aquelas formadas naturalmente na floresta (SOUSA, 1984; COATES and BURTON, 1997; D'OLIVEIRA, 2000; PUTZ *et al.*, 2001; PEREIRA *et al.*, 2002; VIDAL, 2004), podendo aumentar disponibilidade de luz e nitrogênio, que por sua vez promovem o recrutamento de pioneiras (SOUSA, 1984; DARRIGO *et al.*, 2016). A partição de recursos entre espécies é alterada, facilitando espécies de rápido crescimento (LARPKERN *et al.*, 2011). Já foram reportadas mudanças relacionadas à exploração para alguns grupos taxonômicos: o uso dessas clareiras por morcegos não é similar ao uso de clareiras naturais (CASTRO-ARELLANO *et al.*, 2009), o comportamento de aves também muda (THIOLLAY, 1992), besouros “rola-bosta” respondem negativamente à exploração (FRANÇA *et al.*, 2016a,b), assim como alguns vertebrados (BICKNELL and PERES, 2010). O grande desafio é como rastrear a assinatura da exploração nas comunidades.

O uso de distribuições de probabilidade para descrever a distribuição de abundância entre espécies é uma ferramenta importante na ecologia (MATTHEWS and WHITTAKER, 2015). A DAE é um dos padrões mais fortes em comunidades, independente do tamanho da amostra, assim como composição de espécies e é relacionada à maneira que espécies compartilham recursos, assim esses modelos são caracterizações ecológicas da comunidade com significado quantitativo (MCGILL *et al.*, 2007; MCGILL, 2011).

O distúrbio pode afetar uma população em termos de mortalidade, natalidade e crescimento, aumentando ou reduzindo essas taxas, a capacidade suporte do ambiente é alterada, sendo refletido na DAE, movendo a curva para a direita ou esquerda (DORNELAS, 2010). Outras mudanças também relacionadas aos distúrbios são: mudança de

distribuição, da lognormal para a log-series (HILL *et al.*, 1995; DORNELAS *et al.*, 2011; MATTHEWS and WHITTAKER, 2015) e DAEs multimodais (DORNELAS *et al.*, 2009). Essas mudanças são facilmente observadas em gráficos da DAE (GRAY, 1981; UGLAND and GRAY, 1982; HÅGVAR, 1994; HILL *et al.*, 1995; DORNELAS *et al.*, 2009; DORNELAS, 2010; DORNELAS *et al.*, 2011) e podem estar relacionadas a mudanças nas estimativas dos parâmetros da distribuição (TOKESHI, 1993; DISERUD and ENGEN, 2000; UGLAND *et al.*, 2007; SÆTHER *et al.*, 2013; MATTHEWS *et al.*, 2014).

No nosso estudo, ao contrário das expectativas, não tivemos mudanças relevantes nas curvas e/ou parâmetros da distribuição nas florestas submetidas à exploração florestal. Se nós considerarmos que as mortes acidentais (causadas pela queda e arraste das toras) corresponde a maioria no manejo, e que essas mortes se aproximam de uma remoção aleatória de indivíduos, a comunidade sobrevivente também seria muito próxima a uma amostra aleatória da comunidade anterior. Por definição, a DAE não é afetada pelo tamanho da amostra, devido a distribuição Poisson ser considerada para descrever o processo de amostragem (FISHER *et al.*, 1943; GRUNDY, 1951; BULMER, 1974). Como uma séria implicação, mesmo que a porcentagem de árvores acidentalmente mortas fosse maior, isso não seria detectável na DAE, embora resultasse em drásticas consequências biológicas.

Embora o uso das DAEs em ecologia aplicada venha se fortalecendo (MATTHEWS and WHITTAKER, 2015), algumas questões tem sido apontadas. Usando diversos grupos taxonômicos, NUMMELIN (1998) não observou tendências claras relacionadas a áreas exploradas e não exploradas. A falta de um padrão também foi reportada por CIELO FILHO *et al.* (2002), que buscavam discriminar comunidades arbóreas perturbadas das não perturbadas; WILSON *et al.* (1996), também não detectaram padrão definido em um estudo sobre sucessão com gramíneas.

Por outro lado, nós notamos que nas últimas medições o parâmetro de correlação ρ da distribuição Poisson Lognormal bivariada tem diminuído. As abundâncias relativas de algumas espécies tem sido alteradas nas florestas manejadas, principalmente para o menor limite de inclusão ($DAP \geq 10\text{cm}$). Nós temos que prestar atenção nessas pequenas mudanças, porque elas podem ser parte de uma forte tendência a longo prazo (THIBAULT *et al.*, 2004; MAGURRAN, 2007). Nós vimos típicas espécies pioneiras de florestas tropicais ficando super abundantes ao longo do tempo, e sendo as mais abundantes na comunidade dos indivíduos que apareceram 16 anos após a exploração (ingressantes em 2009), como *Cecropia obtusa* e *Cecropia* sp., (UHL *et al.*, 1988; THIOLLAY, 1992; FELTON *et al.*, 2006). Em geral, espécies iniciais da sucessão não ocorrem com elevada abundância em florestas tropicais maduras e mesmo em clareiras naturais suas abundâncias são baixas (DALLING and DENSLOW, 1998). No entanto, grandes distúrbios promovem mudanças no regime de luz o que pode levar o aumento da abundância dessas espécies de rápido crescimento (UHL *et al.*, 1988; HÅGVAR, 1994; DEVRIES *et al.*, 1999; DORNELAS *et al.*, 2009). Assim,

estudos focando em populações podem ser mais interessantes para avaliar efeitos de distúrbio do que estudos de comunidades, desde que se conheça o comportamento da espécie alvo e que sua população responda rapidamente à perturbação (HILL *et al.*, 1995).

O conceito de comunidade é um tanto arbitrário, poque temos que estabelecer limites para estudá-la, (i.e limites temporal, espacial e taxonômico), assim os resultados são fortemente relacionados aos métodos adotados (TOKESHI, 1993). HILL and HAMER (1998) apontaram algumas questões que devem ser consideradas na aplicação prática de DAE como a utilização de um proxy correlacionado com distúrbio. O tamanho da amostra pode não ser suficiente para revelar padrões; por exemplo, em pequenas amostras não existe diferença entre a distribuição log-series e a lognormal (MAGURRAN, 2013), portanto a escolha do método estatístico influencia os resultados (POTTS and ELITH, 2006). Adicionalmente, a escolha do grupo taxonômico é muito importante, porque alguns grupos são mais sensíveis que outros, além de dependerem fortemente da experiência do taxonomista (HILL and HAMER, 1998). A metodologia de amostragem também pode detectar espécies de diferentes maneiras, por exemplo, armadilhas de atração são eficientes para determinados grupos de insetos, mas não para outros. Finalmente, as escalas espacial e temporal merecem atenção especial: alguns estudos consideram dois diferentes locais, perturbado e não perturbado por exemplo, para comparar o efeito de distúrbios, sem levar em consideração que esses locais poderiam ser muito distintos desde antes do distúrbio (HILL and HAMER, 1998; FRANÇA *et al.*, 2016b).

Os efeitos de distúrbios são frequentemente ignorados porque o tempo dos projetos não é suficiente para observar esses efeitos diretamente, levando a conclusão prematura de que não são importantes, embora esses efeitos possam persistir por centenas de anos em organismos de ciclo de vida longo (SOUSA, 1984). PRESTON (1960) divide o tempo em três escalas: amostral, ecológica e evolutiva. Nós podemos obter algumas diferenças devido à amostragem, essas mudanças são flutuações em escalas de tempo curtas, como as estações, nessa situação não temos uma mudança direcional. Na escala ecológica já é possível encontrar alguma mudança direcional, como no processo de sucessão, mas não é trivial de detectar, enquanto a escala evolutiva ocorre ao longo de milhares de anos. É difícil separar os processos ecológicos dos efeitos da amostragem, dado que a vasta maioria das espécies é rara (SÆTHER *et al.*, 2013), e às vezes pequenas mudanças em curto tempo não implicam necessariamente em mudanças biológicas relevantes (GOTELLI *et al.*, 2010).

OLIVER (1980) descreveu o desenvolvimento de uma floresta após um grande distúrbio, considerando como grande distúrbio o evento que mata todas as árvores numa área grande o suficiente para que muitos dos indivíduos que virão após o distúrbio crescerem livres de competição. Alguns eventos definidos como grandes distúrbios são os tornados, incêndios, corte raso entre outros, mas distúrbios menores como corte seletivo também podem seguir as fases descritas e afetar a duração de cada uma. As quatro fases são: *stand initiation stage*, *stem exclusion stage*, *understory reinitiation stage* e *old-growth stage*. O

primeiro estágio é aquele depois do distúrbio, onde espécies de crescimento rápido tem vantagem, elas são super abundantes até que a competição se torna muito intensa, com recursos se tornando escassos. A duração desse estágio varia de 20 a 60 anos, dependendo da disponibilidade de propágulos. Quando a competição se torna alta, essas espécies são excluídas e substituídas por outras, no segundo estágio. Nesse estágio o recrutamento de novos indivíduos é menor, ocorrendo mais o crescimento dos que já estão presentes, essa fase pode ter duração de centenas de anos. Os estágios seguintes dificilmente são observados em escala de tempo humana.

Quando estamos estudando comunidades de árvores em parcelas permanentes ao longo do tempo, estamos medindo os mesmos indivíduos muitas vezes, além de incluir indivíduos na amostra quando estes atingem o critério de inclusão. As árvores são organismos sésseis com ciclo de vida longo. Grande parte das árvores na floresta tropical permanece anos sem apresentar um crescimento substancial, nem chegando a atingir os limites de inclusão de DAP (ver Capítulo 4). Provavelmente a maioria dos indivíduos presentes nos nossos dados (16 anos) já estava presente antes da exploração em 1993, só não tinha atingido o critério de inclusão de DAP, com exceção de algumas espécies pioneiras de rápido crescimento.

A comunidade que estamos observando representa um ponto no tempo e um determinado critério de inclusão; sendo assim, talvez 16 anos não sejam suficientes para detectar grandes mudanças causadas pela exploração florestal em comunidades arbóreas, apesar de ser um tempo considerável em termos de projetos. Este trabalho traz importantes avanços no entendimento da organização de comunidades arbóreas e seu uso como proxy correlacionado com distúrbios. É o primeiro focado na distribuição da abundância das espécies arbóreas em áreas de exploração florestal na escala temporal. Estes dados de florestas submetidas ao manejo não fornecem evidências que a DAE muda, mas isso não significa que a exploração não está alterando a organização da floresta. A exploração não é detectada imediatamente na DAE, pois as mortes acidentais se aproximam de uma retirada aleatória de indivíduos e é a maior parte da mortalidade. O modelo Poisson Lognormal inclui o efeito da amostragem, então a abundância relativa das espécies (desconsiderando composição) continua similar. Por outro lado, há indícios que está ocorrendo permutação de espécies, espécies raras ficando abundantes ou abundantes ficando raras. As espécies pioneiras do gênero *Cecropia* passaram de raras para as mais abundantes nas áreas manejadas, o que é refletido em menores valores no parâmetro de correlação da distribuição bivariada. A extração de madeira causa, pelo menos nas primeiras décadas, mais rotatividade da ordem das espécies mais abundantes (refletido em menores valores de correlação), que mudanças nas abundâncias relativas.

Referências

- BARRETO, P. et al. Costs and benefits of forest management for timber production in eastern amazonia. *Forest ecology and management*, Elsevier, v. 108, n. 1, p. 9–26, 1998.
- BATISTA, J. L. F. *Biometria Florestal segundo o Axioma da Verossimilhança Com Aplicações em Mensuração Florestal*. Tese (livre docência) — Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz”, 2014.
- BELLIER, E. et al. Combining counts and incidence data: an efficient approach for estimating the log-normal species abundance distribution and diversity indices. *Oecologia*, Springer, v. 170, n. 2, p. 477–488, 2012.
- BICKNELL, J.; PERES, C. A. Vertebrate population responses to reduced-impact logging in a neotropical forest. *Forest Ecology and Management*, Elsevier, v. 259, n. 12, p. 2267–2275, 2010.
- BOLKER, B. M. *Ecological models and data in R*. [S.l.]: Princeton University Press, 2008.
- BULMER, M. On fitting the poisson lognormal distribution to species-abundance data. *Biometrics*, JSTOR, p. 101–110, 1974.
- CASTRO-ARELLANO, I. et al. Reduced-impact logging and temporal activity of understorey bats in lowland amazonia. *Biological conservation*, Elsevier, v. 142, n. 10, p. 2131–2139, 2009.
- COATES, K. D.; BURTON, P. J. A gap-based approach for development of silvicultural systems to address ecosystem management objectives. *Forest Ecology and Management*, Elsevier, v. 99, n. 3, p. 337–354, 1997.
- CONNOLLY, S. R.; THIBAUT, L. M. A comparative analysis of alternative approaches to fitting species-abundance models. *Journal of plant ecology*, Oxford University Press, v. 5, n. 1, p. 32–45, 2012.
- DALLING, J.; DENSLOW, J. Soil seed bank composition along a forest chronosequence in seasonally moist tropical forest, panama. *Journal of Vegetation Science*, Wiley Online Library, v. 9, n. 5, p. 669–678, 1998.
- DARRIGO, M. R.; VENTICINQUE, E. M.; SANTOS, F. A. M. dos. Effects of reduced impact logging on the forest regeneration in the central amazonia. *Forest Ecology and Management*, Elsevier, v. 360, p. 52–59, 2016.
- DEVRIES, P. J.; WALLA, T. R.; GREENEY, H. F. Species diversity in spatial and temporal dimensions of fruit-feeding butterflies from two ecuadorian rainforests. *Biological Journal of the Linnean Society*, Wiley Online Library, v. 68, n. 3, p. 333–353, 1999.
- DISERUD, O. H.; ENGEN, S. A general and dynamic species abundance model, embracing the lognormal and the gamma models. *The American Naturalist*, JSTOR, v. 155, n. 4, p. 497–511, 2000.
- D’OLIVEIRA, M. V. Artificial regeneration in gaps and skidding trails after mechanised forest exploitation in acre, brazil. *Forest ecology and management*, Elsevier, v. 127, n. 1, p. 67–76, 2000.
- DORNELAS, M. Disturbance and change in biodiversity. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, The Royal Society, v. 365, n. 1558, p. 3719–3727, 2010.

- DORNELAS, M. et al. Species abundance distributions reveal environmental heterogeneity in modified landscapes. *Journal of Applied Ecology*, Wiley Online Library, v. 46, n. 3, p. 666–672, 2009.
- DORNELAS, M.; SOYKAN, C. U.; UGLAND, K. I. Biodiversity and disturbance. In: MAGURRAN, A. E.; MCGILL, B. J. (Ed.). *Biological diversity: frontiers in measurement and assessment*. Oxford: Oxford University Press, 2011. cap. 17, p. 237–251.
- ENGEN, S.; GRØTAN, V.; SÆTHER, B.-E. Estimating similarity of communities: a parametric approach to spatio-temporal analysis of species diversity. *Ecography*, Wiley Online Library, v. 34, n. 2, p. 220–231, 2011.
- ENGEN, S. et al. Analyzing spatial structure of communities using the two-dimensional poisson lognormal species abundance model. *The American Naturalist*, JSTOR, v. 160, n. 1, p. 60–73, 2002.
- ENGEN, S. et al. Assessment of species diversity from species abundance distributions at different localities. *Oikos*, Wiley Online Library, v. 117, n. 5, p. 738–748, 2008.
- FELTON, A. et al. Vegetation structure, phenology, and regeneration in the natural and anthropogenic tree-fall gaps of a reduced-impact logged subtropical bolivian forest. *Forest Ecology and management*, Elsevier, v. 235, n. 1, p. 186–193, 2006.
- FILHO, R. C.; MARTINS, F.; GNERI, A. Fitting abundance distribution models in tropical arboreal communities of se brazil. *Community Ecology*, Akadémiai Kiadó, v. 3, n. 2, p. 169–180, 2002.
- FISHER, R. A.; CORBET, A. S.; WILLIAMS, C. B. The relation between the number of species and the number of individuals in a random sample of an animal population. *The Journal of Animal Ecology*, JSTOR, p. 42–58, 1943.
- FRANÇA, F. et al. Does selective logging stress tropical forest invertebrates? using fat stores to examine sublethal responses in dung beetles. *Ecology and evolution*, Wiley Online Library, v. 6, n. 23, p. 8526–8533, 2016.
- FRANÇA, F. et al. Do space-for-time assessments underestimate the impacts of logging on tropical biodiversity? an amazonian case study using dung beetles. *Journal of Applied Ecology*, Wiley Online Library, 2016.
- GOTELLI, N. J. et al. Detecting temporal trends in species assemblages with bootstrapping procedures and hierarchical models. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, The Royal Society, v. 365, n. 1558, p. 3621–3631, 2010.
- GRAY, J. S. Detecting pollution induced changes in communities using the log-normal distribution of individuals among species. *Marine Pollution Bulletin*, Elsevier, v. 12, n. 5, p. 173–176, 1981.
- GRØTAN, V.; ENGEN, S. *poilog: Poisson lognormal and bivariate Poisson lognormal distribution*. [S.l.], 2008. R package version 0.4.
- GRØTAN, V. et al. Seasonal cycles of species diversity and similarity in a tropical butterfly community. *Journal of Animal Ecology*, Wiley Online Library, v. 81, n. 3, p. 714–723, 2012.
- GRUNDY, P. The expected frequencies in a sample of an animal population in which the abundances of species are log-normally distributed. part i. *Biometrika*, JSTOR, p. 427–434, 1951.

- HÅGVAR, S. Log-normal distribution of dominance as an indicator of stressed soil microarthropod communities? *Acta Zoologica Fennica*, n. 195, p. 71–80, 1994.
- HILL, J. et al. Effects of selective logging on tropical forest butterflies on buru, indonesia. *Journal of Applied Ecology*, JSTOR, p. 754–760, 1995.
- HILL, J. K.; HAMER, K. C. Using species abundance models as indicators of habitat disturbance in tropical forests. *Journal of Applied Ecology*, Wiley Online Library, v. 35, n. 3, p. 458–460, 1998.
- HUBBELL, S. The unified neutral theory of biodiversity and biogeography the university of chicago press princeton. *New Jersey*, 2001.
- JOHNS, J. S.; BARRETO, P.; UHL, C. Logging damage during planned and unplanned logging operations in the eastern amazon. *Forest ecology and management*, Elsevier, v. 89, n. 1, p. 59–77, 1996.
- LARPKERN, P.; TOTLAND, Ø.; MOE, S. R. Do disturbance and productivity influence evenness of seedling, sapling and adult tree species across a semi-deciduous tropical forest landscape? *Oikos*, Wiley Online Library, v. 120, n. 4, p. 623–629, 2011.
- MACPHERSON, A. J. et al. A model for comparing reduced impact logging with conventional logging for an eastern amazonian forest. *Forest ecology and management*, Elsevier, v. 260, n. 11, p. 2002–2011, 2010.
- MAGURRAN, A. E. Species abundance distributions over time. *Ecology letters*, Wiley Online Library, v. 10, n. 5, p. 347–354, 2007.
- MAGURRAN, A. E. *Measuring biological diversity*. [S.l.]: John Wiley & Sons, 2013.
- MARTIN, P. A. et al. Impacts of tropical selective logging on carbon storage and tree species richness: A meta-analysis. *Forest Ecology and Management*, Elsevier, v. 356, p. 224–233, 2015.
- MATTHEWS, T. J. et al. The gambin model provides a superior fit to species abundance distributions with a single free parameter: evidence, implementation and interpretation. *Ecography*, Wiley Online Library, v. 37, n. 10, p. 1002–1011, 2014.
- MATTHEWS, T. J.; WHITTAKER, R. J. Review: On the species abundance distribution in applied ecology and biodiversity management. *Journal of Applied Ecology*, Wiley Online Library, v. 52, n. 2, p. 443–454, 2015.
- MCGILL, B. J. Species abundance distribution. In: MAGURRAN, A. E.; MCGILL, B. J. (Ed.). *Biological diversity: frontiers in measurement and assessment*. Oxford: Oxford University Press, 2011. cap. 9, p. 105–122.
- MCGILL, B. J. et al. Species abundance distributions: moving beyond single prediction theories to integration within an ecological framework. *Ecology letters*, Wiley Online Library, v. 10, n. 10, p. 995–1015, 2007.
- NUMMELIN, M. Log-normal distribution of species abundances is not a universal indicator of rain forest disturbance. *Journal of Applied Ecology*, Wiley Online Library, v. 35, n. 3, p. 454–457, 1998.
- OLESEN, S. W. et al. A novel analysis method for paired-sample microbial ecology experiments. *PloS one*, Public Library of Science, v. 11, n. 5, 2016.

- OLIVER, C. D. Forest development in north america following major disturbances. *Forest ecology and management*, Elsevier, v. 3, p. 153–168, 1980.
- PEREIRA, R. et al. Forest canopy damage and recovery in reduced-impact and conventional selective logging in eastern para, brazil. *Forest Ecology and Management*, Elsevier, v. 168, n. 1, p. 77–89, 2002.
- PICKETT, S. T.; WHITE, P. S. *The ecology of natural disturbance and patch dynamics*. [S.l.]: Elsevier, 2013.
- POTTS, J. M.; ELITH, J. Comparing species abundance models. *Ecological Modelling*, Elsevier, v. 199, n. 2, p. 153–163, 2006.
- PRESTON, F. W. The commonness, and rarity, of species. *Ecology*, Eco Soc America, v. 29, n. 3, p. 254–283, 1948.
- PRESTON, F. W. Time and space and the variation of species. *Ecology*, Wiley Online Library, v. 41, n. 4, p. 611–627, 1960.
- PUTZ, F. et al. Reduced-impact logging: challenges and opportunities. *Forest ecology and management*, Elsevier, v. 256, n. 7, p. 1427–1433, 2008.
- PUTZ, F. E. et al. Tropical forest management and conservation of biodiversity: an overview. *Conservation Biology*, JSTOR, p. 7–20, 2001.
- RUTISHAUSER, E. et al. Rapid tree carbon stock recovery in managed amazonian forests. *Current Biology*, Elsevier, v. 25, n. 18, p. R787–R788, 2015.
- SÆTHER, B.-E.; ENGEN, S.; GRØTAN, V. Species diversity and community similarity in fluctuating environments: parametric approaches using species abundance distributions. *Journal of Animal Ecology*, Wiley Online Library, v. 82, n. 4, p. 721–738, 2013.
- SOUSA, W. P. The role of disturbance in natural communities. *Annual review of ecology and systematics*, JSTOR, v. 15, p. 353–391, 1984.
- THIBAULT, K. M.; WHITE, E. P.; ERNEST, S. Temporal dynamics in the structure and composition of a desert rodent community. *Ecology*, Wiley Online Library, v. 85, n. 10, p. 2649–2655, 2004.
- THIOLLAY, J. Influence of selective logging on bird species diversity in a guianan rain forest. *Conservation biology*, Wiley Online Library, v. 6, n. 1, p. 47–63, 1992.
- TOKESHI, M. Species abundance patterns and community structure. *Advances in ecological research*, Elsevier, v. 24, p. 111–186, 1993.
- UGLAND, K. I.; GRAY, J. S. Lognormal distributions and the concept of community equilibrium. *Oikos*, JSTOR, p. 171–178, 1982.
- UGLAND, K. I. et al. Modelling dimensionality in species abundance distributions: description and evaluation of the gambin model. *Evolutionary Ecology Research*, Evolutionary Ecology, Ltd., v. 9, n. 2, p. 313–324, 2007.
- UHL, C.; BUSCHBACHER, R.; SERRAO, E. Abandoned pastures in eastern amazonia. i. patterns of plant succession. *The Journal of Ecology*, JSTOR, p. 663–681, 1988.

VIDAL, E.; WEST, T. A.; PUTZ, F. E. Recovery of biomass and merchantable timber volumes twenty years after conventional and reduced-impact logging in amazonian brazil. *Forest Ecology and Management*, Elsevier, v. 376, p. 1–8, 2016.

VIDAL, E. J. *Dinâmica de florestas manejadas e sob exploração convencional na Amazônia Oriental*. Tese (Doutorado) — Universidade de São Paulo, 2004.

WILSON, J. B. et al. Are there assembly rules for plant species abundance? an investigation in relation to soil resources and successional trends. *Journal of Ecology*, JSTOR, p. 527–538, 1996.

2.8 Material complementar

Tabela 2.5. Estimativas dos parâmetros da distribuição Poisson Lognormal ($\hat{\mu}$ e $\hat{\sigma}$) ajustada a cada ano, cada tratamento e cada limite de inclusão de DAP. gof é a qualidade de ajuste, ou *Godness of fit*, sendo que (gof<0.05) ou (gof>0.95) indica falta de ajuste (GRØTAN and ENGEN, 2008).

DAP	ano	Controle			EIR			EC		
		$\hat{\mu}$	$\hat{\sigma}$	gof	$\hat{\mu}$	$\hat{\sigma}$	gof	$\hat{\mu}$	$\hat{\sigma}$	gof
$\geq 25\text{cm}$	1993	1.15	1.60	0.7	0.85	1.85	0.7	1.01	1.89	0.8
	1994	1.16	1.59	0.8	0.79	1.83	0.7	1.00	1.76	0.7
	1998	1.17	1.58	0.7	0.80	1.86	0.6	0.98	1.76	0.4
	2000	1.12	1.60	0.5	0.76	1.90	0.9	0.96	1.75	0.6
	2006	0.91	1.75	0.5	0.93	1.84	0.7	0.88	1.85	0.6
	2009	1.05	1.69	0.7	1.14	1.79	0.5	0.68	1.97	0.6
$\geq 10\text{cm}$	1993	0.21	2.17	0.7	-0.18	2.42	0.5	0.67	2.14	0.5
	1994	0.21	2.16	0.6	-0.59	2.45	0.6	0.51	2.09	0.8
	1998	0.30	2.08	0.7	-0.74	2.47	0.7	0.52	2.03	0.5
	2000	0.09	2.24	0.2	-1.16	2.65	0.8	0.78	1.94	0.8
	2006	0.25	2.07	0.6	-0.31	2.38	0.3	0.73	1.96	0.9
	2009	0.54	2.02	0.7	-0.05	2.35	0.6	0.80	2.00	0.2

Figura 2.16. Função de distribuição acumulada empírica ao longo do tempo, comunidade com $\text{DAP} \geq 25\text{cm}$.

Figura 2.17. Espécies ordenadas em ranking de abundância ao longo do tempo, comunidade com $\text{DAP} \geq 25\text{cm}$.

Figura 2.18. Distribuição teórica da abundância das espécies. Modelo Poisson Lognormal ajustado aos dados da comunidade com $\text{DAP} \geq 25\text{cm}$.

Figura 2.19. Abundância de cada espécie em 1993 (antes da exploração) contra os outros anos, ρ é o parâmetro de correlação da distribuição Poisson Lognormal bivariada.

Figura 2.20. Abundância de cada espécie em 1993 (antes da exploração) contra os outros anos, ρ é o parâmetro de correlação da distribuição Poisson Lognormal bivariada.

Figura 2.21. Abundância de cada espécie em 1993 (antes da exploração) contra os outros anos, ρ é o parâmetro de correlação da distribuição Poisson Lognormal bivariada.

Figura 2.22. Função de distribuição acumulada empírica ao longo do tempo, comunidade com $DAP \geq 10\text{cm}$.

Figura 2.23. Espécies ordenadas em ranking de abundância ao longo do tempo, comunidade com $DAP \geq 10\text{cm}$.

Figura 2.24. Distribuição teórica da abundância das espécies. Modelo Poisson Lognormal ajustado aos dados da comunidade com $DAP \geq 10\text{cm}$.

Figura 2.25. Abundância de cada espécie em 1993 (antes da exploração) contra os outros anos, ρ é o parâmetro de correlação da distribuição Poisson Lognormal bivariada.

Figura 2.26. Abundância de cada espécie em 1993 (antes da exploração) contra os outros anos, ρ é o parâmetro de correlação da distribuição Poisson Lognormal bivariada.

Figura 2.27. Abundância de cada espécie em 1993 (antes da exploração) contra os outros anos, ρ é o parâmetro de correlação da distribuição Poisson Lognormal bivariada.

Figura 2.28. Número de indivíduos do gênero *Cecropia* da comunidade com DBH ≥ 10 cm ao longo do tempo (anos), o ano 0 é 1993 (imediatamente antes da exploração).

Figura 2.29. Abundância de cada espécie em 1993 (antes da exploração) contra 1994 (depois da exploração), ρ é o parâmetro de correlação da distribuição Poisson Lognormal bivariada. $DAP \geq 45$ cm. Em preto as espécies de interesse comercial e em cinza as espécies sem interesse comercial.

Figura 2.30. Abundância de cada espécie em 1993 (antes da exploração) contra 2009, ρ é o parâmetro de correlação da distribuição Poisson Lognormal bivariada. $DAP \geq 45$ cm. Em preto as espécies de interesse comercial e em cinza as espécies sem interesse comercial.

Figura 2.31. Abundância de cada espécie, considerando a comunidade de ingressantes, comparando os três tratamentos. Dados de $DAP \geq 25$ cm. ρ é a correlação da PLN bivariada. Em preto as espécies de interesse comercial e em cinza as espécies sem interesse comercial.

Figura 2.32. Abundância de cada espécie, considerando a comunidade de ingressantes, comparando os três tratamentos. Dados de $DAP \geq 10\text{cm}$. ρ é a correlação da PLN bivariada. Em preto as espécies de interesse comercial e em cinza as espécies sem interesse comercial. São destacadas as espécies *Cecropia obtusa* e *Cecropia* em *

3 A DISTRIBUIÇÃO DE ÁREA BASAL ENTRE ESPÉCIES COMO UMA NOVA ABORDAGEM PARA AVALIAR MUDANÇAS EM COMUNIDADES SUBMETIDAS AO MANEJO FLORESTAL

3.1 Resumo

Neste capítulo avaliamos a distribuição de área basal entre as espécies (DABE) ao longo do tempo em florestas submetidas ao manejo florestal (exploração de impacto reduzido e exploração convencional) e uma área Controle, Paragominas, Pará, Brasil. Essas florestas foram monitoradas ao longo de 16 anos. Durante o manejo são colhidas algumas árvores das espécies de interesse comercial, mas durante as operações outras árvores são mortas acidentalmente, então as clareiras formadas são ocupadas por indivíduos de espécies de rápido crescimento. Assim o espaço deixado pela queda de uma árvore grande é ocupado por indivíduos menores, potencialmente mudando a organização das comunidades. É imprescindível o desenvolvimento de ferramentas para detectar e quantificar os efeitos do manejo nas comunidades. Nós hipotetizamos que o distúrbio seria detectado pela modificação da DABE. Usamos a distribuição Lognormal para descrever os dados de cada ano e cada tratamento, e fizemos correlações entre as medições de antes do manejo e os anos seguintes. Desconsiderando a composição das espécies, ao contrário do esperado, não foram encontradas mudanças estatisticamente relevantes na DABE ao longo do tempo, embora o manejo tenha causado a redução de até 26% da área basal da comunidade. Considerando a composição das espécies foi possível observar que nas áreas exploradas, espécies antes com menor área basal estão se tornando dominantes, fato refletido na diminuição da correlação entre as medições. No entanto, essas mudanças só são detectadas nas últimas medições, e principalmente no menor limite de inclusão de diâmetro a altura do peito. Assim a interpretação do efeito ou falta de efeito da exploração florestal em comunidades arbóreas deve ser feita com cautela.

3.2 Abstract

In this chapter we evaluated the species basal area distribution (SBAD) over time in forests subjected to forest management (reduced impact logging and conventional logging) and a Control area, in Paragominas, Pará, Brazil. Those forests were monitored over 16 years. Some commercial trees are chosen, those trees are harvested, but other trees close to them are accidentally killed during the operations. The gaps formed due to the logging are occupied by pioneer species, potentially changing community organization and diversity. Once some decisions are made considering tree diversity, it is crucial the development of tools to quantify effects of disturbance and predict its consequence for the communities. We have hypothesized that forest exploitation would be detected through changes in SBAD. Lognormal distribution was used to describe SBAD in each treatment

and each year, and we did the correlation between the basal area of each specie before exploitation and over time. Disregarding species identity, we did not observe statistically relevant changes in SBAD, the curve shapes were the same that the ones before exploitation. On the other hand, if we take in account the species composition, we can note that some species with low basal area are getting greater values, which is reflected in the correlation parameter decreasing. However, those changes were only detected in the last surveys, considering the lowest DBH inclusion limit. Due to the long life cycle of the trees and their low growth rate, long-term studies are needed to understand the impacts of exploitation on tropical forests.

3.3 Introdução

A vocação florestal da Amazônia é inegável (LENTINI *et al.*, 2005), é uma das principais regiões produtoras de madeira no Brasil e no mundo, possui potencial enorme no mercado de pagamento por serviços ambientais, exportadora de muitos produtos florestais não madeireiros e detentora de enorme diversidade cultural (VERÍSSIMO and PEREIRA, 2015). Assim o desenvolvimento sustentável da região deve focar na manutenção da floresta em pé (VALOIS, 2003). Até a década de 90 a exploração de madeira na Amazônia era feita de maneira predatória, ou exploração convencional (EC), quando uma região era ocupada, as espécies de interesse comercial eram exploradas até exaustão, a área se tornava não produtiva, sendo queimada para implementação de agropecuária, ou abandonada, e então uma nova fronteira para exploração era aberta (UHL *et al.*, 1991; VERÍSSIMO *et al.*, 1992; VERÍSSIMO and PEREIRA, 2015). A partir da década de 90, por pressão do mercado consumidor e do estabelecimento de uma legislação para exploração de madeira da Amazônia esse cenário começou a mudar (SABOGAL *et al.*, 2006). Foram adotadas técnicas para minimizar os danos da exploração, com intuito de assegurar ciclos sequenciais de corte, sem diminuição da produção, através da exploração de impacto reduzido (EIR) (BARRETO *et al.*, 1998; VERÍSSIMO and PEREIRA, 2015). Desde então muito vem sendo discutido sobre o quão a EIR é superior à EC em termos financeiros e da produção (JOHNS *et al.*, 1996; BARRETO *et al.*, 1998; HOMES *et al.*, 2002; PEREIRA *et al.*, 2002; VIDAL *et al.*, 2002; VIDAL, 2004; PUTZ *et al.*, 2008; VALLE *et al.*, 2006; SCHULZE *et al.*, 2008; MACPHERSON *et al.*, 2010; CASTRO, 2012; WEST *et al.*, 2014; VIDAL *et al.*, 2016), mas ainda existem lacunas acerca da organização da comunidade arbórea e diversidade.

A EIR foi concebida de forma que simulasse a dinâmica de clareiras, a queda de uma única árvore causaria apenas uma pequena abertura do dossel, que logo seria ocupada por novos indivíduos, garantindo que num determinado espaço de tempo (30-40 anos) a floresta teria o estoque de madeira original e outro ciclo de corte seria possível (ESPADA *et al.*, 2003). De fato, a recuperação do volume e biomassa na EIR é mais rápida (MACPHERSON *et al.*, 2010; CASTRO, 2012; WEST *et al.*, 2014; VIDAL *et al.*, 2016), o

percentual de árvores danificadas é muito menor (HOMES *et al.*, 2002), composição de espécies e riqueza não sofrem drásticas alterações (CANNON *et al.*, 1998; DE OLIVEIRA, 2005; DE BARROS FRANCEZ *et al.*, 2007, 2009; COLPINI *et al.*, 2011; HIRAI *et al.*, 2012) e conforme visto no capítulo anterior, pelo menos nas primeiras décadas após exploração, poucas mudanças são detectadas na distribuição das abundância entre as espécies, considerando como medida de abundância o número de indivíduos de cada espécie.

No entanto, apenas esses aspectos não asseguram que a exploração não está mudando a organização de comunidades arbóreas, que por serem indivíduos sésseis com ciclo de vida longo, apresentam tempo de resposta longo frente a distúrbios (SOUSA, 1984). Em geral, são exploradas apenas 3 a 9 árvores.ha⁻¹, mas para cada m³ cortado outros 2m³ são destruídos, sendo que a área aberta devido a queda das árvores mais a construção das estradas causa a diminuição de 37% da cobertura do dossel (VERISSIMO *et al.*, 1992). Muitos indivíduos remanescentes são danificados devido ao tombamento, quebra do tronco ou grande perda de copa (VERISSIMO *et al.*, 1995; MARTINI *et al.*, 1998). O corte das árvores de grande porte, que geralmente são os indivíduos reprodutivos da população, muda a estrutura das populações, muitas vezes impossibilitando a regeneração das espécies, principalmente as exploradas (UHL *et al.*, 1991; VERISSIMO *et al.*, 1995; ANDRÉ, 2005; GROGAN and GALVÃO, 2006; DARRIGO *et al.*, 2016). O corte de um único indivíduo de grande porte tem um impacto muito maior na biomassa total da população do que a retirada desse indivíduo sobre a número de árvores da espécie. Assim existem outros aspectos da organização de comunidades que não são contemplados quando consideramos apenas o número de indivíduos por espécie.

A distribuição de abundância entre as espécies foi concebida considerando-se o número de indivíduos de cada espécie como medida de abundância, esta é uma variável discreta, sendo as distribuições de probabilidade para descrever esse padrão também discretas (FISHER *et al.*, 1943; PRESTON, 1948; MCGILL *et al.*, 2007; MAGURRAN, 2013). Muito vem sendo discutido sobre esses modelos e sua utilização em ecologia aplicada (MCGILL *et al.*, 2007; DORNELAS *et al.*, 2011; MATTHEWS and WHITTAKER, 2015). No entanto, outras medidas de abundância também foram propostas para descrever a partição de recursos entre as espécies, medidas como biomassa, volume, tamanho corporal e uso de recurso, essas variáveis em geral são contínuas com assimetria positiva (PAGEL *et al.*, 1991; CONNOLLY *et al.*, 2005; MCGILL *et al.*, 2007; MORLON *et al.*, 2009; WILLIAMSON, 2010; HENDERSON and MAGURRAN, 2010; ANDERSON *et al.*, 2012; CONDÉ, 2012). Como vantagem da utilização dessas outras medidas de abundância, é argumentado que elas refletem de maneira mais direta a partição de recursos entre espécies (MAGURRAN, 2013) e que a distribuição lognormal é revelada mesmo em pequenas amostras (CONNOLLY *et al.*, 2005; MORLON *et al.*, 2009; WILLIAMSON, 2010), o que não acontece para número de indivíduos (linha do véu de PRESTON (1948)).

A medida mais comum tomada das árvores em inventários florestais é o diâme-

tro a altura do peito (DAP), de onde se obtém a área transversal do indivíduo, sendo a soma de todas as áreas transversais a área basal (BATISTA *et al.*, 2014). A área basal é uma excelente medida do espaço ocupado pelas espécies, sendo muito mais simples de ser obtida que biomassa, mas ainda pouco explorada nesse contexto de distribuição de área basal entre as espécies (DABE) (ANDERSON *et al.*, 2012). A quantificação simultânea de uma comunidade, por número de indivíduos e outra forma de espaço ocupado pela espécie (biomassa e área basal por exemplo) resulta em um gráfico de dispersão na escala logarítmica com formato aproximadamente triangular (HENDERSON and MAGURRAN, 2010; WILLIAMSON, 2010). Este tipo de gráfico é muito informativo sobre a organização da comunidade, fazendo a ligação entre diferentes medidas de abundância, sendo também uma ferramenta ainda pouco explorada para comunidades arbóreas (ANDERSON *et al.*, 2012). As abordagens acima mencionadas tem potencial enorme para avaliação da resposta de comunidades arbóreas quando submetidas a exploração florestal, apenas para exemplificar, o espaço deixado pela queda de um único indivíduo de grande porte pode ser ocupado por vários indivíduos menores de uma espécie pioneira, então um distúrbio poderia ser detectado, pela modificação do padrão observado, e/ou alterando o parâmetro da distribuição.

O objetivo deste capítulo foi entender os efeitos das técnicas de manejo florestal (EC e EIC) na organização de comunidades arbóreas na Floresta Amazônica, usando a abordagem de ajuste e seleção de modelos para distribuição de área basal entre espécies, com as seguintes questões:

- a) É possível detectar a exploração florestal através de mudanças na forma e/ou parâmetros da distribuição de área basal entre as espécies?
- b) Existe mudança na composição e/ou ordem de dominância (m^2) de espécies (espécies raras ficando dominantes, espécies dominantes ficando raras)?

3.4 Material e métodos

3.4.1 Área de estudo

O local de estudo é uma Floresta Ombrófila densa, no município de Paragominas, Pará Brasil (seção 1.3.1). Em 1993 foram estabelecidas três parcelas permanentes (24,5 ha cada) onde todos os indivíduos arbóreos com $DAP \geq 25$ cm foram medidos, cadastrados e identificados. Dentro de cada parcela foi estabelecida uma sub-parcela menor (5,25 ha) onde todos os indivíduos arbóreos com $DAP \geq 10$ cm foram medidos, cadastrados e identificados. Após essa primeira medição foi conduzida EIR e EC em duas parcelas e a terceira parcela foi mantida como controle. Essas parcelas foram remedidas novamente em 1994, 1998, 2000, 2006 e 2009.

3.4.2 Métodos estatísticos

Usamos as funções de probabilidade Lognormal (equação 3.1), Weibull (equação 3.2) e Gamma (equação 3.3) para descrever a distribuição de área basal (m^2) entre as espécies em cada ano de medição (BOLKER, 2008). A escolha dessas distribuições se justifica pela plasticidade de formas que podem assumir, podendo apresentar assimetria positiva e por já terem sido usadas para descrever outras medidas de abundância de espécies em comunidades biológicas (CONNOLLY *et al.*, 2005; MORLON *et al.*, 2009; HENDERSON and MAGURRAN, 2010; MCGILL, 2011; ANDERSON *et al.*, 2012; CONDÉ, 2012; MAGURRAN, 2013).

$$f(r|\mu, \sigma) = \frac{1}{r\sigma\sqrt{(2\pi)}} \exp\left(-\frac{(\log(r) - \mu)^2}{2\sigma^2}\right) \quad (3.1)$$

em que, $f(r|\mu, \sigma)$ é a probabilidade de uma espécie ter área basal num dado intervalo r na comunidade. A distribuição Lognormal tem dois parâmetros μ e σ , que são os parâmetros de forma e escala.

$$f(r|\alpha, \beta) = \frac{\beta}{\alpha} \left(\frac{r}{\alpha}\right)^{\beta-1} \exp(-r/\alpha) \quad (3.2)$$

em que $f(r|\alpha, \beta)$ é a probabilidade de uma espécie ter área basal num dado intervalo r na comunidade. A distribuição Weibull tem os parâmetros α e β que são os parâmetros de escala e forma.

$$f(r|s, \alpha) = \frac{1}{\alpha^s \Gamma(s)} r^{s-1} \exp(-r/\alpha) \quad (3.3)$$

em que $f(r|\alpha, \beta)$ é a probabilidade de uma espécie ter área basal num dado intervalo r na comunidade. A distribuição Gamma tem os parâmetros s e α que são os parâmetros de forma e escala.

O ajuste dos parâmetros é feito através da minimização da função de log verossimilhança negativa (BOLKER, 2008). A comparação entre as distribuições é feita através do Critério de Informação de Akaike, do inglês *Akaike Information Criterion* (AIC), equação 3.4. O AIC é uma medida de discrepância global entre o modelo operante e um dado modelo de aproximação (BATISTA, 2014). Em outras palavras, o AIC mede a distância entre o modelo “real” desconhecido a um modelo apresentado, ou seja quanto menor o valor de AIC melhor o modelo, mas ele é comparativo, só faz sentido no contexto de comparação entre modelos. Essa métrica é derivada da função de log verossimilhança negativa e penaliza modelos com muitos parâmetros (BURNHAM and ANDERSON, 2001; BOLKER, 2008; BATISTA, 2014)

$$AIC = -2\mathbf{L}_f\{\hat{\theta}\} + 2K \quad (3.4)$$

onde $\hat{\theta}$ são as estimativas de máxima verossimilhança do modelo referente ao valor máximo da função de log-verossimilhança $\mathbf{L}_f\{\hat{\theta}\}$, e K é o número de parâmetros do modelo. Quando a diferença entre dois modelos concorrentes é menor que dois ($\Delta < 2$), ambos são considerados plausíveis para descrever os dados, sendo este um critério canônico, de uma maneira similar que o intervalo de confiança é definido como 95% na estatística frequentista (BURNHAM and ANDERSON, 2001; BOLKER, 2008; BATISTA, 2014). A qualidade do ajuste foi pela checagem visual dos gráficos: espécies em ordem de área basal, distribuição acumulada e quantil-quantil.

Após escolha de qual distribuição melhor se ajusta aos dados queremos saber se os parâmetros do modelo continuam os mesmos ou se temos mudanças das estimativas, devido à exploração e ao longo do tempo. A maneira de avaliar se houveram mudanças nas estimativas dos parâmetros ao longo do tempo é através da análise da região de log-verossimilhança (BATISTA, 2014). Comparamos as regiões de log-verossimilhança relativa dos parâmetros da distribuição de cada tratamento (Controle, EIR e EC) em cada período de medição.

Conforme vimos no capítulo anterior, a distribuição Poisson Lognormal bivariada foi desenvolvida para expressar similaridade entre duas comunidades (dois pontos no tempo ou espaço) em termos de composição de espécies e abundância relativa (referente ao número de indivíduos). (ENGLEN *et al.*, 2002, 2008, 2011; GRØTAN *et al.*, 2012; SÆTHER *et al.*, 2013). Essa distribuição tem o parâmetro ρ de correlação, e, a medida que espécies raras vão se tornando comuns ou espécies comuns vão se tornando raras, a correlação diminui. Assim como a distribuição Poisson Lognormal univariada, a Poisson Lognormal bivariada é discreta, para descrever comunidades em relação ao número de indivíduos por espécie. Ainda não foi desenvolvida uma distribuição bivariada análoga para dados contínuos, referente a outras medidas de abundância (biomassa, área basal, tamanho corporal, etc.). Dados de abundância (número de indivíduos, biomassa, área basal, etc.) são assimétricos, tornando-se simétricos em escala logarítmica (PRESTON, 1948), o ideal então, seria fazer a correlação de área basal por espécie entre duas comunidades, utilizando os dados em escala logarítmica. No entanto, existem espécies presentes em uma medição mas ausentes na outra, ou seja, 0 de área basal em uma das medições. Devido a inexistência de $\log(0)$ não é possível fazer a correlação entre os dados em escala logarítmica. Assim utilizamos a correlação ρ entre os dados na escala original, para avaliar mudanças na distribuição de área basal entre as espécies ao longo do tempo. Comparamos os dados de 1993 (antes da exploração) com as outras medições (1994, 1998, 2000, 2006 e 2009).

A quantificação simultânea de uma comunidade, por número de indivíduos e outra forma de espaço ocupado pela espécie (biomassa e área basal por exemplo) resulta em um gráfico de dispersão na escala logarítmica com formato aproximadamente triangular (HENDERSON and MAGURRAN, 2010; WILLIAMSON, 2010). Este tipo de gráfico é muito

informativo sobre a organização da comunidade, fazendo a ligação entre diferentes medidas de abundância. É possível, por exemplo, aferir qual o espaço máximo (área basal) ocupado por uma população de N indivíduos, que é a parte superior direita do gráfico, assim como a espécie de um único indivíduo com maior área basal (HENDERSON and MAGURRAN, 2010). É um tipo de gráfico ainda pouco explorado para comunidades arbóreas e tem enorme potencial, visto que as árvores são sésseis com ciclo de vida longo, o espaço deixado pela queda de um único indivíduo grande pode ser ocupado por vários indivíduos menores de uma espécie pioneira por exemplo, então um distúrbio poderia ser percebido nesse tipo de gráfico, modificando o padrão observado. Nós plotamos a área basal em m^2 (em escala logarítmica) contra o número de indivíduos (em escala logarítmica) de cada espécie.

Como vimos no capítulo anterior, poucas mudanças na diversidade da comunidade arbórea são perceptíveis durante as primeiras décadas após exploração, considerando diversidade em termos de número de indivíduos por espécie. As árvores de grande porte das espécies de interesse comercial são os alvos da exploração, então mesmo não encontrando mudanças relevantes na distribuição de indivíduos entre as espécies, poderíamos encontrar diferenças na estrutura de tamanho desses indivíduos. Os indivíduos foram distribuídos em classes de DAP (cm) com intervalo de 10 cm para os dados da comunidade de $DAP \geq 25$ cm e 5 cm para os dados da comunidade de $DAP \geq 10$ cm. Então foram plotados número de indivíduos e número de espécies em cada classes de DAP. Não é nosso objetivo fazer uma análise sofisticada desse tipo de dado, para a presente área de estudo outros trabalhos já foram feitos abordando distribuição diamétrica (CASTRO, 2012; VIDAL *et al.*, 2016).

3.5 Resultados

Comunidade com $DAP \geq 25$ cm

A figura 3.1a nos traz informações sobre a área basal ($m^2 \cdot ha^{-1}$) dos tratamentos ao longo do tempo. Podemos ver que imediatamente após a exploração houve queda da área basal nas áreas onde teve manejo (EIR e EC). No tratamento EIR o valor da área basal aumentou ao longo do tempo, sendo que na última medição é superior a antes da exploração. Existe uma recuperação no tratamento EC, mas não chega aos valores de antes da exploração, enquanto o tratamento Controle manteve-se estável ao longo deste período de 16 anos. Foi observado o mesmo padrão para riqueza (número de espécies), conforme figura 3.1b.

Figura 3.1. (a) Área basal (m^2) da comunidade com $\text{DAP} \geq 25$ cm ao longo do tempo (anos), o ano 0 é 1993 (imediatamente antes da exploração). (b) Número de espécies.

A melhor distribuição para descrever os dados da distribuição de área basal entre as espécies, em todos os três tratamentos, foi a distribuição Lognormal, de acordo com o Critério de Informação de Akaike (AIC), tabela 3.1. A distribuição Lognormal foi considerada como apresentando bom ajuste aos dados (ver material suplementar).

Tabela 3.1. Ajuste e seleção de modelos para os dados de distribuição de área basal (m^2) entre as espécies, na comunidade com $\text{DAP} \geq 25$ cm. AIC é o Critério de Informação de Akaike, ΔAIC é a diferença de AIC do melhor modelo para os demais, sendo o melhor modelo destacado em negrito.

Ano	modelo	Controle		EIR		EC	
		AIC	ΔAIC	AIC	ΔAIC	AIC	ΔAIC
1993	Lognormal	420.3	0	420.3	0	415.9	0
	Weibull	441.2	20.9	439.5	19.1	429.9	14
	Gamma	454.2	33.9	453	32.7	440.9	25
1994	Lognormal	422.7	0	366.8	0	331.4	0
	Weibull	443.2	20.5	390	23.2	353.6	22.2
	Gamma	456.2	33.5	405.6	38.8	366.7	35.4
1998	Lognormal	429	0	401.8	0	343.9	0
	Weibull	449.1	20.1	425.9	24.1	365.7	21.7
	Gamma	461.9	32.9	441.5	39.7	379	35
2000	Lognormal	426.1	0	415.4	0	343.9	0
	Weibull	447.1	21	439.7	24.3	365.1	21.2
	Gamma	460.2	34.1	455.7	40.3	378.6	34.7
2006	Lognormal	433.1	0	481.6	0	371.2	0
	Weibull	452.5	19.4	514	32.4	391.8	20.6
	Gamma	465.5	32.3	534.4	52.8	405.6	34.5
2009	Lognormal	443.7	0	508.6	0	379.5	0
	Weibull	461.1	17.4	542.6	34	401.3	21.8
	Gamma	473.1	29.5	563.4	54.8	416	36.5

A distribuição teórica da área basal entre as espécies é apresentada na figura 3.2 e no material suplementar. O modelo Lognormal forneceu descrições razoáveis para estes dados com bom ajuste para todos os tratamentos e em todas as ocasiões. Esta figura nos traz as espécies ordenadas por ordem de área basal (da maior para a menor). A área Controle foi mais estável que as áreas onde houve exploração. Podemos ver no tratamento EIR, que a linha da última medição (2009) se moveu para a direita do gráfico, indicando

que as espécies aumentaram de área basal. No tratamento EC a linha da última medição ainda não retornou ao que era antes da exploração para as espécies de maior área basal ($>2\text{m}^2$). As estimativas dos parâmetros μ e σ^2 da distribuição Lognormal tiveram uma queda após exploração, mas voltaram a aumentar ao longo do tempo, conforme figura 3.3.

Figura 3.2. Ranking de área basal das espécies

Figura 3.3. Estimativas dos parâmetros μ (a) e σ (b) da distribuição Lognormal (distribuição de área basal entre as espécies) ao longo do tempo (anos), o ano 0 é 1993 (imediatamente antes da exploração). Comunidade com $\text{DAP} \geq 25\text{cm}$.

Essa pequena mudança nas curvas da distribuição de área basal entre as espécies é refletida nas estimativas dos parâmetros da distribuição Lognormal, figura 3.4. A região de log-verossimilhança da área Controle é mais estável que das áreas onde houve exploração, principalmente se olharmos para antes e imediatamente após a exploração (1993 e 1994), na área Controle essas regiões foram totalmente sobrepostas. No entanto essas pequenas mudanças não foram suficientes para ser consideradas estatisticamente relevantes, pois considerando o limite de $\log(8)$ ou 2.07, essas regiões ainda são sobrepostas.

Figura 3.4. Região de log-verossimilhança dos parâmetros da distribuição Lognormal, considerando os dados de $DAP \geq 25\text{cm}$.

Considerando esse limite de inclusão de $DAP \geq 25\text{cm}$, no tratamento EIR tivemos redução de 16,1% da área basal após exploração, enquanto no tratamento EC tivemos redução de 26,8% de área basal, figura 3.5. Nesta figura, cada ponto representa uma espécie, se a área basal da espécie é exatamente a mesma em 1993 e 1994, a espécie estará na linha 0-1, se abaixo dessa linha, a espécie diminui sua área basal. Nas áreas onde houve o manejo quase todas as espécies estão abaixo dessa linha, ou seja, tiveram a área basal diminuída.

Figura 3.5. Área basal (m^2) de cada espécie em 1993 (antes da exploração) contra 1994 (depois da exploração) considerando os dados de $DAP \geq 25\text{cm}$. ρ é a correlação. Em preto as espécies de interesse comercial e em cinza as espécies sem interesse comercial.

Durante o manejo, foram explorados os indivíduos das espécies comerciais com DAP mínimo de 45 cm. A colheita de uma única árvore grande tem um impacto muito maior na área basal da floresta (e da espécie) do que a retirada de um único indivíduo sobre o número de árvores da floresta (ou da espécie). Isso resulta que, embora todas as espécies tiveram a área basal diminuída, as espécies comerciais exploradas tiveram essa redução de área basal mais acentuada. Quando consideramos número de indivíduos por espécie,

os valores relativos (em relação a toda a comunidade) não têm mudanças relevantes, mas a área basal sim. Portanto já temos mudanças na correlação ρ imediatamente após a exploração, conforme figura 3.5. A correlação apresenta tendência de diminuir ao longo do tempo, conforme tabela 3.2.

Tabela 3.2. Correlação ρ , comparando área basal de cada espécie em 1993 (antes da exploração) com as outras medições.

Ano	CONTROLE	EIR	EC
1994	1	0.98	0.95
1998	1	0.98	0.94
2000	0.99	0.98	0.94
2006	0.98	0.96	0.93
2009	0.97	0.94	0.91

Na figura 3.6 podemos ver a área basal de cada espécie na última medição em 2009, contra antes da exploração (1993). A dispersão dos pontos nas áreas onde houve manejo é maior que na área Controle, principalmente se considerarmos as espécies de maior área basal ($>2\text{m}^2$), refletindo nas mudanças da correlação, o que indica que algumas espécies tiveram a área basal alterada. Conforme já visto na figura 3.1, na área de EIR tivemos aumento da área basal na última medição (2009), e esse aumento foi para muitas espécies, pois grande parte delas estão acima da linha 0-1 na figura 3.6.

Figura 3.6. Área basal (m^2) de cada espécie em 1993 (antes da exploração) contra 2009 considerando os dados de $\text{DAP} \geq 25\text{cm}$. ρ é a correlação. Em preto as espécies de interesse comercial e em cinza as espécies sem interesse comercial.

Na figura 3.7 exploramos a relação área basal x abundância, cada ponto representa uma espécie, com o valor de área basal (m^2) e número de indivíduos, imediatamente antes da exploração (1993), imediatamente após exploração (1994) e na última medição 2009. O padrão aproximadamente triangular foi encontrado (HENDERSON and MAGURRAN, 2010). No entanto não foi possível identificar mudanças relevantes nesses gráficos.

Figura 3.7. Área basal (m^2) e abundância de cada espécie em escala logarítmica. Em preto as espécies de interesse comercial em cinza as sem interesse comercial.

A figura 3.8 traz o de número de espécies por classe de diâmetro e número de indivíduos por classe de diâmetro, antes da exploração (1993), imediatamente após a exploração (1994) e na última medição (2009). O que nos chama atenção é que não há recuperação de número de indivíduos nem número de espécies na última classe de diâmetro (>90 cm), ou seja indivíduos de grande porte.

Figura 3.8. Número de espécies e Número de indivíduos por classe diamétrica, considerando os dados da comunidade de $DAP \geq 25\text{cm}$

Comunidade com $DAP \geq 10\text{cm}$

A figura 3.9a nos traz informações sobre a área basal (m^2) dos tratamentos ao longo do tempo. Podemos ver que imediatamente após a exploração houve queda da área basal nas áreas onde teve manejo (EIR e EC). A área basal aumentou ao longo do tempo nesses tratamentos, mas não chegou a alcançar os valores de antes da exploração, o tratamento Controle manteve-se estável ao longo deste período de 16 anos. Foi observado o mesmo padrão para riqueza (número de espécies), conforme figura 3.9b.

Figura 3.9. (a) Área basal ($\text{m}^2 \cdot \text{ha}^{-1}$) da comunidade com $DAP \geq 10\text{ cm}$ ao longo do tempo (anos), o ano 0 é 1993 (imediatamente antes da exploração). (b) Número de espécies.

A melhor distribuição para descrever os dados da distribuição de área basal entre as espécies, em todos os três tratamentos, foi a distribuição Lognormal, de acordo com o Critério de Informação de Akaike (AIC), tabela 3.3. A distribuição Lognormal foi considerada como apresentando bom ajuste aos dados (ver material suplementar).

Tabela 3.3. Ajuste e seleção de modelos para os dados de distribuição de área basal (m^2) entre as espécies, na comunidade com $\text{DAP} \geq 10\text{cm}$. AIC é o Critério de Informação de Akaike, ΔAIC é a diferença de AIC do melhor modelo para os demais, sendo o melhor modelo destacado em negrito.

Ano	modelo	Controle		EIR		EC	
		AIC	ΔAIC	AIC	ΔAIC	AIC	ΔAIC
1993	Lognormal	78	0	72.2	0	144.1	0
	Weibull	99.1	21.2	82.1	9.9	149.6	5.4
	Gamma	111.6	33.6	90.7	18.5	158.8	14.7
1994	Lognormal	79.2	0	15.4	0	79.2	0
	Weibull	99.3	20	30.8	15.3	88.6	9.4
	Gamma	111.2	32	40.8	25.4	98.6	19.4
1998	Lognormal	87.9	0	39.5	0	84.5	0
	Weibull	109.7	21.8	56	16.5	95.6	11.1
	Gamma	121.1	33.2	65.7	26.3	105.7	21.1
2000	Lognormal	86.5	0	43.4	0	88.7	0
	Weibull	104.2	17.7	57.6	14.2	99.7	11
	Gamma	116.3	29.8	67.7	24.3	110.3	21.6
2006	Lognormal	48.2	0	54.1	0	71.6	0
	Weibull	67.5	19.2	66.8	12.7	83	11.5
	Gamma	80.3	32.1	76.7	22.6	94.9	23.4
2009	Lognormal	74.4	0	70.5	0	79.2	0
	Weibull	91.7	17.3	80.4	9.9	89.8	10.6
	Gamma	104	29.5	90	19.5	102.5	23.3

A distribuição teórica da área basal entre as espécies é apresentada na figura 3.10 e no material suplementar. O modelo Lognormal forneceu descrições razoáveis para estes dados com bom ajuste para todos os tratamentos e em todas as ocasiões. Esta figura nos traz as espécies ordenadas por ordem de área basal (da maior para a menor). A área Controle foi mais estável que as áreas onde houve exploração. No tratamento EC a linha da última medição ainda não chegou aos valores de antes da exploração, para as espécies de maior área basal ($>0,5\text{m}^2$). As estimativas dos parâmetros μ e σ^2 da distribuição Lognormal tiveram uma queda após exploração, mas voltaram a aumentar ao longo do tempo, conforme figura 3.11.

Figura 3.10. Ranking de área basal das espécies

Figura 3.11. Estimativas dos parâmetros μ (a) e σ (b) da distribuição Lognormal (distribuição de área basal entre as espécies) ao longo do tempo (anos), o ano 0 é 1993 (imediatamente antes da exploração). Comunidade com $DAP \geq 10\text{cm}$.

Essa pequena mudança nas curvas da distribuição de área basal entre as espécies é refletida nas estimativas dos parâmetros da distribuição Lognormal 3.12. A região de log-verossimilhança da área Controle é mais estável que das áreas onde houve exploração, principalmente se olharmos para antes e imediatamente após a exploração (1993 e 1994), na área Controle essas regiões foram totalmente sobrepostas. No entanto essas pequenas mudanças não foram suficientes para ser consideradas estatisticamente relevantes, pois considerando o limite de $\log(8)$ ou 2.07, essas regiões são sobrepostas.

Figura 3.12. Região de log-verossimilhança dos parâmetros da distribuição Lognormal, considerando os dados de $DAP \geq 10\text{cm}$.

Considerando este limite de inclusão de $DAP \geq 10\text{cm}$, no tratamento EIR tivemos redução de 21,1% da área basal após exploração, enquanto no tratamento EC tivemos redução de 25,5% de área basal, figura 3.13. Nesta figura, cada ponto representa uma espécie, se a área basal da espécie é exatamente a mesma em 1993 e 1994, a espécie estará na linha 0-1, se abaixo dessa linha, a espécie diminui sua área basal. Nas áreas onde houve o manejo quase todas as espécies estão abaixo dessa linha, ou seja, tiveram a área basal diminuída.

Figura 3.13. Área basal (m^2) de cada espécie em 1993 (antes da exploração) contra 1994 (depois da exploração) considerando os dados de $\text{DAP} \geq 10\text{cm}$. ρ é a correlação. Em preto as espécies de interesse comercial e em cinza as espécies sem interesse comercial.

Conforme apresentado para os dados de $\text{DAP} \geq 25\text{ cm}$, o corte de uma única árvore grande tem um impacto muito maior na área basal da floresta (e da espécie) do que a retirada de um único indivíduo sobre o número de árvores da floresta (ou da espécie). Isso resulta que, embora todas as espécies tiveram a área basal diminuída, as espécies comerciais exploradas tiveram essa redução de área basal mais acentuada, portanto já temos mudanças na correlação ρ imediatamente após a exploração, conforme figura 3.13. A correlação apresenta tendência de diminuir ao longo do tempo, conforme tabela 3.4.

Tabela 3.4. Correlação ρ , comparando os dados de 1993 (antes da exploração) com as outras medições.

Ano	CONTROLE	EIR	EC
1994	1	0.96	0.95
1998	1	0.96	0.95
2000	0.99	0.96	0.94
2006	0.94	0.91	0.87
2009	0.94	0.88	0.83

Na figura 3.14 podemos ver a área basal de cada espécie na última medição em 2009, contra antes da exploração (1993). A dispersão dos pontos nas áreas onde houve manejo é maior que na área Controle, refletindo nos menores valores de correlação (ρ). Isso indica que espécies com baixa área basal estão se tornando dominantes, enquanto espécies antes dominantes, estão apresentando baixa área basal. Nessa figura são destacadas as espécies *Cecropia obtusa* Trécul e *Cecropia* sp., que passaram de espécies com baixa área basal, para as de maior valor nos tratamentos EIR e EC.

Figura 3.14. Área basal (m^2) de cada espécie em 1993 (antes da exploração) contra 2009, considerando os dados de $\text{DAP} \geq 10\text{cm}$. ρ é a correlação. Em preto as espécies de interesse comercial e em cinza as espécies sem interesse comercial. São destacadas as espécies *Cecropia obtusa* e *Cecropia* em *

Na figura 3.15 cada ponto representa uma espécie, com o valor de área basal (m^2) e número de indivíduos, imediatamente antes da exploração (1993), imediatamente após exploração (1994) e na última medição 2009. Em termos de comunidade não é possível identificar mudanças relevantes nesses gráficos. Mas se olharmos especificamente para algumas populações vemos que ocorre uma substituição. Apenas para exemplificar, destacamos na área de EC a espécie explorada *Manilkara elata*. Essa espécie se encontrava no canto superior direito do gráfico antes da exploração, que reduziu tanto o número de indivíduos (46%) como a área basal (70%), não voltando ao valor inicial mesmo 16 anos após a exploração. Por outro lado, populações das espécies *Cecropia obtusa* e *Cecropia* sp também destacadas em negrito, nas áreas exploradas (EIR e EC) passaram de espécies raras (em termos de número de indivíduos e área basal), para as espécies dominantes (em número de indivíduos e área basal) na última medição.

Figura 3.15. Área basal (m^2) e abundância de cada espécie em escala logarítmica. Em preto as espécies de interesse comercial e em cinza as sem interesse comercial. São destacadas as espécies *Cecropia obtusa* e *Cecropia* em * e a espécie *Manilkara elata* em ♦

A figura 3.16 traz o número de espécies por classe de diâmetro e número de indivíduos por classe de diâmetro, antes da exploração (1993), imediatamente após a exploração (1994) e na última medição (2009). O que nos chama atenção é que não há recuperação de número de indivíduos nem número de espécies na última classe de diâmetro (>57 cm), ou seja indivíduos de grande porte. Para as menores classes de diâmetro, o

número de indivíduos é maior na última medição de 2009, que antes da exploração (1993).

Controle

Exploração de Impacto Reduzido

Exploração Convencional

Figura 3.16. Número de espécies e Número de indivíduos por classe diamétrica, considerando os dados da comunidade de $DAP \geq 10\text{cm}$

A simulação da retirada aleatória de 15%, 25% e 50% dos indivíduos revelou que a distribuição da área basal entre as espécies continuaria similar, com o parâmetro de

correlação se alterando apenas na maior intensidade (50% dos indivíduos). Apresentamos uma das simulações na figura 3.17. Se a retirada de indivíduos fosse aleatória, não esperaríamos que espécies com elevada área basal diminuíssem suas áreas basais mais que o restante da comunidade diminuiu, que foi a situação encontrada para os dados reais em 1994 (figuras 3.5 e 3.13). No manejo são focados os indivíduos das espécies de interesse comercial, com diâmetro mínimo de 45 cm. O corte de uma única árvore grande tem um impacto muito maior na área basal da floresta (e da espécie) do que a retirada de um único indivíduo sobre o número de árvores da floresta (ou da espécie).

Figura 3.17. Área basal (m^2) de cada espécie em 1993 (antes da exploração) contra indivíduos sobreviventes simulados, considerando os dados de $\text{DAP} \geq 10\text{cm}$. ρ é a correlação.

3.6 Discussão

A distribuição de área basal entre as espécies (DABE) é uma ferramenta ainda pouco explorada, mas muito promissora, pois tem um significado quantitativo com interpretação biológica. Desconsiderando composição de espécies, não encontramos mudanças estatisticamente relevantes na DABE, quase duas décadas após a exploração florestal. Por outro lado, se considerarmos composição e área basal, vimos espécies que antes ocupavam pouco espaço, em termos de área basal, passarem e ter maior dominância, como as pioneiras do gênero *Cecropia*, ocupando o espaço deixado pela queda dos indivíduos de grande porte das espécies exploradas. Esses fatos são constatados nos menores valores de correlação entre os períodos de medição e através de análises gráficas que consideram simultaneamente número de indivíduos e área basal. É difícil prever em longo prazo as consequências do manejo florestal para as comunidades arbóreas, pois os primeiros indícios começam a aparecer somente algumas décadas após a exploração. Existem vários aspectos que devem ser abordados quando falamos de diversidade de comunidades, principalmente considerando as árvores, organismos sésseis com ciclo de vida longo, então algumas considerações em nível de populações podem ser necessárias. Dessa forma, assim como apresentado no capítulo anterior, a falta de evidência do efeito do manejo na

organização de comunidades arbóreas deve ser interpretada com cautela.

A área basal é uma medida muito mais simples de ser obtida que biomassa ou volume em inventários florestais e é relacionada à capacidade de utilização de recursos pelas espécies. A distribuição de área basal entre espécies arbóreas é uma ferramenta com enorme potencial e ainda pouco utilizada em ecologia florestal. Assim como para outras medidas de abundância tomadas de comunidades biológicas, a área basal também foi bem descrita pela distribuição lognormal. É argumentado que a lognormal seria a distribuição mais comum para comunidades naturais, e seria revelada mesmo para pequenas amostras considerando-se como medida de abundância a biomassa ou outra medida indireta de uso de recursos, enquanto a DAE do número de indivíduos é truncada para pequenas amostras (CONNOLLY *et al.*, 2005; MORLON *et al.*, 2009; WILLIAMSON, 2010). Essas outras medidas que não número de indivíduos seriam mais diretamente relacionadas com a partilha de recursos entre as espécies (MAGURRAN, 2013). No entanto CONDÉ (2012) argumenta que a melhor medida (biomassa ou abundância) vai depender do conjunto de dados e do modelo utilizados. No contexto do presente trabalho, a escolha da área basal se justifica, pois estamos falando da morte de indivíduos de grande porte de algumas espécies e a morte accidental de outros indivíduos. A retirada de um indivíduo de grande porte tem mais impacto na área basal da população que no número de indivíduos.

Desconsiderando a identidade das espécies, vimos que a distribuição de área basal entre as espécies ao longo do tempo foi mais estável na Área Controle que nas áreas onde houve manejo (EIR e EC) para ambos limites de inclusão de DAP, no entanto essa diferença não foi considerada estatisticamente relevante. Mudanças na distribuição de abundância entre espécies foram relacionadas à distúrbios (DORNELAS *et al.*, 2011; MATTHEWS and WHITTAKER, 2015). É argumentado que os gráficos da DAE seriam mais sensíveis para medir mudanças na estrutura de comunidades, mostrando mudanças nos padrões de dominância, que índices como Shannon e métodos de rarefação, sendo assim um método simples e robusto de avaliar essas mudanças (GRAY *et al.*, 1979; MCGILL, 2011). A DAE vem sendo utilizada para descrever mudanças na organização de comunidades submetidas à poluição e outros tipos de distúrbios e para avaliar como a complexidade do ambiente que a comunidade se insere influencia essa organização. No entanto, a maioria dos trabalhos consideram organismos de ciclo de vida curto, como comunidades de bentos (GRAY *et al.*, 1979; GRAY and MIRZA, 1979; LAMBSHEAD *et al.*, 1983; WARWICK, 1986), comunidades de insetos (HÅGVAR, 1994; HILL *et al.*, 1995; NUMMELIN, 1998; MOUILLOT and LEPRETRE, 2000; BELLIER *et al.*, 2014) e outros tipos de invertebrados (SYREK *et al.*, 2006; TANG *et al.*, 2010; KIM *et al.*, 2013), plantas herbáceas (NUMMELIN, 1998; DORNELAS *et al.*, 2009), aves (RODRIGUES, 2011) e roedores (THIBAUT *et al.*, 2004). Em quase todos os trabalhos citados foram encontradas mudanças na DAE, e com exceção de WARWICK (1986) e THIBAUT *et al.* (2004), a medida de abundância considerada era o número de indivíduos. Trabalhos que usaram outras medidas de abundância que não o

número de indivíduos focaram em aspectos teóricos e estatísticos da DAE (PAGEL *et al.*, 1991; CONNOLLY *et al.*, 2005; MCGILL *et al.*, 2007; MORLON *et al.*, 2009; WILLIAMSON, 2010; HENDERSON and MAGURRAN, 2010; ANDERSON *et al.*, 2012; CONDÉ, 2012).

Quando consideramos a identidade das espécies, vimos algumas antes com baixa área basal se tornando dominantes, e 16 anos depois, as que foram exploradas não recuperaram o valor anterior à exploração, fato que foi refletido em menores valores de correlação. Como no capítulo anterior que discutimos DAE para número de indivíduos, as espécies pioneiras do gênero *Cecropia* se tornaram as espécies de maior área basal, nas áreas onde houve manejo (EIR e EC). Já é bem conhecido que essas pioneiras ocupam as clareiras abertas devido a exploração nas primeiras décadas, e que 16 anos após a intervenção ainda não é tempo suficiente para as espécies exploradas recuperarem sua área basal (SOUSA, 1984; SILVA *et al.*, 1995; COATES and BURTON, 1997; D'OLIVEIRA, 2000; PUTZ *et al.*, 2001; PEREIRA *et al.*, 2002; VIDAL, 2004; PUTZ *et al.*, 2008; CASTRO, 2012; WEST *et al.*, 2014; VIDAL *et al.*, 2016; DE CARVALHO *et al.*, 2017). Distúrbios mudam a identidade das espécies dominantes (GRAY *et al.*, 1979; OLIVER, 1980), nosso ponto é a necessidade de algum método sensível o suficiente para detectar esse fato em nível de comunidade.

Embora poucas mudanças relacionadas ao número de indivíduos por espécie tenham sido detectadas, estruturalmente as comunidades sofreram alterações. Através dos gráficos área basal x abundância, discriminando as espécies que foram exploradas e as pioneiras do gênero *Cecropia*, vimos as mudanças começarem a ficar evidentes na última medição (2009). O espaço deixado pela queda dos indivíduos de grande porte foi ocupado pelos indivíduos das espécies de crescimento rápido. Estudos que consideram a resposta de comunidades biológicas a distúrbios através da quantificação simultânea de indivíduos e outra medida de abundância são raros (PAGEL *et al.*, 1991; MCGILL *et al.*, 2007; HENDERSON and MAGURRAN, 2010; MAGURRAN *et al.*, 2011; ANDERSON *et al.*, 2012).

O número de indivíduos e espécies nas menores classes de diâmetro é maior na última medição (2009) que antes da exploração em 1993, para ambos os limites de inclusão ($DAP \geq 25\text{cm}$ e $DAP \geq 10\text{cm}$) nas áreas exploradas. Esse é um fato já bem conhecido e descrito, com o corte de algumas árvores temos a liberação de recursos, como espaço, luz e nutrientes, o que permite maior crescimento dos indivíduos remanescentes, principalmente nas menores classes de diâmetro, e estabelecimento de novos indivíduos (SOUSA, 1984; BRAZ *et al.*, 2015). Esses seriam os indivíduos “ingressantes”, como chamamos no capítulo anterior, indivíduos que não foram medidos em 1993, ou por não estarem presentes ou por não terem alcançado o limite de inclusão de DAP. No entanto, de acordo com o parâmetro ρ de correlação da distribuição poisson lognormal bivariada apresentado no capítulo anterior, essa comunidade de ingressantes nas áreas submetidas à exploração (EIR e EC) é menos similar à antes da exploração que a área Controle, em termos de

composição de espécies e abundância relativa de cada espécie (ENGLEN *et al.*, 2002, 2008, 2011; GRÖTAN *et al.*, 2012; SÆTHER *et al.*, 2013), e geralmente essas espécies não são as de interesse comercial (VERISSIMO *et al.*, 1995; CASTRO, 2016).

Considerando as maiores classe de diâmetro, o número de árvores e espécies diminuiu após a exploração e mesmo depois de 16 anos ainda não se recuperou totalmente. Os indivíduos de grande porte são geralmente as árvores reprodutivas da população e também responsáveis pela diversidade genética da floresta (UHL *et al.*, 1996; MARTINI *et al.*, 1998; ANDRÉ, 2005), sendo assim, é difícil prever a longo prazo o efeito desses distúrbios. Para a presente área de estudo, CASTRO (2012) trabalhou com matrizes de transição para modelar a distribuição de diâmetro ao longo do tempo, encontrando que na EIR a resiliência da floresta para recuperar a estrutura diamétrica é maior que na EC, embora ainda assim o ciclo de corte deveria ser aumentado para recuperação do volume comercial, ou seja, os grandes indivíduos. Existem outros trabalhos muito mais complexos que abordam o tema distribuição de diâmetro em áreas submetidas ao manejo florestal (VASCONCELOS *et al.*, 2009; CASTRO, 2012; CUNHA *et al.*, 2012; BRAZ *et al.*, 2015; MACHADO *et al.*, 2017), não foi nosso objetivo analisar profundamente este aspecto da comunidade.

Em nosso trabalho o menor limite de inclusão de DAP foi 10 cm e temos menos de duas décadas de monitoramento, então os indivíduos ingressantes que não estavam presentes antes da exploração são na maioria espécies de rápido crescimento. O processo de regeneração de muitas das espécies de ciclo longo é desconhecido, geralmente o número de regenerantes de espécies de interesse comercial é muito pequeno (VERISSIMO *et al.*, 1992). Na prática, para algumas dessas espécies, essa regeneração chega ser inexistente, ainda existindo muitas outras barreiras antes do indivíduo se tornar estabelecido na floresta, como predação e falta de luz, visto que muitas das espécies de interesse comercial são intolerantes à sombra quando jovens (GROGAN and GALVÃO, 2006).

Em nível de populações, as características que permitem uma espécie resistir aos impactos da exploração madeireira estão ligadas à sua capacidade de dispersão, abundância na regeneração natural, capacidade de crescimento rápido, capacidade de rebrota, abundância de árvores adultas e resistência a incêndios (MARTINI *et al.*, 1998). Em um estudo na município de Tailândia, também no estado do Pará, foi encontrado apenas um indivíduo de maçaranduba (*Manilkara* sp.) regenerando nas clareiras abertas devido a exploração, embora tenha sido a espécie com maior número de indivíduos explorados (UHL *et al.*, 1991). No tratamento EC do nosso estudo, considerando o limite de $DAP \geq 10$ cm, a maçaranduba teve redução de 46% dos indivíduos e 70% da área basal, e esses valores não aumentaram na última medição de 2009. Em um estudo sobre o mogno (*Swietenia macrophylla*), que é uma espécie ameaçada, foram encontradas mudanças na estrutura diamétrica da população após o manejo e ausência de regeneração natural (GROGAN and GALVÃO, 2006).

Diante do apresentado, os impactos da exploração madeireira são mais evidentes

em nível de populações do que quando consideramos todas as espécies juntas. No entanto, o fato do distúrbio não ser detectado em nível da comunidade não significa que não está afetando a organização desta. O método pode não ser sensível o bastante para detectar essas alterações (GRAY and MIRZA, 1979), ou o tempo de estudo insuficiente para revelar as mudanças na comunidade (OLIVER, 1980; SOUSA, 1984; THIBAUT *et al.*, 2004). Para comunidades arbóreas, temos que lembrar que os estudos são feitos em parcelas permanentes, ou seja os mesmos indivíduos mensurados várias vezes ao longo do tempo, sendo que a comunidade amostrada é intimamente ligada ao limite de inclusão de DAP, então respostas a distúrbios em nível de comunidades são mais difíceis de serem detectadas.

A distribuição de área basal entre as espécies (DABE) é uma ferramenta ainda pouco utilizada dentro de ecologia florestal, mas possui enorme potencial, refletindo como as espécies partilham recursos. Não existem evidências que a DABE é alterada nas primeiras décadas após a exploração madeireira. No entanto, quando consideramos a identidade das espécies, é possível observar que o espaço deixado pela retirada de grandes indivíduos das espécies comerciais é ocupado por indivíduos de espécies de rápido crescimento. Tal fato é constatado através da diminuição da correlação entre os períodos de medição e nos gráficos área basal x abundância. A interpretação do efeito de distúrbios em comunidades arbóreas deve ser feita com cautela, a detecção desses efeitos é feita quando passados alguns anos de intervenção e quando abordados diferentes aspectos da organização de comunidades.

Referências

- ANDERSON, B. J.; CHIARUCCI, A.; WILLIAMSON, M. How differences in plant abundance measures produce different species-abundance distributions. *Methods in Ecology and Evolution*, Wiley Online Library, v. 3, n. 5, p. 783–786, 2012.
- ANDRÉ, T. J. d. C. *Fluxo gênico e diversidade genética em uma população manejada de mogno (Swietenia macrophylla King, Meliaceae) na Amazônia Oriental*. Dissertação (Mestrado) — Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, 2005.
- BARRETO, P. et al. Costs and benefits of forest management for timber production in eastern amazonia. *Forest ecology and management*, Elsevier, v. 108, n. 1, p. 9–26, 1998.
- BATISTA, J.; COUTO, H. d.; FILHO, D. d. S. *Quantificação de recursos florestais: árvores, arvoredos e florestas*. [S.l.]: São Paulo: Oficina de Textos, 2014.
- BATISTA, J. L. F. *Biometria Florestal segundo o Axioma da Verossimilhança Com Aplicações em Mensuração Florestal*. Tese (livre docência) — Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz”, 2014.
- BELLIER, E. et al. Distance decay of similarity, effects of environmental noise and ecological heterogeneity among species in the spatio-temporal dynamics of a dispersal-limited community. *Ecography*, Wiley Online Library, v. 37, n. 2, p. 172–182, 2014.
- BOLKER, B. M. *Ecological models and data in R*. [S.l.]: Princeton University Press, 2008.
- BRAZ, E. M. et al. Critérios para a sustentabilidade do segundo ciclo em floresta amazônica. *Pesquisa Florestal Brasileira*, v. 35, n. 83, p. 209–225, 2015.
- BURNHAM, K. P.; ANDERSON, D. R. Kullback-leibler information as a basis for strong inference in ecological studies. *Wildlife research*, CSIRO, v. 28, n. 2, p. 111–119, 2001.
- CANNON, C. H.; PEART, D. R.; LEIGHTON, M. Tree species diversity in commercially logged bornean rainforest. *Science*, American Association for the Advancement of Science, v. 281, n. 5381, p. 1366–1368, 1998.
- CARVALHO, A. L. de et al. Natural regeneration of trees in selectively logged forest in western amazonia. *Forest Ecology and Management*, Elsevier, v. 392, p. 36–44, 2017.
- CASTRO, T. N. d. *Comparação de diferentes formas de colheita florestal na Amazônia brasileira através da modelagem da produção e do crescimento*. Dissertação (Mestrado) — Escola Superior de Agricultura Luiz de Queiroz, Universidade de São Paulo, 2012.
- CASTRO, T. N. d. *Modelagem do crescimento e produção aplicado ao manejo florestal na Amazônia brasileira*. Tese (Doutorado) — Universidade de São Paulo, 2016.
- COATES, K. D.; BURTON, P. J. A gap-based approach for development of silvicultural systems to address ecosystem management objectives. *Forest Ecology and Management*, Elsevier, v. 99, n. 3, p. 337–354, 1997.
- COLPINI, C. et al. Efeito da exploração na riqueza florística e diversidade em uma floresta ecotonal da região norte mato-grossense. *Floresta*, v. 41, n. 2, 2011.

- CONDÉ, P. A. *Modelos teóricos de distribuição de abundância das espécies para caracterização da diversidade biológica e a utilização de diferentes medidas de abundância*. Tese (Doutorado) — Universidade de São Paulo, 2012.
- CONNOLLY, S. R. et al. Community structure of corals and reef fishes at multiple scales. *Science*, American Association for the Advancement of Science, v. 309, n. 5739, p. 1363–1365, 2005.
- CUNHA, U. S. d. et al. Diameter structure and phytosociological frequency of a terra firme? amazon forest, before and after selective cutting. Fundação de Pesquisas Florestais do Paraná, 2012.
- DARRIGO, M. R.; VENTICINQUE, E. M.; SANTOS, F. A. M. dos. Effects of reduced impact logging on the forest regeneration in the central amazonia. *Forest Ecology and Management*, Elsevier, v. 360, p. 52–59, 2016.
- D'OLIVEIRA, M. V. Artificial regeneration in gaps and skidding trails after mechanised forest exploitation in acre, brazil. *Forest ecology and management*, Elsevier, v. 127, n. 1, p. 67–76, 2000.
- DORNELAS, M. et al. Species abundance distributions reveal environmental heterogeneity in modified landscapes. *Journal of Applied Ecology*, Wiley Online Library, v. 46, n. 3, p. 666–672, 2009.
- DORNELAS, M.; SOYKAN, C. U.; UGLAND, K. I. Biodiversity and disturbance. In: MAGURRAN, A. E.; MCGILL, B. J. (Ed.). *Biological diversity: frontiers in measurement and assessment*. Oxford: Oxford University Press, 2011. cap. 17, p. 237–251.
- ENGEL, S.; GRÖTAN, V.; SÆTHER, B.-E. Estimating similarity of communities: a parametric approach to spatio-temporal analysis of species diversity. *Ecography*, Wiley Online Library, v. 34, n. 2, p. 220–231, 2011.
- ENGEL, S. et al. Analyzing spatial structure of communities using the two-dimensional poisson lognormal species abundance model. *The American Naturalist*, JSTOR, v. 160, n. 1, p. 60–73, 2002.
- ENGEL, S. et al. Assessment of species diversity from species abundance distributions at different localities. *Oikos*, Wiley Online Library, v. 117, n. 5, p. 738–748, 2008.
- ESPADA, A. L. V. et al. *Manejo Florestal e Exploração de Impacto Reduzido em Florestas Naturais de Produção da Amazônia*. [S.l.], 2003.
- FISHER, R. A.; CORBET, A. S.; WILLIAMS, C. B. The relation between the number of species and the number of individuals in a random sample of an animal population. *The Journal of Animal Ecology*, JSTOR, p. 42–58, 1943.
- FRANCEZ, L. M. de B. et al. Efeito de duas intensidades de colheita de madeira na estrutura de uma floresta natural na região de paragominas, para. *Acta Amazonica*, v. 39, n. 4, 2009.
- FRANCEZ, L. M. de B.; CARVALHO J. O. P., J. O. P. de; SILVA, F. C. da. Mudanças ocorridas na composição florística em decorrência da exploração florestal em uma área de floresta de terra firme na região de paragominas, pa. *Acta Amazonica*, SciELO Brasil, v. 37, n. 2, 2007.
- GRAY, J. et al. Pollution-induced changes in populations [and discussion]. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, The Royal Society, v. 286, n. 1015, p. 545–561, 1979.

- GRAY, J. S.; MIRZA, F. B. A possible method for the detection of pollution-induced disturbance on marine benthic communities. *Marine Pollution Bulletin*, Elsevier, v. 10, n. 5, p. 142–146, 1979.
- GROGAN, J.; GALVÃO, J. Factors limiting post-logging seedling regeneration by big-leaf mahogany (*swietenia macrophylla*) in southeastern amazonia, brazil, and implications for sustainable management1. *Biotropica*, Wiley Online Library, v. 38, n. 2, p. 219–228, 2006.
- GRØTAN, V. et al. Seasonal cycles of species diversity and similarity in a tropical butterfly community. *Journal of Animal Ecology*, Wiley Online Library, v. 81, n. 3, p. 714–723, 2012.
- HÅGVAR, S. Log-normal distribution of dominance as an indicator of stressed soil microarthropod communities? *Acta Zoologica Fennica*, n. 195, p. 71–80, 1994.
- HENDERSON, P. A.; MAGURRAN, A. E. Linking species abundance distributions in numerical abundance and biomass through simple assumptions about community structure. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, The Royal Society, p. rspb20092189, 2010.
- HILL, J. et al. Effects of selective logging on tropical forest butterflies on buru, indonesia. *Journal of Applied Ecology*, JSTOR, p. 754–760, 1995.
- HIRAI, E. H. et al. Efeito da exploração florestal de impacto reduzido sobre a regeneração natural em uma floresta densa de terra firme no município de paragominas na amazônia brasileira. *Scientia Forestalis, Piracicaba*, v. 40, p. 306–315, 2012.
- HOMES, T. et al. *Custos e benefícios financeiros da exploração florestal de impacto reduzido em comparação à exploração florestal convencional na Amazônia Oriental*. [S.l.]: Fundação Floresta Tropical, 2002.
- JOHNS, J. S.; BARRETO, P.; UHL, C. Logging damage during planned and unplanned logging operations in the eastern amazon. *Forest ecology and management*, Elsevier, v. 89, n. 1, p. 59–77, 1996.
- KIM, D.-H.; CHO, W.-S.; CHON, T.-S. Self-organizing map and species abundance distribution of stream benthic macroinvertebrates in revealing community patterns in different seasons. *Ecological informatics*, Elsevier, v. 17, p. 14–29, 2013.
- LAMBSHEAD, P.; PLATT, H.; SHAW, K. The detection of differences among assemblages of marine benthic species based on an assessment of dominance and diversity. *Journal of natural History*, Taylor & Francis, v. 17, n. 6, p. 859–874, 1983.
- LENTINI, M.; PEREIRA, D.; CELENTANO, D. P. *Fatos florestais da Amazônia*. [S.l.]: Imazon, Belém, 2005.
- MACHADO, S. et al. Projeção da estrutura diamétrica de grupos ecológicos em uma floresta ombrófila mista/diametric distribution projection of ecological groups in a mixed tropical forest. *Brazilian Journal of Forestry and Environment*, Instituto de Florestas, UFRRJ, v. 24, p. 0–0, 2017.
- MACPHERSON, A. J. et al. A model for comparing reduced impact logging with conventional logging for an eastern amazonian forest. *Forest ecology and management*, Elsevier, v. 260, n. 11, p. 2002–2011, 2010.
- MAGURRAN, A.; KHACHONPISITSAK, S.; AHMAD, A. Biological diversity of fish communities: pattern and process. *Journal of Fish Biology*, Wiley Online Library, v. 79, n. 6, p. 1393–1412, 2011.
- MAGURRAN, A. E. *Measuring biological diversity*. [S.l.]: John Wiley & Sons, 2013.

- MARTINI, A.; ROSA, N. de A.; UHL, C. *Espécies de árvores potencialmente ameaçadas pela atividade madeireira na Amazônia*. [S.l.]: IMAZON, Instituto do Homem e Meio Ambiente da Amazônia, 1998.
- MATTHEWS, T. J.; WHITTAKER, R. J. Review: On the species abundance distribution in applied ecology and biodiversity management. *Journal of Applied Ecology*, Wiley Online Library, v. 52, n. 2, p. 443–454, 2015.
- MCGILL, B. J. Species abundance distribution. In: MAGURRAN, A. E.; MCGILL, B. J. (Ed.). *Biological diversity: frontiers in measurement and assessment*. Oxford: Oxford University Press, 2011. cap. 9, p. 105–122.
- MCGILL, B. J. et al. Species abundance distributions: moving beyond single prediction theories to integration within an ecological framework. *Ecology letters*, Wiley Online Library, v. 10, n. 10, p. 995–1015, 2007.
- MORLON, H. et al. Taking species abundance distributions beyond individuals. *Ecology Letters*, Wiley Online Library, v. 12, n. 6, p. 488–501, 2009.
- MOUILLOT, D.; LEPRETRE, A. Introduction of relative abundance distribution (rad) indices, estimated from the rank-frequency diagrams (rfd), to assess changes in community diversity. *Environmental monitoring and assessment*, Springer, v. 63, n. 2, p. 279–295, 2000.
- NUMMELIN, M. Log-normal distribution of species abundances is not a universal indicator of rain forest disturbance. *Journal of Applied Ecology*, Wiley Online Library, v. 35, n. 3, p. 454–457, 1998.
- OLIVEIRA, L. C. D. *Efeito da exploração da madeira e de diferentes intensidades de desbastes sobre a dinâmica da vegetação de uma área de 136ha na floresta nacional do Tapajós*. Tese (Doutorado) — Universidade de São Paulo, 2005.
- OLIVER, C. D. Forest development in north america following major disturbances. *Forest ecology and management*, Elsevier, v. 3, p. 153–168, 1980.
- PAGEL, M. D.; HARVEY, P. H.; GODFRAY, H. Species-abundance, biomass, and resource-use distributions. *The American Naturalist*, University of Chicago Press, v. 138, n. 4, p. 836–850, 1991.
- PEREIRA, R. et al. Forest canopy damage and recovery in reduced-impact and conventional selective logging in eastern para, brazil. *Forest Ecology and Management*, Elsevier, v. 168, n. 1, p. 77–89, 2002.
- PRESTON, F. W. The commonness, and rarity, of species. *Ecology*, Eco Soc America, v. 29, n. 3, p. 254–283, 1948.
- PUTZ, F. et al. Reduced-impact logging: challenges and opportunities. *Forest ecology and management*, Elsevier, v. 256, n. 7, p. 1427–1433, 2008.
- PUTZ, F. E. et al. Tropical forest management and conservation of biodiversity: an overview. *Conservation Biology*, JSTOR, p. 7–20, 2001.
- RODRIGUES, R. C. *Uso de modelos de distribuição de abundância na análise da relação entre diversidade de aves e variáveis ambientais e antrópicas*. Dissertação (Mestrado) — Universidade de São Paulo, 2011.
- SABOGAL, C. et al. *Manejo florestal empresarial na Amazônia Brasileira*. [S.l.]: Cifor, 2006.

- SÆTHER, B.-E.; ENGEN, S.; GRØTAN, V. Species diversity and community similarity in fluctuating environments: parametric approaches using species abundance distributions. *Journal of Animal Ecology*, Wiley Online Library, v. 82, n. 4, p. 721–738, 2013.
- SCHULZE, M. et al. How rare is too rare to harvest?: management challenges posed by timber species occurring at low densities in the brazilian amazon. *Forest Ecology and Management*, Elsevier, v. 256, n. 7, p. 1443–1457, 2008.
- 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*, Elsevier, v. 71, n. 3, p. 267–274, 1995.
- SOUSA, W. P. The role of disturbance in natural communities. *Annual review of ecology and systematics*, JSTOR, v. 15, p. 353–391, 1984.
- SYREK, D. et al. Species abundance distribution of collembolan communities in forest soils polluted with heavy metals. *Applied Soil Ecology*, Elsevier, v. 31, n. 3, p. 239–250, 2006.
- TANG, H. et al. Species abundance distribution of benthic chironomids and other macroinvertebrates across different levels of pollution in streams. In: EDP SCIENCES. *Annales de Limnologie-International Journal of Limnology*. [S.l.], 2010. v. 46, n. 1, p. 53–66.
- THIBAUT, K. M.; WHITE, E. P.; ERNEST, S. Temporal dynamics in the structure and composition of a desert rodent community. *Ecology*, Wiley Online Library, v. 85, n. 10, p. 2649–2655, 2004.
- UHL, C. et al. Uma abordagem integrada de pesquisa sobre o manejo dos recursos naturais na amazônia. *A Expansão Madeireira na Amazônia*, p. 143, 1996.
- UHL, C. et al. Social, economic, and ecological consequences of selective logging in an amazon frontier: the case of tailândia. *Forest ecology and management*, Elsevier, v. 46, n. 3, p. 243–273, 1991.
- VALLE, D. et al. Identifying bias in stand-level growth and yield estimations: a case study in eastern brazilian amazonia. *Forest Ecology and Management*, Elsevier, v. 236, n. 2, p. 127–135, 2006.
- VALOIS, A. C. C. Benefícios e estratégias de utilização sustentável da amazônia. In: *Texto para discussão*. [S.l.]: Embrapa Informação Tecnológica, 2003. v. 18.
- VASCONCELOS, S. S.; HIGUCHI, N.; OLIVEIRA, M. V. Projeção da distribuição diamétrica de uma floresta explorada seletivamente na amazônia ocidental. *Acta Amazonica*, Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, v. 39, n. 1, p. 71–80, 2009.
- VERISSIMO, A. et al. Logging impacts and prospects for sustainable forest management in an old amazonian frontier: the case of paragominas. *Forest ecology and management*, Elsevier, v. 55, n. 1-4, p. 169–199, 1992.
- VERISSIMO, A. et al. Extraction of a high-value natural resource in amazonia: the case of mahogany. *Forest Ecology and management*, Elsevier, v. 72, n. 1, p. 39–60, 1995.
- VERÍSSIMO, A.; PEREIRA, D. Produção na amazônia florestal: características, desafios e oportunidades. *Parcerias Estratégicas*, v. 19, n. 38, p. 13–44, 2015.

VIDAL, E.; VIANA, V.; BATISTA, J. Crescimento de floresta tropical três anos após colheita de madeira com e sem manejo florestal na amazônia oriental. *Scientia forestalis*, v. 61, p. 133–143, 2002.

VIDAL, E.; WEST, T. A.; PUTZ, F. E. Recovery of biomass and merchantable timber volumes twenty years after conventional and reduced-impact logging in amazonian brazil. *Forest Ecology and Management*, Elsevier, v. 376, p. 1–8, 2016.

VIDAL, E. J. *Dinâmica de florestas manejadas e sob exploração convencional na Amazônia Oriental*. Tese (Doutorado) — Universidade de São Paulo, 2004.

WARWICK, R. A new method for detecting pollution effects on marine macrobenthic communities. *Marine biology*, Springer, v. 92, n. 4, p. 557–562, 1986.

WEST, T. A.; VIDAL, E.; PUTZ, F. E. Forest biomass recovery after conventional and reduced-impact logging in amazonian brazil. *Forest Ecology and Management*, Elsevier, v. 314, p. 59–63, 2014.

WILLIAMSON, M. Why do species abundance distributions of individuals and of biomass behave differently under sampling? *Oikos*, Wiley Online Library, v. 119, n. 11, p. 1697–1699, 2010.

3.8 Material complementar

Figura 3.18. Distribuição de área basal entre as espécies. À direita rank de área basal das espécies. Ao meio distribuição acumulada empírica e teórica. À esquerda quantis teóricos e observados. Cada ponto representa uma espécie, enquanto a linha é o modelo Lognormal ajustado aos dados. Controle, $\text{DAP} \geq 25\text{cm}$.

Figura 3.19. Distribuição de área basal entre as espécies. À direita rank de área basal das espécies. Ao meio distribuição acumulada empírica e teórica. À esquerda quantis teóricos e observados. Cada ponto representa uma espécie, enquanto a linha é o modelo Lognormal ajustado aos dados. EIR, DAP ≥ 25 cm.

Figura 3.20. Distribuição de área basal entre as espécies. À direita rank de área basal das espécies. Ao meio distribuição acumulada empírica e teórica. À esquerda quantis teóricos e observados. Cada ponto representa uma espécie, enquanto a linha é o modelo Lognormal ajustado aos dados. EC, DAP $\geq$ 25cm.

Figura 3.21. Distribuição de área basal entre as espécies. À direita rank de área basal das espécies. Ao meio distribuição acumulada empírica e teórica. À esquerda quantis teóricos e observados. Cada ponto representa uma espécie, enquanto a linha é o modelo Lognormal ajustado aos dados. Controle, $\text{DAP} \geq 10\text{cm}$.

Figura 3.22. Distribuição de área basal entre as espécies. À direita rank de área basal das espécies. Ao meio distribuição acumulada empírica e teórica. À esquerda quantis teóricos e observados. Cada ponto representa uma espécie, enquanto a linha é o modelo Lognormal ajustado aos dados. EIR, DAP ≥ 10 cm.

Figura 3.23. Distribuição de área basal entre as espécies. À direita rank de área basal das espécies. Ao meio distribuição acumulada empírica e teórica. À esquerda quantis teóricos e observados. Cada ponto representa uma espécie, enquanto a linha é o modelo Lognormal ajustado aos dados. EC, DAP $\geq$ 10cm.

Figura 3.24. Função de distribuição acumulada teórica. Modelo Lognormal ajustado aos dados da comunidade com DAP ≥ 25 cm.

Figura 3.25. Espécies ordenadas em ranking de área basal ao longo do tempo, da comunidade com DAP ≥ 25 cm.

Figura 3.26. Distribuição teórica de área basal entre as espécies. Modelo Lognormal ajustado aos dados da comunidade com DAP ≥ 25 cm.

Figura 3.27. Função de distribuição acumulada teórica. Modelo Lognormal ajustado aos dados da comunidade com DAP ≥ 10 cm.

Figura 3.28. Espécies ordenadas em ranking de área basal ao longo do tempo, da comunidade com DAP ≥ 10 cm.

Figura 3.29. Distribuição teórica de área basal entre as espécies. Modelo Lognormal ajustado aos dados da comunidade com DAP ≥ 10 cm.

Figura 3.30. Área basal (m²) de cada espécie em 1993 (antes da exploração) contra os outros anos, ρ é o parâmetro de correlação.

Figura 3.31. Área basal (m^2) de cada espécie em 1993 (antes da exploração) contra os outros anos, ρ é o parâmetro de correlação.

Figura 3.32. Área basal (m^2) de cada espécie em 1993 (antes da exploração) contra os outros anos, ρ é o parâmetro de correlação.

Figura 3.33. Área basal (m^2) de cada espécie em 1993 (antes da exploração) contra os outros anos, ρ é o parâmetro de correlação.

Figura 3.34. Área basal (m^2) de cada espécie em 1993 (antes da exploração) contra os outros anos, ρ é o parâmetro de correlação.

Figura 3.35. Área basal (m^2) de cada espécie em 1993 (antes da exploração) contra os outros anos, ρ é o parâmetro de correlação.

4 DINÂMICA DA DIVERSIDADE DE COMUNIDADES ARBÓREAS: 50 HECTARES E 28 ANOS DE MEDIÇÕES NA ILHA DE BARRO COLORADO

4.1 Resumo

Neste capítulo investigamos a distribuição de abundância entre espécies (DAE) na parcela permanente da Ilha de Barro Colorado, Panamá, considerando um intervalo de 28 anos (1982-2010). A parcela possui 50 hectares, onde foram cadastrados todos os indivíduos arbóreos com $DAP \geq 1$ cm. A distribuição Poisson Lognormal (PLN) foi usada para descrever os dados, e o parâmetro de correlação da PLN bivariada para comparar as duas medições, em termos de composição de espécies e abundância relativa de cada espécie. Os dados foram divididos em quatro subconjuntos, de acordo com diferentes critérios de inclusão de DAP: $DAP \geq 1$ cm, $DAP \geq 10$ cm, $DAP \geq 25$ cm e $DAP \geq 45$ cm. Independente do critério de DAP utilizado, não foram observadas mudanças relevantes na DAE de uma medição para outra, resultado esperado visto que a área não é submetida a grandes distúrbios. Espécies raras continuam raras e espécies abundantes continuam abundantes, embora o tamanho das populações oscile, fazendo com que o parâmetro de correlação diminua ao longo do tempo. A divisão dos dados em subconjuntos com diferentes critérios de inclusão de DAP nos mostra que a nossa interpretação da dinâmica da diversidade deve ser feita com cautela. Durante essas quase três décadas foi possível constatar que grande parte dos indivíduos morre e outra parte considerável não atinge os critérios de DAP (10, 25 ou 45). Considerando os critérios de DAP de 10 cm, 25 cm e 45 cm, mostramos que a comunidade que ingressou de 1982 para 2010 é composta majoritariamente por indivíduos que já estavam presentes na floresta há pelo menos três décadas, apenas não atendiam aos respectivos critérios de inclusão. Portanto, um distúrbio recente pode demorar décadas a aparecer nas classes de DAP amostradas. Reiteramos novamente o papel da escala temporal na interpretação da dinâmica da diversidade de comunidades arbóreas.

4.2 Abstract

In this chapter we evaluated the species abundance distribution (SAD) in the Barro Colorado Island, Panamá. This forest has been monitored through a permanent plot (50 hectares) in a 28 years interval (1982-2010), considering all trees with DBH ≥ 1 cm. The Poisson lognormal distribution (PLN) was used to describe the data. We used the correlation parameter from the bivariate PLN in order to compare both species composition and abundance between the surveys. The data were divided into four subsets, according to different inclusion criteria of DBH: DBH ≥ 1 cm, DBH ≥ 10 cm, DBH ≥ 25 cm e DBH ≥ 45 cm. Regardless of the criteria of DBH, no relevant changes were observed in the SAD from one measurement to another, an expected result, since the

area is not subject to major disturbances. Rare species remain rare and abundant species remain abundant, although population sizes oscillate over time, causing the decreasing in the correlation parameter. The division of data into subsets with different DAP inclusion criteria shows that our interpretation of the diversity dynamics must be done with caution. During almost three decades, it was possible to verify that a large number of individuals has died and many others have not reached the criteria of DBH (10, 25 or 45). Using those criterias of DBH, we shown that the community wich was recruited from 1982 to 2010 was already present in the forest. Those trees only have not reached the criteria of DBH. Therefore, a recent disturbance may take decades to be detected on the DBH classes wich are usually sampled. We highlight the role of time scale in our interpretation of tree diversity dynamic.

4.3 Introdução

O conceito de comunidade já é bem estabelecido sendo “uma assembleia de populações de diferentes espécies vivendo juntas em uma determinada área”, no entanto, esse conceito um tanto vago, permite diferentes abordagens e interpretações (TOKESHI, 1993). Dado que muitas decisões sobre manejo da vida silvestre e até mesmo decisões políticas são tomadas baseadas em como as comunidade se organizam, é necessário ter muito claro o que de fato é possível detectar em amostras de uma comunidade.

A diversidade de uma comunidade é relacionada a quais espécies estão presentes numa determinada área e como os indivíduos se distribuem entre elas (MAGURRAN and MCGILL, 2011). Existem diversas abordagens utilizadas para caracterizar e comparar comunidades, desde a simples informação do número de espécies até análises multivariadas sofisticadas (MAGURRAN and MCGILL, 2011). O ideal é que um descritor de diversidade seja o mais simples e intuitivo possível, independente do tamanho da amostra, retenha alto grau de informação e seja sensível o suficiente a variações do ambiente (GRAY *et al.*, 1979; MCGILL *et al.*, 2007; MATTHEWS and WHITTAKER, 2015). A distribuição de abundância entre as espécies, ou DAE, surge como uma abordagem intermediária em termos de complexidade de metodologias, mas com boa resposta a mudanças do ambiente, pois padrões de dominância alterados são refletidos em mudanças das curvas e/ou parâmetros, sendo assim uma caracterização ecológica de comunidades com significado quantitativo (FISHER *et al.*, 1943; PRESTON, 1948; GRAY *et al.*, 1979; MCGILL *et al.*, 2007; MORI *et al.*, 2013; MATTHEWS and WHITTAKER, 2015).

Quando vamos estudar comunidades e principalmente o efeito de alguma variável na organização destas, os limites taxonômico, espacial e temporal devem estar bem definidos (TOKESHI, 1993). A escolha do grupo taxonômico, assim como a experiência do taxonomista vai influenciar nos resultados observados (HILL *et al.*, 1995). O tamanho da amostra e a escolha do método estatístico também tem grande influência na interpretação

dos resultados (POTTS and ELITH, 2006; MAGURRAN, 2013). Enquanto a escala temporal merece atenção especial (PRESTON, 1960). Uma variável que tenha efeito a longo prazo na comunidade pode ser dada como não importante quando as observações são tomadas em curto espaço de tempo (THIBAUT *et al.*, 2004; SOUSA, 1984), assim como uma pequena flutuação num período curto não implica necessariamente em mudanças biológicas relevantes (GOTELLI *et al.*, 2010). É difícil separar efeitos da amostragem dos processos ecológicos, visto que a maioria das espécies tem poucos indivíduos (SÆTHER *et al.*, 2013).

Os estudos em comunidades arbóreas são feitos principalmente em parcelas permanentes, uma área da floresta é amostrada de acordo com um determinado limite mínimo de inclusão de diâmetro a altura do peito e então essa mesma área é remeida outras vezes ao longo do tempo. Com esses dados são calculadas as taxas de dinâmica da comunidade: mortalidade, recrutamento e crescimento (LEWIS *et al.*, 2004; ROSSI *et al.*, 2007a). Sobre a dinâmica de comunidades arbóreas é argumentado que existe certo equilíbrio dinâmico entre mortos e recrutas e perda e ganho de biomassa (SWAINE *et al.*, 1987; ROSSI *et al.*, 2007a,b). Nas florestas tropicais, a dinâmica de clareiras é a responsável pela renovação da floresta (DENSLOW and HARTSHORN, 1994).

A morte de uma árvore ou grupo de árvores por herbivoria, patógenos, ventos entre outros eventos aleatórios causa abertura do dossel, liberando recursos que antes estavam na forma de biomassa, estes fatos alteram as condições microclimáticas, edáficas, bióticas e de luz, o que permite o estabelecimento de novos indivíduos (SWAINE *et al.*, 1987; DENSLOW and HARTSHORN, 1994; ROSSI *et al.*, 2007b). A morte de uma árvore é considerada um evento raro, sendo espaço e temporalmente irregular (LEWIS *et al.*, 2004; ROSSI *et al.*, 2007b). Quando considerada a comunidade com DAP ≥ 10 cm, a mortalidade varia de 1 a 2 % dos indivíduos por ano (SWAINE *et al.*, 1987), enquanto nas menores classes de diâmetro a mortalidade é maior, devido a elevada competição (SWAINE *et al.*, 1987; ROSSI *et al.*, 2007b).

A renovação da floresta vem do processo de regeneração que está relacionado a fecundidade, polinização, dispersão, germinação, crescimento e sobrevivência de plântulas e mudas, sendo também um evento esporádico (SWAINE *et al.*, 1987; NATHAN and MULLER-LANDAU, 2000; WRIGHT *et al.*, 2005; ROSSI *et al.*, 2007a). Assim, o estudo da regeneração é muito dispendioso e não tão efetivo (ROSSI *et al.*, 2007a), pois existem muitas outras barreiras até o indivíduo se tornar estabelecido na floresta (NATHAN and MULLER-LANDAU, 2000). Diante do apresentado é mais fácil estudar o recrutamento que a regeneração, um limite mínimo de inclusão é arbitrariamente estabelecido, e são considerados ingressantes ou recrutas os indivíduos que atingem esse critério mínimo de uma medição para a próxima (ROSSI *et al.*, 2007a). Assim o estudo do recrutamento é ligado ao limite estabelecido e ao tempo do estudo (ROSSI *et al.*, 2007a). O recrutamento tem um tempo de atraso e é dependente da regeneração de anos anteriores (NATHAN and

MULLER-LANDAU, 2000; ROSSI *et al.*, 2007a), pois individualmente, o crescimento das árvores é muito pequeno ao longo do tempo (SWAINE *et al.*, 1987). A taxa de recrutamento é similar a de mortalidade, mantendo assim a densidade relativamente constante, quando considerada a comunidade com DAP ≥ 10 cm (SWAINE *et al.*, 1987).

Mudanças em termos de composição florística acontecem muito lentamente em áreas que não são submetidas à grandes distúrbios (SOUSA, 1984). A probabilidade de uma espécie ser extinta é muito pequena, o fato dela desaparecer da amostra não significa necessariamente que ela não ocorre fora da parcela, ou em classes de DAP não amostradas (SWAINE *et al.*, 1987). Quando consideradas as espécies separadamente encontramos diferentes comportamentos, em relação a mortalidade, recrutamento, tolerância à sombra, longevidade, estratégias de reprodução e crescimento entre outros, mas é difícil estudar essas características por espécie, dado o pequeno tamanho das populações e a falta de consenso na classificação destas (SWAINE *et al.*, 1987).

Diante do apresentado, a comunidade arbórea que observamos ao longo do tempo em parcelas permanentes é composta essencialmente pelos mesmos indivíduos, salvo exceção alguns poucos que vão entrando no limite de DAP ao longo das medições (ingressantes) e outros poucos que morrem de um período para o outro. As espécies tem diferentes abundâncias (a maioria com poucos indivíduos), sendo que cada população terá uma estrutura de tamanho (diamétrica) diferente (LIMA *et al.*, 2015, 2016). Essa comunidade amostrada é portanto intimamente ligada ao limite de inclusão de DAP e os mesmos indivíduos são considerados diversas vezes na contabilidade da abundância de uma espécie ao longo do tempo. Duas espécies com o mesmo número de indivíduos podem ter diferentes estruturas de diâmetro, um distúrbio pode mudar a estrutura diamétrica de uma espécie sem mudar drasticamente sua abundância, assim como a curto prazo um distúrbio pode ser detectado nas menores classes de diâmetro mas demorar décadas até aparecer nas maiores, dadas as baixas taxas de crescimento, recrutamento e mortalidade da comunidade (OLIVER, 1980; SOUSA, 1984; SWAINE *et al.*, 1987; LEWIS *et al.*, 2004; ROSSI *et al.*, 2007a,b).

Conforme vimos nos capítulos anteriores, os efeitos da exploração florestal na comunidade arbórea são de difícil detecção nas primeiras décadas após a intervenção, mas isso não significa que a organização da comunidade não está mudando. Diante do apresentado o objetivo deste capítulo foi mostrar como o limite de inclusão de DAP influencia na comunidade que observamos ao longo do tempo, e consequentemente nossa interpretação da dinâmica da diversidade e organização dessa comunidade. Analisamos a distribuição de abundância das espécies ao longo do tempo, na parcela permanente da Ilha de Barro Colorado, que possui quase três décadas de monitoramento e limite de inclusão de DAP de 1 cm.

4.4 Material e Métodos

4.4.1 Área de estudo

A área de estudo é localizada no Lago Gatun, Panamá, figura 4.1. É uma Floresta Estacional Semidecidual, em que a maior parte da área não tem sido submetida a grandes perturbações pelo menos nos últimos 100 anos. Essa floresta tem sido intensivamente estudada e vem gerando conhecimento sobre estrutura e dinâmica de florestas. Uma parcela permanente de 50 hectares foi instalada em 1982 e todos os indivíduos arbóreos com diâmetro a altura do peito maior ou igual a 1 cm ($DAP \geq 1$ cm), foram medidos, cadastrados e identificados. Os levantamentos ocorreram novamente em 1985, 1990, 1995, 2003, 2005 e 2010. Os dados e mais informações estão disponíveis em <http://ctfs.arnarb.harvard.edu/webatlas/datasets/bci>. (HUBBELL *et al.*, 2010; CONDIT, 1998; HUBBELL *et al.*, 1999).

O projeto de pesquisa da dinâmica de florestas na Ilha do Barro Colorado, *Barro Colorado Island* (BCI) foi fundado por S.P. Hubbell e R.B. Foster e agora é gerenciado por R. Condit, S. Lao, e R. Perez do Center for Tropical Forest Science and the Smithsonian Tropical Research no Panamá. Muitas organizações tem financiado esse projeto, principalmente o U.S. National Science Foundation, e muitos trabalhadores do campo auxiliaram a coleta de dados.

Figura 4.1. Ilha de Barro Colorado, Panamá.

4.4.2 Métodos estatísticos

Para o presente capítulo utilizamos os dados referentes à primeira (1982) e última (2010) medições, tendo assim um intervalo de 28 anos. Dividimos os dados em quatro subconjuntos, de acordo com limites de inclusão de DAP. No primeiro subconjunto consideramos todos os indivíduos arbóreos com $DAP \geq 1$ cm. No segundo subconjunto consideramos como limite de inclusão $DAP \geq 10$ cm. No terceiro subconjunto o limite de inclusão foi $DAP \geq 25$ cm, e no quarto $DAP \geq 45$ cm. Esses limites foram escolhidos de acordo com os outros limites usados nessa tese (10 cm e 25 cm) e no diâmetro mínimo de

corte que foi estabelecido no experimento de Paragominas (seção 1.3.1). Desconsideramos as espécies que não tiveram nenhum indivíduo com $\text{DAP} \geq 10$ cm ao longo desses 28 anos, como forma de eliminar espécies típicas de subosque, como algumas espécies dos gêneros *Miconia*, *Piper* e *Psychotria*. Seguindo esse critério, desconsideramos 58 espécies e 6279 indivíduos dos dados de 1982 e 53 espécies e 5876 indivíduos de 2010. A tabela 4.1 nos traz informações sobre número de indivíduos e espécies nas duas ocasiões (1982 e 2010), considerando os diferentes limites de inclusão de DAP.

Tabela 4.1. Informações da Ilha de Barro Colorado, número de indivíduos e espécies, de acordo com o limite de inclusão de DAP.

Limite de DAP	Período	Indivíduos ¹	Espécies ¹
$\text{DAP} \geq 1\text{cm}$	1982	229060	249
	2010	201383	245
$\text{DAP} \geq 10\text{cm}$	1982	20881	239
	2010	20802	223
$\text{DAP} \geq 25\text{cm}$	1982	5737	169
	2010	5488	160
$\text{DAP} \geq 45\text{cm}$	1982	2111	110
	2010	1759	97

¹Número de indivíduos e espécies presentes nos 50 hectares amostrados.

Todo o procedimento realizado na análise dos dados já foi descrito na seção 2.4.2. Utilizamos a distribuição Poisson Lognormal para descrever a distribuição de abundâncias entre as espécies nas duas ocasiões. Utilizamos as regiões de log-verossimilhança para verificar se houveram mudanças nas estimativas dos parâmetros da DAE. Utilizamos a distribuição Poisson Lognormal bivariada para comparar as duas medições. Essa distribuição tem o parâmetro de correlação ρ que indica similaridade em termos de composição de espécies e abundância relativa das espécies (ver seção 2.4.2).

Analizamos também a comunidade de indivíduos ingressantes, sendo considerado ingressante o indivíduo presente em 2010 de acordo com um limite de inclusão, mas ausente em 1982, de acordo com esse mesmo limite. Por exemplo, um indivíduo que tenha 9 cm de DAP em 1982 e 15 cm de DAP em 2010 é considerado ingressante, quando consideramos como limite de inclusão $\text{DAP} \geq 10$ cm. Então o indivíduo ingressante em 2010 ou não estava presente em 1982 ou não tinha alcançado o limite de inclusão de DAP nesse ano. Comparamos através do parâmetro de correlação ρ da distribuição Poisson Lognormal bivariada, essa comunidade de indivíduos ingressantes com a comunidade de 1982, que em teoria foi de onde eles vieram. Essa é uma maneira de ver se a comunidade que vem se estabelecendo ao longo dessas quase três décadas vem sofrendo alterações em termos de composição de espécies e abundâncias relativas.

4.5 Resultados

A figura 4.2 traz a distribuição dos indivíduos entre as espécies. As curvas das medições de 1982 e 2010 foram bem próximas uma da outra para todos os limites de inclusão de DAP.

Figura 4.2. Ranking das abundâncias das espécies dos dados de Barro Colorado.

Essa estabilidade das curvas da DAE entre as medições de 1982 e 2010 é refletida nas estimativas dos parâmetros da distribuição Poisson Lognormal. A figura 4.3 traz a região de log-verossimilhança dos parâmetros em ambas as ocasiões. De acordo com o critério adotado, $\log(8)$ ou 2.07, as regiões foram sobrepostas, para todos os limites de DAP. Não houveram mudanças estatisticamente relevantes na DAE, considerando esses 28 anos de intervalo entre as duas medições.

Figura 4.3. Região de log-verossimilhança dos parâmetros da PLN, considerando os dados de Barro Colorado.

A figura 4.4 traz a abundância de cada espécie em 1982 e em 2010. Nessa figura, cada ponto representa uma espécie, se a espécie está exatamente em cima da linha 0-1 significa que sua abundância foi a mesma em ambas as medições. De acordo com essa figura, podemos ver que se a espécie era rara em 1982 ela continuou rara em 2010, e se tinha elevada abundância em 1982 ela continuou abundante em 2010, para todos os limites de inclusão, embora exista certa dispersão dos pontos ao redor da linha 0-1. Tal fato é refletido nos elevados valores do parâmetro de correlação ρ da distribuição Poisson Lognormal bivariada. Durante esse intervalo de 28 anos, não foram registradas mudanças relevantes na comunidade, em termos de composição e abundância relativa das espécies, para os diferentes limites de inclusão de DAP considerados.

Figura 4.4. Abundância de cada espécie em 1982 contra 2010 considerando os dados de Barro Colorado. ρ é a correlação da PLN bivariada.

A tabela 4.2 traz informações dos indivíduos ingressantes, ou seja os indivíduos considerados em 2010, mas não considerados em 1982, ou por não estarem presentes na ocasião, ou por não terem alcançado o limite de DAP estabelecido. Considerando o limite de inclusão de $\text{DAP} \geq 1\text{cm}$, tivemos 201383 indivíduos em 2010 (tabela 4.1), desses indivíduos 100479 não estavam presentes em 1982, ou seja, cerca de 50% da comunidade. O mesmo raciocínio é feito para os outros limites de inclusão. Em 2010 tivemos 20802 indivíduos com $\text{DAP} \geq 10\text{cm}$, 51% desses indivíduos não estavam presentes em 1982 (considerando esse limite de inclusão de $\text{DAP} \geq 10\text{cm}$).

Tabela 4.2. Indivíduos ingressantes em 2010, ρ é o parâmetro de correlação da PLN bivariada, comparando a comunidade ingressante aos dados de 1982.

Limite de DAP	Número de indivíduos Ingressantes em 2010	% em relação à comunidade de 2010	Espécies	ρ
DAP $\geq 1\text{cm}$	100479	50	230	0.9
DAP $\geq 10\text{cm}$	10633	51	208	0.93
DAP $\geq 25\text{cm}$	2718	50	140	0.92
DAP $\geq 45\text{cm}$	754	43	83	0.93

A figura 4.5 mostra a abundância relativa de cada espécie em 1982 contra a abundância relativa dessa comunidade de ingressantes de 2010. Em geral, se é uma espécie abundante, ela tem muitos indivíduos ingressantes, se é uma espécie rara ela tem poucos ingressantes, embora exista certa dispersão ao redor da linha 0-1, que é refletido no parâmetro de correlação.

Figura 4.5. Abundância relativa (em %) de cada espécie em 1982 contra indivíduos ingressantes em 2010, considerando os dados de Barro Colorado. ρ é a correlação da PLN bivariada.

O ponto em usar os dados de Barro Colorado é o longo tempo de monitoramento (quase três décadas) e o baixo limite de inclusão de DAP (1 cm). Então podemos rastrear os indivíduos ao longo do tempo. Em 1982, 91% dos indivíduos tinham DAP < 10 cm. Em 2010, a maioria desses indivíduos que eram menores que 10 cm morreu (57%), outra parte considerável (39%) continuou menor que 10 cm e só 4% desses indivíduos ou 9017 árvores atingiram esse limite de 10 cm, figura 4.6.

Figura 4.6. Trajetória dos indivíduos com DAP < 10 cm em 1982.

Tínhamos visto na tabela 4.2 que em 2010 tivemos 10633 indivíduos ingressantes, considerando o limite de $DAP \geq 10$ cm, ou seja, indivíduos presentes em 2010 mas ausentes em 1982. Agora sabemos que desses indivíduos ingressantes, 9017 já estavam presentes na floresta em 1982, eles apenas não tinham atingindo o limite de 10 cm. Ou seja, caso o limite de inclusão de DAP fosse 10 cm, assumiríamos que a comunidade nesse período de 28 anos teve 51% de substituição, mas na verdade 85% desses indivíduos ingressantes já estavam presentes na floresta a pelo menos três décadas atrás, apenas não tinham 10 cm.

Figura 4.7. Indivíduos em 2010 com $DAP \geq 10$ cm.

Em 1982, 97% dos indivíduos tinham $DAP < 25$ cm. Em 2010, a maioria desses indivíduos que eram menores que 25 cm morreu (56%), outra parte considerável (43%)

continuou menor que 25 cm e só 1% desses indivíduos ou 2455 árvores atingiram esse limite de 25 cm, figura 4.8.

Figura 4.8. Trajetória dos indivíduos com DAP < 25 cm em 1982.

Tínhamos visto na tabela 4.2 que em 2010 tivemos 2718 indivíduos ingressantes, considerando o limite de $DAP \geq 25$ cm, e agora sabemos que desses indivíduos ingressantes, 2455 já estavam presentes na floresta em 1982, eles apenas não tinham atingindo o limite de 25 cm. Ou seja, caso o limite de inclusão de DAP fosse 25 cm, assumiríamos que a comunidade nesse período de 28 anos teve 50% de substituição, mas na verdade 90% desses indivíduos ingressantes já estavam presentes na floresta três décadas atrás, apenas não tinham 25 cm.

Figura 4.9. Indivíduos em 2010 com $DAP \geq 25$ cm.

Em 1982, 99% dos indivíduos tinham $DAP < 45$ cm. Em 2010, a maioria desses indivíduos que eram menores que 45 cm morreu (56%), outra parte considerável (43.7%) continuou menor que 25 cm e só 0.3% desses indivíduos ou 724 árvores atingiram esse limite de 45 cm, figura 4.10.

Figura 4.10. Trajetória dos indivíduos com $DAP < 45$ cm em 1982.

Tínhamos visto na tabela 4.2 que em 2010 tivemos 754 indivíduos ingressantes, considerando o limite de $DAP \geq 45$ cm, e agora sabemos que desses indivíduos ingressantes, 724 já estavam presentes na floresta 28 anos antes, apenas não tinham atingindo o limite de 45 cm. Ou seja, caso o limite de inclusão de DAP fosse 45 cm, assumiríamos que a comunidade nesse período de 28 anos teve 43% de substituição, mas na verdade 96% desses indivíduos ingressantes já estavam presentes na floresta três décadas atrás, apenas não tinham 45 cm.

Figura 4.11. Indivíduos em 2010 com DAP ≥ 45 cm.

4.6 Discussão

Embora a área de estudo seja considerada bem preservada e não sofra grandes distúrbios pelo menos a 100 anos, períodos mais secos como o de 1982-1985 causaram maior mortalidade (CONDIT *et al.*, 1999). No entanto esses eventos estocásticos que aconteceram ao longo dessas quase três décadas aparentemente não tiveram maior influência na DAE. Desconsiderando a composição das espécies, não foram encontradas mudanças na DAE que fossem consideradas estatisticamente relevantes de um período para o outro, para todos os limites de inclusão. Se considerarmos a identidade das espécies vimos que espécies raras continuam raras e espécies abundantes continuam abundantes, embora a abundância de cada espécie não seja exatamente a mesma nos dois períodos, o tamanho das populações varia ao longo do tempo, fato que é refletido no parâmetro de correlação da distribuição Poisson Lognormal bivariada. A área Controle do experimento de Paragominas também apresentou resultados similares. Analisar comunidades através do gráfico do ranking das abundâncias, estimativas dos parâmetros da DAE, gráfico das log-abundâncias nos dois períodos e estimativa da correlação são maneiras visuais, efetivas e de fácil interpretação.

Detectar mudanças temporais em comunidades é mais difícil que mudanças espaciais (GOTELLI *et al.*, 2010), principalmente para organismos de ciclo de vida longo como as árvores (SOUSA, 1984). A distribuição de abundâncias entre as espécies é uma caracterização estática da comunidade, mas é influenciada por interações espécie específicas e limitações em nível de comunidades, assim o estudo da DAE ao longo do tempo pode fornecer importantes compreensões sobre a dinâmica de comunidades (THIBAUT *et al.*, 2004), embora não existam muitos trabalhos que avaliam a DAE em escala temporal (THIBAUT *et al.*, 2004; GRØTAN *et al.*, 2012). THIBAUT *et al.* (2004) encontrou mudanças direcionais da DAE de roedores no deserto quando avaliado todo o período de estudo (25 anos), mas essas mudanças não eram perceptíveis quando considerado um

intervalo menor (um ou dois anos), enquanto GRÖTAN *et al.* (2012) encontrou flutuações da DAE relacionadas às estações do ano em comunidade de borboletas.

A comunidade teve 50% de substituição dos indivíduos ao longo desses 28 anos, para todos os limites de DAP, com exceção de 45 cm (que foi 43%). O tempo de meia vida de uma floresta é o tempo necessário para que 50% dos indivíduos sejam substituídos (de acordo com um limite de inclusão). Para uma floresta na Costa Rica, LIEBERMAN *et al.* (1985) encontrou esse tempo de 34 anos, enquanto KORNING and BALSLEV (1994) encontrou 23 anos numa área de Floresta Amazônica no Equador, ambos os estudos tiveram limite de DAP ≥ 10 cm. Então essa resistência da DAE de comunidades arbóreas em apresentar mudanças ao longo do tempo também vem do fato que os mesmos indivíduos são contabilizados ao longo dos anos, com exceção dos indivíduos ingressantes e dos indivíduos que morrem de um período para o outro.

Dado que mortalidade e recrutamento são eventos espaço e temporalmente esporádicos (NATHAN and MULLER-LANDAU, 2000; LEWIS *et al.*, 2004; ROSSI *et al.*, 2007a,b), um intervalo de poucos anos entre duas medições vai ter praticamente as comunidades formadas pelos mesmos indivíduos. Este fato nos expõe novamente o desafio de como detectar um distúrbio em comunidades arbóreas. Como vimos no Capítulo 2, as mortes secundárias na exploração florestal são a maioria e se aproximam de uma morte aleatória. A comunidade sobrevivente nessas áreas exploradas era então como uma amostra aleatória muito grande da comunidade anterior, e as distribuições de abundância entre as espécies consideram o efeito da amostragem (FISHER *et al.*, 1943; GRUNDY, 1951; BULMER, 1974). Assim qualquer distúrbio que cause morte aleatória de indivíduos não irá aparecer nas comunidades arbóreas quando analisados curtos períodos.

Vimos que a comunidade de indivíduos ingressantes de 2010 da Ilha de Barro Colorado, que representa 50% da comunidade, é bastante similar à comunidade de 1982. Os indivíduos que foram atingindo os limites de inclusão ao longo dessas quase três décadas vêm ajudando a manter a organização da comunidade relativamente constante, em termos de composição e abundâncias relativas. Se um distúrbio não é facilmente detectado na comunidade sobrevivente, ele deveria ser na comunidade que aparece após o evento. No entanto, a maior parte dos indivíduos ingressantes já estava presente na floresta décadas atrás, apenas não alcançaram os limite de DAP (10, 25 e 45 cm). Essa parte da comunidade que não é incluída na amostra devido ao limite de DAP estabelecido permanece décadas sem apresentar um crescimento substancial, e grande parte morre sem nem atingir o limite mínimo de inclusão. Se considerarmos os maiores limites, poucos indivíduos ingressantes não estavam de fato presentes na primeira medição, 28 anos atrás (5 ind.ha⁻¹ para DAP ≥ 25 cm e 0.6 ind.ha⁻¹ para DAP ≥ 45 cm).

Voltando novamente para o contexto da exploração florestal discutida nos capítulos anteriores, onde temos 16 anos de monitoramento, vimos que o número de indivíduos aumentou na última medição no tratamento EIR de limite DAP ≥ 25 cm, e esse aumento

foi para muitas espécies (ver figura 2.1 do capítulo 2). Essa comunidade de ingressantes foi de fato bem similar à comunidade anterior à exploração, e não apresentou um padrão muito diferente da Área Controle (figura 2.7). Provavelmente esses indivíduos ingressantes já estavam presentes na floresta muito antes do manejo, apenas eram menores que 25 cm. Com o advento do corte e das medidas tomadas para diminuir os impactos da exploração, tivemos a liberação de recursos e consequente diminuição da competição, que estimulou o crescimento dos indivíduos já estabelecidos (CASTRO, 2016), fazendo com que eles atingissem o limite de 25 cm, assim aparecendo na nossa amostra da comunidade. Então aquela ainda é uma comunidade pré-distúrbio. Apenas no menor limite de inclusão de DAP essa comunidade de indivíduos ingressantes se distinguiu da comunidade anterior à exploração. Existe um tempo de atraso no recrutamento, que é resultado da regeneração de anos anteriores (ROSSI *et al.*, 2007a). Apenas para exemplificar, ao final do primeiro ano após a exploração florestal, as espécies pioneiras de rápido crescimento do gênero *Cecropia* já ocupam as clareiras abertas devido à exploração, formando um dossel de 4 metros de altura (D'OLIVEIRA, 2000), mas na comunidade com DAP ≥ 10 cm em nosso estudo de Paragominas (capítulos anteriores), esses indivíduos só apareceram 13 anos após a exploração, o tempo necessário para essa espécie alcançar 10 cm (ver figura 2.28 no material complementar do capítulo 2).

Existe um padrão complexo na regeneração de áreas exploradas (DARRIGO *et al.*, 2016; DE CARVALHO *et al.*, 2017). Essa regeneração é dependente dos indivíduos de grande porte remanescentes, que em geral são os indivíduos reprodutivos (ANDRÉ, 2005; GROGAN and GALVÃO, 2006; VERISSIMO *et al.*, 1995; DARRIGO *et al.*, 2016), então uma pequena mudança na estrutura espacial dos indivíduos de grande porte pode aumentar a limitação de sementes durante anos, além de muitas espécies não terem reprodução anual (DARRIGO *et al.*, 2016). A sobrevivência e crescimento de plântulas e mudas também é alterada, principalmente nos primeiros anos após a exploração, quando a disponibilidade de luz é maior (DARRIGO *et al.*, 2016; DE CARVALHO *et al.*, 2017). Essa abertura de dossel beneficia principalmente as mudas e plântulas das espécies com menor densidade de madeira, enquanto as de maior densidade podem ter inclusive maior mortalidade (DARRIGO *et al.*, 2016). É muito difícil prever os efeitos de distúrbios em comunidades arbóreas, pois passadas as barreiras das fases de plântula e muda, o indivíduo ainda fica muitos anos sem alcançar os limites de inclusão de DAP geralmente utilizados. Um distúrbio pode então demorar décadas até ser detectado nas classes de DAP amostradas.

As comunidades arbóreas não são estáticas e/ou estáveis ao longo do tempo, eventos estocásticos, como períodos mais secos que o habitual, patógenos, ventos, incêndios e até mesmo a extração seletiva de madeira acabam provocando a morte de alguns indivíduos, o que possibilita o estabelecimento de outros. Entretanto detectar essas mudanças não é algo tão trivial. Considerando curtos intervalos entre duas medições, a comunidade será formada basicamente pelos mesmos indivíduos, com exceção de alguns poucos que

morrem, e outros que atingem o limite de DAP. Assim, a comunidade que observamos ao longo do tempo será sempre dependente do limite de DAP estabelecido e do tempo de estudo, lembrando que quanto maior o limite de inclusão maior o tempo de atraso da regeneração para o que observamos no recrutamento. A comunidade que observamos num determinado ponto no tempo é fruto de eventos passados e composta por indivíduos de diferentes idades. Reiteramos que um distúrbio que aparenta não ter efeitos imediatos na organização da comunidade que amostramos (estabelecido um limite de DAP), pode demorar décadas a aparecer nessas classes de DAP que são amostradas, ou de fato não aparecer.

Referências

- ANDRÉ, T. J. d. C. *Fluxo gênico e diversidade genética em uma população manejada de mogno (Swietenia macrophylla King, Meliaceae) na Amazônia Oriental*. Dissertação (Mestrado) — Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, 2005.
- BULMER, M. On fitting the poisson lognormal distribution to species-abundance data. *Biometrics*, JSTOR, p. 101–110, 1974.
- CARVALHO, A. L. de et al. Natural regeneration of trees in selectively logged forest in western amazonia. *Forest Ecology and Management*, Elsevier, v. 392, p. 36–44, 2017.
- CASTRO, T. N. d. *Modelagem do crescimento e produção aplicado ao manejo florestal na Amazônia brasileira*. Tese (Doutorado) — Universidade de São Paulo, 2016.
- CONDIT, R. *Tropical forest census plots: methods and results from Barro Colorado Island, Panama and a comparison with other plots*. [S.l.]: Springer Science & Business Media, 1998.
- CONDIT, R. et al. Dynamics of the forest communities at pasoh and barro colorado: comparing two 50-ha plots. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, The Royal Society, v. 354, n. 1391, p. 1739–1748, 1999.
- DARRIGO, M. R.; VENTICINQUE, E. M.; SANTOS, F. A. M. dos. Effects of reduced impact logging on the forest regeneration in the central amazonia. *Forest Ecology and Management*, Elsevier, v. 360, p. 52–59, 2016.
- DENSLOW, J. S.; HARTSHORN, G. S. Tree-fall gap environments and forest dynamic processes. In: A. BAWA KAMALJIT S., H. H. A. M. L.; S., G. (Ed.). *La Selva: ecology and natural history of a neotropical rain forest*. Chicago: University of Chicago Press, 1994. cap. 9, p. 120–127.
- D'OLIVEIRA, M. V. Artificial regeneration in gaps and skidding trails after mechanised forest exploitation in acre, brazil. *Forest ecology and management*, Elsevier, v. 127, n. 1, p. 67–76, 2000.
- FISHER, R. A.; CORBET, A. S.; WILLIAMS, C. B. The relation between the number of species and the number of individuals in a random sample of an animal population. *The Journal of Animal Ecology*, JSTOR, p. 42–58, 1943.
- GOTELLI, N. J. et al. Detecting temporal trends in species assemblages with bootstrapping procedures and hierarchical models. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, The Royal Society, v. 365, n. 1558, p. 3621–3631, 2010.
- GRAY, J. et al. Pollution-induced changes in populations [and discussion]. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, The Royal Society, v. 286, n. 1015, p. 545–561, 1979.
- GROGAN, J.; GALVÃO, J. Factors limiting post-logging seedling regeneration by big-leaf mahogany (*swietenia macrophylla*) in southeastern amazonia, brazil, and implications for sustainable management1. *Biotropica*, Wiley Online Library, v. 38, n. 2, p. 219–228, 2006.
- GRØTAN, V. et al. Seasonal cycles of species diversity and similarity in a tropical butterfly community. *Journal of Animal Ecology*, Wiley Online Library, v. 81, n. 3, p. 714–723, 2012.
- GRUNDY, P. The expected frequencies in a sample of an animal population in which the abundances of species are log-normally distributed. part i. *Biometrika*, JSTOR, p. 427–434, 1951.

- HILL, J. et al. Effects of selective logging on tropical forest butterflies on buru, indonesia. *Journal of Applied Ecology*, JSTOR, p. 754–760, 1995.
- HUBBELL, S. et al. Barro colorado forest census plot data, 2005. URL <http://ctfs.si.edu/datasets/bci>, 2010.
- HUBBELL, S. P. et al. Light-gap disturbances, recruitment limitation, and tree diversity in a neotropical forest. *Science*, American Association for the Advancement of Science, v. 283, n. 5401, p. 554–557, 1999.
- KORNING, J.; BALSLEV, H. Growth and mortality of trees in amazonian tropical rain forest in ecuador. *Journal of Vegetation Science*, Wiley Online Library, v. 5, n. 1, p. 77–86, 1994.
- LEWIS, S. L. et al. Tropical forest tree mortality, recruitment and turnover rates: calculation, interpretation and comparison when census intervals vary. *Journal of Ecology*, Wiley Online Library, v. 92, n. 6, p. 929–944, 2004.
- LIEBERMAN, D. et al. Mortality patterns and stand turnover rates in a wet tropical forest in costa rica. *The Journal of Ecology*, JSTOR, p. 915–924, 1985.
- LIMA, R. A. et al. How do size distributions relate to concurrently measured demographic rates? evidence from over 150 tree species in panama. *Journal of Tropical Ecology*, Cambridge Univ Press, v. 32, n. 03, p. 179–192, 2016.
- LIMA, R. A. F.; BATISTA, J. L. F.; PRADO, P. I. Modeling tree diameter distributions in natural forests: an evaluation of 10 statistical models. *Forest Science*, Society of American Foresters, v. 61, n. 2, p. 320–327, 2015.
- MAGURRAN, A. E. *Measuring biological diversity*. [S.l.]: John Wiley & Sons, 2013.
- MAGURRAN, A. E.; MCGILL, B. J. *Biological diversity: frontiers in measurement and assessment*. [S.l.]: Oxford University Press, 2011.
- MATTHEWS, T. J.; WHITTAKER, R. J. Review: On the species abundance distribution in applied ecology and biodiversity management. *Journal of Applied Ecology*, Wiley Online Library, v. 52, n. 2, p. 443–454, 2015.
- MCGILL, B. J. et al. Species abundance distributions: moving beyond single prediction theories to integration within an ecological framework. *Ecology letters*, Wiley Online Library, v. 10, n. 10, p. 995–1015, 2007.
- MORI, T. et al. The discovery of species–abundance distribution in an ecological community. *Oikos*, Wiley Online Library, v. 122, n. 2, p. 179–182, 2013.
- NATHAN, R.; MULLER-LANDAU, H. C. Spatial patterns of seed dispersal, their determinants and consequences for recruitment. *Trends in ecology & evolution*, Elsevier, v. 15, n. 7, p. 278–285, 2000.
- OLIVER, C. D. Forest development in north america following major disturbances. *Forest ecology and management*, Elsevier, v. 3, p. 153–168, 1980.
- POTTS, J. M.; ELITH, J. Comparing species abundance models. *Ecological Modelling*, Elsevier, v. 199, n. 2, p. 153–163, 2006.

- PRESTON, F. W. The commonness, and rarity, of species. *Ecology*, Eco Soc America, v. 29, n. 3, p. 254–283, 1948.
- PRESTON, F. W. Time and space and the variation of species. *Ecology*, Wiley Online Library, v. 41, n. 4, p. 611–627, 1960.
- ROSSI, L. M. B. et al. Modelagem de recrutamento em florestas. *Floresta*, v. 37, n. 3, 2007.
- ROSSI, L. M. B. et al. Modelagem de mortalidade em florestas naturais. *Floresta*, v. 37, n. 2, 2007.
- SÆTHER, B.-E.; ENGEN, S.; GRØTAN, V. Species diversity and community similarity in fluctuating environments: parametric approaches using species abundance distributions. *Journal of Animal Ecology*, Wiley Online Library, v. 82, n. 4, p. 721–738, 2013.
- SOUSA, W. P. The role of disturbance in natural communities. *Annual review of ecology and systematics*, JSTOR, v. 15, p. 353–391, 1984.
- SWAINE, M.; LIEBERMAN, D.; PUTZ, F. E. The dynamics of tree populations in tropical forest: a review. *Journal of tropical Ecology*, Cambridge University Press, v. 3, n. 4, p. 359–366, 1987.
- THIBAUT, K. M.; WHITE, E. P.; ERNEST, S. Temporal dynamics in the structure and composition of a desert rodent community. *Ecology*, Wiley Online Library, v. 85, n. 10, p. 2649–2655, 2004.
- TOKESHI, M. Species abundance patterns and community structure. *Advances in ecological research*, Elsevier, v. 24, p. 111–186, 1993.
- VERISSIMO, A. et al. Extraction of a high-value natural resource in amazonia: the case of mahogany. *Forest Ecology and management*, Elsevier, v. 72, n. 1, p. 39–60, 1995.
- WRIGHT, S. J. et al. Annual and spatial variation in seedfall and seedling recruitment in a neotropical forest. *Ecology*, Wiley Online Library, v. 86, n. 4, p. 848–860, 2005.

4.8 Material Complementar

Figura 4.12. Abundância de cada espécie em 1982 contra os outros anos, para os dados de $DAP \geq 1$ cm. ρ é o parâmetro de correlação da distribuição Poisson Lognormal bivariada.

5 CONSIDERAÇÕES FINAIS

A extração seletiva de madeira, mesmo a praticada na forma de exploração de impacto reduzido, é um distúrbio, pois é um evento discreto no tempo que mata e danifica indivíduos (SOUSA, 1984; DORNELAS *et al.*, 2011; PICKETT and WHITE, 2013), o que faz com que muitos dos indivíduos que virão após o distúrbio possam crescer com menos competição (OLIVER, 1980). Assim, não era nosso objetivo provar que o manejo tem impacto ou não na floresta, e sim, partimos do pressuposto que a extração seletiva de madeira é um distúrbio. Em nível populacional, esse distúrbio é detectado de várias maneiras, e ao longo da tese citamos alguns exemplos: aumento da abundância de espécies pioneiras como as do gênero *Cecropia*, mudanças na estrutura diamétrica das espécies exploradas (GROGAN and GALVÃO, 2006), alterações no processo de regeneração (DARRIGO *et al.*, 2016) entre outros. Tudo isso indica que esse manejo pode ter um efeito na manutenção da organização das comunidades, comprometendo o funcionamento da floresta a longo prazo. O grande desafio era como detectar e quantificar esses efeitos ao nível da comunidade.

Neste trabalho analisamos a distribuição de abundância entre as espécies (DAE) ao longo do tempo em áreas submetidas ao manejo florestal na Amazônia, e a base de dados da Ilha de Barro Colorado. As medidas de abundância consideradas foram número de indivíduos e área basal. A DAE é uma das melhores maneiras de caracterizar e comparar comunidades biológicas, muito mais informativa que as tipicamente usadas como riqueza e até métodos de rarefação, no entanto mais simples de interpretar que métodos multivariados.

Ambos os conjuntos de dados são de fato muito interessantes e muitos trabalhos importantes sobre ecologia florestal já foram publicados sobre essas áreas. Outras perguntas sobre ecologia de comunidades podem e devem ser feitas utilizando essas bases de dados. Existem muitas abordagens para caracterizar comunidades biológicas, grupos funcionais e diversidade funcional, diversidade beta, distribuição de diâmetros, e mesmo análises em nível populacional. Nós focamos aqui na distribuição de abundância entre as espécies, que é uma ferramenta relativamente simples mas que caracteriza bem comunidades. Ao longo do texto apresentamos algumas informações a nível específico, apenas para enriquecer alguma discussão, não foi nosso objetivo caracterizar as comunidades de acordo com a identidade das espécies e suas características, mas encorajamos fortemente que outros trabalhos o façam.

Com o manejo, temos mudanças nos padrões de dominância: o espaço deixado pela queda dos grandes indivíduos das espécies comerciais mais a morte acidental de outras árvores é ocupado por indivíduos menores das espécies de rápido crescimento, pelo menos nas primeiras décadas. A hipótese era que seria possível detectar o manejo, que é um distúrbio, através de mudanças nas curvas das DAE's, e que esse efeito seria maior na Exploração Convencional. Caso fosse possível detectar a exploração, então poderíamos

quantificar essa atividade e comparar os diferentes tipos de manejo (EIR e EC).

Vimos que as curvas da DAE na área Controle foram mais estáveis ao longo do tempo que nas áreas exploradas. Nas áreas exploradas os parâmetros de correlação diminuíram mais ao longo do tempo que na área Controle, o que indica que algumas espécies antes raras estão ficando dominantes, e algumas espécies dominantes estão ficando raras. No entanto, essas evidências não são suficientemente fortes para serem consideradas estatisticamente relevantes. Assim, esses dados do Pará não fornecem evidências que a DAE muda. Mas isso não significa que o manejo não altera a floresta, apenas que ainda não foi detectado. Temos razões biológicas, estatísticas e relacionadas ao limite de inclusão de DAP para o manejo não ter sido detectado na DAE. O manejo não é imediatamente detectado após as operações, dado que as mortes secundárias foram a maioria, então a comunidade sobrevivente era como uma amostra aleatória muito grande da comunidade anterior e a distribuição Poisson Lognormal considera os efeitos da amostragem. As taxas de crescimento das árvores são muito baixas, muitas ficam décadas sem atingir os critérios de inclusão de DAP amostrados, como mostramos no capítulo sobre Barro Colorado. Então mesmo a comunidade que é recrutada após a exploração (indivíduos ingressantes), na verdade também era em grande parte uma comunidade anterior a exploração, com exceção das pioneiras do gênero *Cecropia*, que se tornaram abundantes em ambas as áreas exploradas (EIR e EC). Importante lembrar que para os dados de Paragominas, os critérios de inclusão dos indivíduos foram $DAP \geq 25$ cm e $DAP \geq 10$ cm. Indivíduos que atingem esses critérios não chegam a representar nem 10% da comunidade (ver figura 4.6 do capítulo 4). Assim existe toda uma comunidade que não é incluída nas nossas amostras, não sabemos qual o impacto do manejo nesses indivíduos menores, e nem qual o papel deles na manutenção da organização da comunidade, visto que grande parte fica décadas sem alcançar os critérios estabelecidos e muitos outros morrem sem atingir esses limites.

Diante do exposto, qualquer proposta de quantificação de mudanças nas DAE's e comparação entre os tratamentos para medir o impacto do manejo seria embasada em argumentos vulneráveis, assim como alegar que a falta de mudanças indica falta de efeito. Por essa razão adotamos uma postura mais conservadora. Nossas ferramentas para avaliar o impacto de distúrbios em nível de comunidades arbóreas ainda são deficientes, considerando escalas temporais "curtas". Mas este fato de maneira alguma descredita o uso das DAE's, apenas nos chama atenção novamente que precisamos ter muito claro em mente o que estamos detectando em amostras de comunidades (seja em escala espacial ou temporal), visto que tomadores de decisões têm expectativas para a aplicação desse conhecimento que geramos.

Referências

- DARRIGO, M. R.; VENTICINQUE, E. M.; SANTOS, F. A. M. dos. Effects of reduced impact logging on the forest regeneration in the central amazonia. *Forest Ecology and Management*, Elsevier, v. 360, p. 52–59, 2016.
- DORNELAS, M.; SOYKAN, C. U.; UGLAND, K. I. Biodiversity and disturbance. In: MAGURRAN, A. E.; MCGILL, B. J. (Ed.). *Biological diversity: frontiers in measurement and assessment*. Oxford: Oxford University Press, 2011. cap. 17, p. 237–251.
- GROGAN, J.; GALVÃO, J. Factors limiting post-logging seedling regeneration by big-leaf mahogany (*swietenia macrophylla*) in southeastern amazonia, brazil, and implications for sustainable management1. *Biotropica*, Wiley Online Library, v. 38, n. 2, p. 219–228, 2006.
- OLIVER, C. D. Forest development in north america following major disturbances. *Forest ecology and management*, Elsevier, v. 3, p. 153–168, 1980.
- PICKETT, S. T.; WHITE, P. S. *The ecology of natural disturbance and patch dynamics*. [S.l.]: Elsevier, 2013.
- SOUSA, W. P. The role of disturbance in natural communities. *Annual review of ecology and systematics*, JSTOR, v. 15, p. 353–391, 1984.