

Modelagem da sobrevivência, mortalidade e
recrutamento de uma floresta na Amazônia CentralModeling of survival, mortality and recruitment
of a forest in Central AmazonRodrigo Geroni Mendes Nascimento¹, Sebastião do Amaral Machado²,
Afonso Figueiredo Filho² e Niro Higuchi³

Resumo

O objetivo desta pesquisa foi testar e selecionar modelos para a descrição da sobrevivência, recrutamento e mortalidade para todas as espécies e para o grupo das pioneiras presentes em uma Floresta Tropical Úmida na Amazônia Central. A área de estudo está situada na Estação Experimental de Silvicultura Tropical, distante aproximadamente 90 km do centro urbano de Manaus - AM. Os dados são provenientes de 12 parcelas permanentes de 1 ha, com medições anuais de todos os indivíduos com DAP maiores ou igual a 10 cm entre os anos de 1990 e 2008. Foram usadas funções probabilísticas e de crescimento biológico adaptadas para modelar o recrutamento e mortalidade acumulada bem como a sobrevivência corrente por unidade de área, tanto para o grupo das pioneiras quanto para todas as espécies da floresta. Os critérios estatísticos de ajuste, Índice de Schlaegel, erro padrão da estimativa e análise gráfica dos resíduos, indicaram: i) a função densidade de probabilidade Weibull como a mais apropriada para modelar o recrutamento acumulado do grupo pioneiras e do total das espécies; ii) os modelos de Sloboda e Weibull na modelagem da mortalidade das pioneiras e do total, e; iii) as funções Logística e Levakovik I na modelagem da sobrevivência das pioneiras e do total por hectare.

Palavras-chave: Ingresso; funções densidade de probabilidade; Floresta Tropical.

Abstract

The objective of this research was to test and to select models for description of survival, ingrowth and mortality of all species and for group of pioneer species present in a tropical rainforest in center of the Amazon. The study area is located in the Tropical Forest Experiment Station, 90 km far from the urban center of Manaus – AM, Brazil. The data came from 12 permanent 1 ha plots with annual measurements of all individuals with a DBH equal or greater than 10 cm, between years 1990 and 2008. Probabilistic and biological growth functions adapted for modeling cumulative recruitment and mortality were used, as well as current survival per unit of area for all species; and for pioneer species of the forest. The statistical criteria of fitting the Schlaegel Index, standard error of estimate and graphical analysis of residuals, indicate that: i) the pdf of the Weibull model as being the most appropriate function for modeling the cumulative recruitment of the group of pioneers and the total of species; ii) Sloboda and Weibull models in modeling the cumulative mortality of the group of pioneers and the total of species; iii) Logistic and Levakovik I functions to model the survival of the group of pioneers and the total of species per hectare.

Keywords: Ingrowth; probabilistic density functions; tropical rainforest.

INTRODUÇÃO

A modelagem da sobrevivência florestal, tendo como base os processos de colonização de florestas perturbadas, é uma necessidade na simulação de cenários ecológicos futuros, tan-

to para fins de prognose do crescimento e da produção florestal, quanto para a predição do número de árvores de determinadas espécies ou grupo de espécies por unidade de área (MCINTYRE et al., 1999; BUGMANN, 2001). O emprego dessa ferramenta no acompanhamento

¹Doutorando em Engenharia Florestal, UFPR – Universidade Federal do Paraná, Programa de Pós Graduação em Engenharia Florestal. Av. Prof. Lothário Meissner, 632. Jardim Botânico, Curitiba, PR. CEP: 80210-170 - Bolsista CNPq – e-mail: geronimendes@gmail.com

²Professor Sênior, UFPR – Universidade Federal do Paraná, Programa de Pós Graduação em Engenharia Florestal. Av. Prof. Lothário Meissner, 632. Jardim Botânico, Curitiba, PR. CEP: 80210-170. Pesquisador 1A e 1C do CNPq, e-mail: samachado@ufpr.br; afig@ufpr.br

³Pesquisador Ph D. INPA - Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia. Departamento de Silvicultura Tropical. Av. André Araújo, 2936 Petrópolis, Manaus, AM, CEP: 69060-001 - Caixa-Postal: 478. Pesquisador 1A do CNPq, e-mail: niro@inpa.gov.br

de florestas inequidêneas e heterogêneas se torna cada vez mais necessário para a compreensão dos processos que condicionam a viabilidade técnica e econômica do manejo nessas tipologias florestais (VANCLAY, 1994).

Entretanto a modelagem de ambientes perturbados deve incorporar a idéia de que os rendimentos de cada um dos processos de colonização são variáveis ao longo da recuperação florestal, e que são eventos cumulativos e dependentes das características produtivas do sítio (NASCIMENTO, 2012). No acompanhamento contínuo dessas florestas, percebe-se que a redução do número de árvores pela exploração florestal proporciona uma regeneração e recrutamento mais intensos que a mortalidade, resultando em um balanço positivo até a capacidade de ocupação máxima do sítio (GRUBB, 1977).

Moser (1972) identificou a interação desses eventos na composição da sobrevivência por unidade de área, propondo modelos que descrevem a mortalidade e recrutamento acumulados e correntes, gerando bons resultados na modelagem de ambientes primários com fins de manejo (SCOLFORO, 2006).

Portanto este trabalho objetivou modelar a sobrevivência, recrutamento e mortalidade do grupo das pioneiras e de todas as espécies, por meio de modelos matemáticos amplamente conhecidos na ciência florestal, contribuindo na descrição das ocorrências correntes e acumuladas desses eventos no tempo, bem como no entendimento do processo de recuperação de uma floresta Amazônica explorada sob três intensidades de exploração.

MATERIAL E MÉTODOS

Área de estudos e dados utilizados

A área de estudo está situada na Estação Experimental de Silvicultura Tropical (EEST) no Distrito Agropecuário da Suframa, sob a Coordenação de Pesquisas em Silvicultura Tropical, do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (EEST/CPST/INPA), núcleo denominado "ZF-2". O núcleo "ZF-2" localiza-se, aproximadamente 90 km a noroeste de Manaus-AM e tem seu acesso pela BR-174 (Manaus - Boa Vista), km 50 e, posteriormente, entre os km 21 a 24 pela entrada vicinal ZF-2 que dá o nome a estação experimental.

Os dados são provenientes de 12 parcelas permanentes situadas nessa estação experimental, separadas em quatro tratamentos com três repetições cada. Cada tratamento foi submetido

à exploração sob diferentes intensidades (testemunha, 25, 50 e 75% da área basal removida em 1987/88). O acompanhamento do recrutamento, bem como da mortalidade nesses tratamentos foi efetuado a partir de 1990, sendo contabilizado ano a ano, até 2008, configurando 18 anos de informações de todos os tratamentos em análise.

Todas as espécies de cada tratamento foram classificadas em dois grupos ecológicos (Pioneiras e Não Pioneiras), conforme proposto por Swaine e Whitmore (1988). Essa classificação foi realizada para determinação do Índice de Variação Diamétrica das Espécies Pioneiras (NASCIMENTO, 2012), variável que compõe as adaptações nos modelos propostos para a modelagem do recrutamento, mortalidade e sobrevivência de cada grupo ecológico em análise.

Índice de Variação Diamétrica das Espécies Pioneiras

O Índice de Variação Diamétrica das Espécies Pioneiras (IV%) é uma medida de dispersão estrutural da floresta, permitindo a comparação de diferentes sítios em termos de variabilidade diamétrica, composição ecológica e produção por unidade de área (NASCIMENTO, 2012). Este Índice é uma medida de dispersão adimensional que é empregado na comparação da variabilidade relativa entre diferentes populações com tamanhos desiguais apresentado por Pimentel-Gomes (1991), sendo calculado utilizando a seguinte fórmula:

$$IV_{\%} = \frac{CV}{\sqrt{n}} \quad (1)$$

Em que:

CV = Coeficiente de Variação dos DAPs das espécies pioneiras (%);

n = número de espécies pioneiras por unidade de área (N/ha), e;

IV_% = Índice de Variação Diamétrica das espécies pioneiras (%).

Para todos os anos pós-exploração, a partir de 1990, em todos os tratamentos e repetições em análise, foi calculado o IV% das espécies pioneiras. Verificou-se a dispersão do IV% ao longo dos anos, bem como sua amplitude e dinâmica, visando à incorporação dessa variável na modelagem da produção em termos de números de indivíduos por unidade de área.

Modelos utilizados

Foram testados 15 modelos para modelagem do recrutamento, mortalidade e sobrevivência,

tanto para o grupo de espécies pioneiras quanto para o total de espécies presentes em cada tratamento do experimento. Esses modelos são adaptações, realizadas por Nascimento, (2012), em funções amplamente conhecidas na ciência florestal, perfazendo quatro funções densidade de probabilidade (fdp) na sua concepção acumulada e 11 funções de crescimento biológico (fcb) conhecidas como funções biomatemáticas. Essas funções estão apresentadas com o nome dos respectivos autores, bem como sua forma matemática na Tabela 1.

A diferença entre os atributos recrutamento e a mortalidade, somados ao número de árvores presentes em um momento precedente, são os fatores que propiciam o crescimento da população em número de indivíduos (NASCIMENTO, 2012). Atendendo a essa prerrogativa, a modelagem da sobrevivência se deu da seguinte forma:

$$N(t) = N(t - 1) + R(t) - M(t) \quad (2)$$

$$N(t - 1) = b_0 \quad (3)$$

$$R(t) - M(t) = dif \quad (4)$$

Tabela 1. Funções probabilísticas e de crescimento biológico utilizadas na modelagem do recrutamento, mortalidade e da sobrevivência da floresta sob análise.

Table 1. Probabilistic and biological growth functions used for modeling of recruitment; mortality and survival of the analyzed rainforest.

Uso Corrente	Modelos Testados	Forma de Ajuste
Funções de Crescimento Biológico	Hossfeld Iv	$F(t) = \frac{t^c}{\left(b + \frac{t^c}{a}\right)}$
	Gompertz	$F(t) = a e^{-b e^{-ct}}$
	Logística	$F(t) = \frac{a}{(1 + c e^{-bt})}$
	Monomolecular	$F(t) = a(1 - c e^{-bt})$
	Bertalanffy	$F(t) = a(1 - e^{-bt})^3$
	Chapman – Richards	$F(t) = a(1 - e^{-bt})^c$
	Levakovic I	$F(t) = a \left(\frac{t^d}{b + t^d} \right)^c$
	Levakovic Iii	$F(t) = a \left(\frac{t^2}{b + t^2} \right)^c$
	Korf	$F(t) = a e^{-bt^{-c}}$
	Yoshida I	$F(t) = a \frac{t^c}{(b + t^d)} + c$
	Sloboda	$F(t) = a e^{-b e^{-ct^d}}$
Funções Densidade de Probabilidade	Weibull	$F(t) = a(1 - e^{-bt^c})$
	Gamma	$F(t) = \frac{1}{\Gamma(a)} \int_0^t e^{-x} x^{a-1} dx$
	Beta	$F(t) = \frac{\Gamma(a+b)}{\Gamma(a)\Gamma(b)} \int_0^t x^{a-1} (1-x)^{b-1} dx$
	Sb Johnson	$F(t) = \Phi \left[a + b \text{Ln} \left(\frac{t-c}{d-t} \right) \right]$

Legenda: F(t) = Função de crescimento biológico ou função densidade de probabilidade em função do tempo; t = idade de exploração em anos; a, b, c, d = coeficientes dos modelos; Γ = função gama; Φ = Função densidade acumulada Normal padronizada; e = exponencial de Euler.

$$N(t) = b_0 + b_1 \cdot F(dif) \quad (5)$$

Em que:

$N(t)$ = número de árvores por unidade de área no ano t ;

$R(t)$ = recrutamento acumulado no ano t ;

$M(t)$ = mortalidade acumulada no ano t ;

dif = balanço entre o recrutamento e a mortalidade dos tratamentos em análise, e;

$F(dif)$ = fcb ou fdp cumulativa cuja variável independente é o balanço entre o recrutamento e a mortalidade.

b_i = coeficientes a serem estimados, onde b_0 representa um valor médio de sobrevivência no ano de exploração e b_1 só existe se $F(t)$ for uma fdp.

O recrutamento acumulado é decorrente da abertura de clareiras devido à exploração, bem como a mortalidade ano a ano no mesmo período, sendo ambos atributos reflexo do potencial produtivo do sítio; deste modo para a modelagem do recrutamento e da mortalidade os modelos foram modificados da seguinte forma:

$$R(t) \text{ ou } M(t) = \left(\frac{1}{IV_{\%}^{b_0}} \right) \cdot b_1 \cdot F(t) \quad (6)$$

Em que:

$R(t)$ = recrutamento acumulado no ano t ;

$M(t)$ = mortalidade acumulada no ano t ;

$IV_{\%}$ = Índice de Variação Diamétrica das espécies pioneiras no tratamento i no ano t ;

$R(t)$ = função de crescimento biológico ou fdp acumulada, e;

b_i = coeficientes a serem estimados, onde b_1 só existe se $F(t)$ for uma fdp.

Método e critérios estatísticos usados para a modelagem.

Foram usados como critério estatístico de seleção dos modelos testados: i) o erro padrão da estimativa em porcentagem recalculado ($Syx_{\%}$); ii) o coeficiente de determinação ajustado e corrigido (R_{aj}^2), e; iii) a análise gráfica dos resíduos. Essas estatísticas de ajuste e precisão são utilizadas na escolha e análise de modelos lineares ou não lineares que expressam a relação entre os atributos de uma população (CLOW; URQUHART, 1974). Essas estatísticas são apresentadas da seguinte forma:

$$IA \text{ ou } R_{aj}^2 = 1 - \left(\frac{n-1}{n-p} \right) \left(\frac{SQres}{SQtot} \right) \quad (7)$$

$$Syx_{\%} = \sqrt{\left(\frac{SQres}{n-p} \right) \cdot \frac{100}{\bar{y}}} \quad (8)$$

Em que:

IA ou R_{aj}^2 = Coeficiente de determinação ajustado e corrigido;

$Syx_{\%}$ = Erro padrão da estimativa recalculado (%);

$SQres$ = Soma dos quadrados dos resíduos;

$SQtot$ = Soma dos quadrados totais;

\bar{y} = Média da variável de interesse observada;

n = Número de observações, e;

p = Número de coeficientes do modelo.

O ajuste dos modelos foi realizado com auxílio do aplicativo do software *Microsoft Excel 2007*, denominado SOLVER. Este otimizador do MS EXCEL permite a resolução de problemas ligados à pesquisa operacional, em sua grande maioria relacionada à programação linear e não linear, possibilitando o ajuste de modelos não lineares e probabilísticos em planilhas.

RESULTADOS E DISCUSSÃO

Modelagem do recrutamento

Dentre os 15 modelos testados, a função densidade de probabilidade (fdp) de Weibull proporcionou os melhores ajustes, tanto para as espécies pioneiras como para todas as espécies. O erro padrão da estimativa para o melhor ajuste nas espécies pioneiras foi abaixo de 4,37%, resultado que representa um desvio menor que 4 árvores em termos absolutos.

Os dois melhores ajustes para o total de espécies amostradas apresentaram o mesmo valor para o Índice de Schlaegel, e uma diferença de 0,03% para o erro padrão da estimativa. O erro para o primeiro e para o segundo melhores foi respectivamente 4,69% e 4,72%, ambos com um IA de 0,9942 (Tabela 2).

Vanclay (1989) utilizou um modelo linear múltiplo na prognose do total de recrutamento, bem como para a proporção de ingresso de cinco grupos de espécies com DAP acima de 20 cm em florestas tropicais úmidas ao norte do Estado de Queensland, na Austrália. Esse autor não apresenta as estatísticas de ajuste e precisão do modelo, porém o considerou como satisfatório, devido ao uso de variáveis independentes como a área basal de todas as espécies, e a referente a cada grupo de espécies, e a qualidade do sítio obtida pela análise de solos, grupos de espécies na área e o histórico da área basal e volume por unidade de área anteriormente à exploração.

Tabela 2. Estatísticas de ajuste e precisão dos dois melhores modelos para a descrição do recrutamento acumulado das espécies pioneiras e para o todas as espécies.

Table 2. Statistical values of fitting accuracy of the two best models for description of the accumulated recruitment of pioneer species and for all species.

Grupo	Modelo	b_0	b_1	a	b	c	d	IA	syx _%
Pioneiras	Weibull	0,705	13,950	3,0000	8,5249	1,3076		0,9949	4,37%
	Beta	0,706	14,228	1,5155	178,8033	2,9273	1000,00	0,9947	4,44%
Todas as espécies	Weibull	0,579	59,702	2,3891	14,3775	1,2583		0,9942	4,69%
	Yoshida I	0,580	1,0000	82,5336	78,8041	-4,6470	1,5652	0,9942	4,72%

Na modelagem de todas as espécies por unidade de área, vê-se que a precisão alcançada pela fdp adaptada de Weibull denota a eficiência da incorporação do IV% no modelo, bem como a eficiência da análise do recrutamento como um evento cumulativo no processo de ocupação da floresta.

Para avaliar o crescimento e produção de uma Floresta Semidecídua Montana no estado de Minas Gerais, Scolforo et al. (1996) utilizaram um modelo de recrutamento em função do DAP. A função resultou em excelente ajuste com R² de 0,999 e erro padrão da estimativa de 3,48%. Já Alder e Silva (2000), aplicando modelos para florestas exploradas em duas regiões, Jari e Tapajós, pelo sistema CAFOGROM, obtiveram um coeficiente de determinação de 0,596 utilizando como variável independente a área basal das árvores removidas da floresta explorada.

É possível visualizar na Figura 1, o desempenho dos modelos adaptados de Weibull na modelagem do recrutamento das pioneiras e do total de espécies para os tratamentos T1, T2 e T3. A modelagem do recrutamento acumulado evidenciou a diferença entre os tratamentos, resultante das características do sítio, bem como dos tratamentos silviculturais. A curva ajustada para os três tratamentos passa sobre os dados observados em quase toda sua extensão, fato que é um indicativo da eficiência e precisão dos modelos. A intensidade e a taxa com que o recrutamento

ocorre estão intimamente ligadas ao tamanho da clareira e a capacidade regenerativa do sítio, já que em florestas perturbadas por eventos naturais ou pela ação do homem a regeneração natural e o recrutamento são as variáveis respostas à abertura de clareiras (SHUGGART, 1984).

O tratamento com maior ingresso acumulado de espécies pioneiras dentre todos é o T3, seguido por T1 e T2, resultado que corroborando os resultados encontrados na modelagem de todas as espécies amostradas. É possível afirmar que a produção por unidade de área em número de espécies não apresentou uma correlação direta com a intensidade de exploração, caso ocorresse, o ingresso acumulado seria mais intenso em T3, T2 e T1, conforme a ordem decrescente de intensidade de exploração.

Quando a modelagem do recrutamento é aplicada a diversas espécies, os modelos podem prevê-lo para os diferentes grupos que compõem a floresta, ou podem prever para todas as espécies, e então determinar o recrutamento para cada grupo pela proporção média que ocupa do todo (VANCLAY, 1994). No caso da presente pesquisa, a modelagem do recrutamento foi efetuada de forma separada para as espécies pioneiras, devido à sua importância no desenvolvimento de ambientes perturbados, já que seu grau de ocupação e sua variabilidade estrutural são indicativos da qualidade do sítio e da dinâmica florestal.

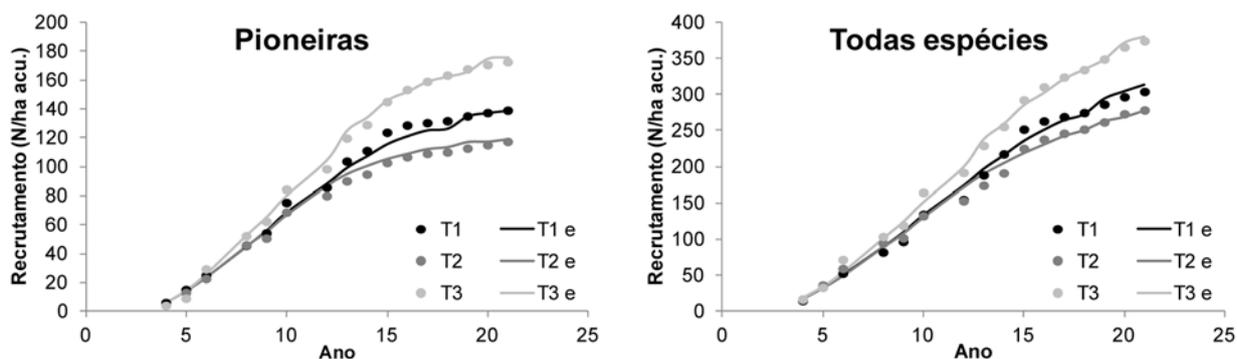


Figura 1. Curvas médias ajustadas sobre os dados observados de recrutamento acumulado das espécies pioneiras e todas as espécies em todos os tratamentos.

Figure 1. Adjusted curves on the observed cumulative data of recruitment of pioneer species and all species in all treatments.

Nas diferentes intensidades de exploração, as taxas anuais médias de recrutamento das espécies pioneiras nos tratamentos T1, T2 e T3 foram respectivamente $1,70 \pm 0,39\%$; $1,40 \pm 0,45\%$ e $2,32 \pm 0,53\%$ (IC 95%); Para o total de espécies as percentagens médias foram $3,71 \pm 0,67\%$; $3,52 \pm 0,69\%$ e $5,03 \pm 0,80\%$ (IC 95%), para T1, T2 e T3 respectivamente. Ao observar as médias, tanto para as espécies pioneiras quanto para o total, os valores percentuais de recrutamento seguem a sequência de maior produção em T3 seguido de T1 e T2.

Em ambientes recém perturbados, a taxa de recrutamento tem um incremento exponencial no tempo, e, após um ápice de rendimento em ingresso, a taxa de recrutamento tem um crescimento menor ao longo do tempo de recuperação, permitindo ser modelada por funções biomatemáticas com características sigmóides, e com pontos de inflexão que identificam essas mudanças descritas.

Essa afirmativa é facilmente observada na Figura 2, onde estão presentes as representações gráficas do recrutamento corrente, a partir da primeira derivada do modelo de recrutamento acumulado das espécies pioneiras, bem como do total populacional de cada tratamento.

O ingresso de espécies pioneiras se dá de uma forma imediata, atingindo um máximo recrutamento anteriormente ao máximo das espécies não pioneiras, efeito amplamente observado e descrito por diversos pesquisadores (SHUGGART, 1984; SWAINE; WHITMORE, 1988;

WHITMORE, 1989). As curvas da Figura 2 indicam que o máximo recrutamento de espécies pioneiras se dá no oitavo ano após exploração, em 1995. Já para o total de espécies esse máximo é atingido no décimo ano, 1997, com um valor médio estimado por hectare de 17 para T1 e T2, e 20 para T3.

Modelagem da mortalidade

Dentre todos os modelos testados para a modelagem da mortalidade acumulada das espécies pioneiras e do total por unidade de área, os modelos adaptados de Sloboda e de Weibull para as espécies pioneiras e Weibull e Levakovic I para todas as espécies respectivamente proporcionaram os melhores desempenhos dentre os demais testados (TABELA 3).

Stepka et al. (2011) analisando funções amplamente conhecidas e desenvolvidas na modelagem do recrutamento e da mortalidade de um fragmento de Floresta Ombrófila Mista no Estado do Paraná em Irati – Brasil, concluíram que há um efeito do tamanho das parcelas na precisão dos modelos, sendo que parcelas de 1 ha produzem melhores estatísticas de ajuste e precisão (R^2 e $Sy_{x\%}$ de 0,3409 e 24,86%). Quando aplicado um modelo por classe de DAP verifica-se um aumento de R^2 (0,991); entretanto, há também um aumento do erro médio chegando a 25,3 %.

Segundo Vanclay (1991) frequentemente existe uma correlação significativa entre o incremento diamétrico durante um período precedente e a sobrevivência durante o período sub-

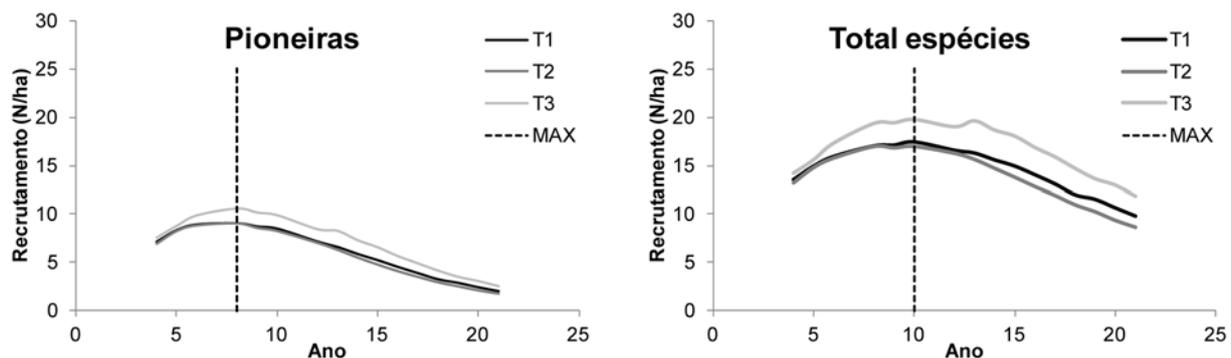


Figura 2. Recrutamento das espécies pioneiras e total da população por hectare, para todos os tratamentos.
Figure 2. Recruitment of pioneer species and total population per hectare for all treatments.

Tabela 3. Estatísticas de ajuste e precisão dos dois melhores modelos para a descrição da mortalidade acumulada das espécies pioneiras e para o todas as espécies.

Table 3. Statistical values of fitting accuracy of the two best models for description of the accumulated mortality of pioneer species and for all species.

Grupo	Modelos	b_0	b_1	a	b	c	d	IA	$sy_{x\%}$
Pioneiras	Sloboda	0,226	1,0000	76,968	4,8183	0,0189	1,4456	0,9837	10,84%
	Weibull	0,226	68,280	-13,135	38,803	5,1483		0,9836	10,90%
Todas as espécies	Weibull	0,262	170,23	-2,4445	33,990	2,0119		0,9828	8,56%
	Levakovic I	0,258	1,0000	141,23	9,9E+05	0,3944	3,9303	0,9827	8,59%

sequente, e diversos investigadores empregaram o incremento diamétrico passado na predição da sobrevivência por unidade de área, pois tal medida é de fácil obtenção e denota um aspecto estrutural da floresta em análise. A incorporação do IV% nos modelos utilizados resultou em um ajuste de bom desempenho, possibilitando uma diferenciação dos tratamentos pela análise gráfica, conforme as características adquiridas do modelo matemático.

As espécies pioneiras em geral possuem um ciclo de vida curto, comumente de 20 a 30 anos. Seu crescimento e grau de ocupação em ambientes perturbados são rápidos, ocupando clareiras num período muito curto de tempo (SWAINE; WHITMORE, 1988; WHITMORE, 1989). Isso significa que no período entre 20 e 30 anos ocorrerá a maior frequência de mortalidade por unidade de área nos tratamentos explorados, já que os indivíduos pioneiros estarão sofrendo os efeitos da senescência e da competição causada pelo recrutamento dos indivíduos não pioneiros no dossel da floresta.

Na Figura 3 estão presentes as curvas ajustadas para todos os tratamentos em análise, possibilitando a análise do desempenho do ajuste para cada tratamento e grupo de espécies. A mortalidade nos três tratamentos está em uma fase crescente, em que conforme o aumento da idade há um aumento crescente da mortalidade corrente, perfazendo um incremento exponencial até a última data de pós-exploração sob análise.

Essa mortalidade acumulada crescente e diferenciada entre os tratamentos indica que o número de espécies que morreram no período posterior à exploração não foi constante, porém se deu conforme as características e condições do sítio, sempre com um acréscimo quando comparado ao período anterior e com intensidade e inclinação diferenciada conforme as condições

do sítio e grupo de espécies em análise.

Em geral, o número máximo de árvores vivas em um povoamento é inversamente proporcional ao tamanho das árvores, conforme Reineke (1933), e o número máximo de árvores que um povoamento pode suportar diminui com a idade, já que as árvores constantemente ficam maiores e a competição aumenta. Esse incremento acumulado constante da mortalidade é reflexo do grau de ocupação em termos de estoque de árvores em cada tratamento. Analisando apenas este aspecto é possível afirmar que a capacidade média em número de indivíduos em cada tratamento está acima da média de ambientes primários, denotando uma mortalidade acentuada devido à competição e ao próprio ciclo de vida das espécies pioneiras em análise.

Muitos pesquisadores tratam a mortalidade como um evento discreto e por isso descontínuo no tempo (VANCLAY, 1994; SCOLFORO, 2006; CAMPOS; LEITE, 2009). Geralmente a modelagem que esses autores propuseram se faz com o uso da mortalidade corrente como variável a ser predita, ou a probabilidade de sua ocorrência. Esse aspecto é tido tanto para a mortalidade corrente total, quanto para as diferentes classes diamétricas ou grupos de espécies da população florestal. Esses modelos gerados proporcionam no geral coeficientes de determinação baixos e erros padrão altos (VANCLAY, 1991; SCOLFORO et al. 1996; ROSSI et al. 2007; STEPKA et al. 2011). Os resultados obtidos são reflexos da forma de tratamento dos dados, pois Moser (1972) e Atta-Boateng e Moser (2000), tratando a dinâmica desse atributo como um evento cumulativo obtiveram bons resultados na modelagem da mortalidade.

Lima (2010) já havia identificado uma variabilidade acentuada da mortalidade e recrutamento corrente nos diferentes tratamentos explorados na mesma área de estudo. Entretanto

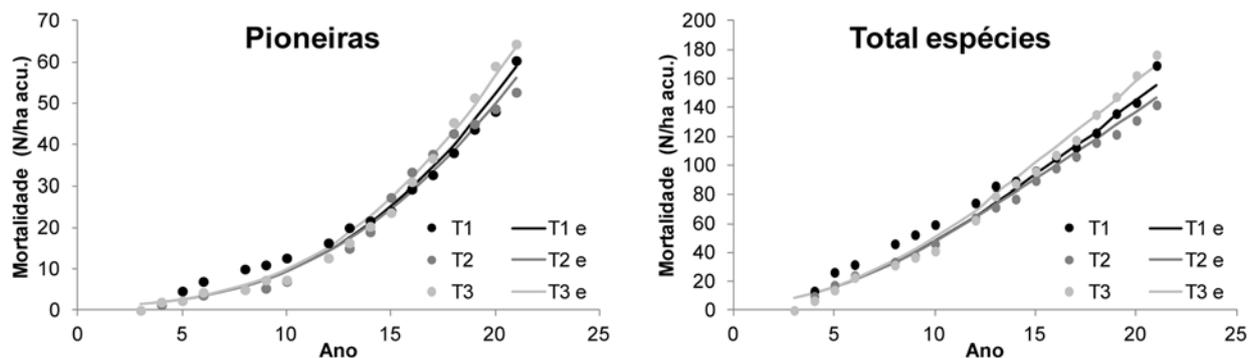


Figura 3. Curvas médias ajustadas sobre os dados observados de mortalidade acumulada das espécies pioneiras e todas as espécies em todos os tratamentos.

Figure 3. Adjusted curves on the observed cumulative data of mortality of pioneer species and all species in all treatments.

a análise de variância (ANOVA) de medidas repetidas aplicada por esse autor identificou que os tratamentos diferem entre si e que há uma descontinuidade da taxa de mortalidade nos mesmos, e não como esse resultado deveria ser tratado para fins de modelagem matemática.

A mortalidade relacionada com a supressão aumenta com o incremento da frequência de árvores (ROSSI et al. 2007), sendo que grande parte da mortalidade de florestas exploradas, multiêneas e heterogêneas, ocorrem nos indivíduos recrutados, que devido à excessiva competição por luz e espaço acabam sucumbindo ao domínio dos indivíduos previamente estabelecidos em clareiras pequenas, ou áreas pouco perturbadas (D'OLIVEIRA e BRAZ, 2006). A mortalidade é menor em sítios bons, em plantios florestais com fins produtivos e homogêneos em espécie, devido à ausência do compute do ingresso e da regeneração da mesma e de diferentes espécies nesses ambientes homogêneos.

Nos tratamentos T1, T2 e T3, as taxas anuais médias de mortalidade das espécies pioneiras nos tratamentos em análise foram $0,73 \pm 0,20\%$; $0,66 \pm 0,21\%$ e $0,86 \pm 0,25\%$ (IC 95%) respectivamente; Para o total de espécies as percentagens médias foram $2,06 \pm 0,39\%$; $1,79 \pm 0,27\%$ e $2,36 \pm 0,42\%$ (IC 95%), nos tratamentos T1, T2 e T3 respectivamente. Ao observar as médias, tanto para as espécies pioneiras quanto para o total, os valores percentuais de mortalidade seguem a ordem de grandeza apresentada pelos valores percentuais médios de recrutamento, apresentando maiores acumulos em T3 seguido de T1 e T2.

Na Figura 4 pode-se observar que as duas curvas em análise apresentam comportamentos distintos para os dois grupos em análise, sendo mais acentuada para o grupo das pioneiras. Este fato se deve ao pico de recrutamento que ocorre no oitavo ano após a exploração (FIGURA 3), o que gera um aumento acentuado do número de indivíduos desse grupo na

população, originando maior competição e mortalidade mais acentuada quando comparada à curva para todas as espécies.

Como constatado por diversos pesquisadores a maior parte das espécies pioneiras morre entre 20 e 30 anos após o distúrbio causador de clareiras no dossel florestal (GRUBB, 1977; DENSLOW, 1980; SHUGGART, 1984; SWAINE; WHITMORE, 1988; WHITMORE, 1989). Na presente pesquisa a estimativa do ano em que ocorrerá a maior frequência de mortalidade será no ano 24, sendo que após esse ano a mortalidade regride de forma não linear atingindo patamares similares aos de florestas primárias.

A mortalidade no tratamento T3, para ambos os grupos, é a mais acentuada dentre os três estudados. Conforme o modelo ajustado para todos os tratamentos é possível afirmar que no vigésimo segundo ano após a exploração, ano de 2009, observa-se a máxima mortalidade por unidade de área em todos os tratamentos. A inclinação das curvas que descrevem a mortalidade corrente para o total da população é mais suave, com um ápice mais platicúrtico, o que indica uma recuperação mais tardia da mortalidade corrente até os níveis de ambientes primários.

Modelagem da sobrevivência

A Tabela 4 apresenta as estatísticas de ajuste e precisão para os melhores modelos propostos para a modelagem da sobrevivência das pioneiras e de todas as espécies nos três tratamentos em análise.

Todos os modelos testados para a modelagem das pioneiras apresentaram Índice de Schlaegel acima de 0,97 e erro padrão da estimativa abaixo de 4,5%. Os dois melhores ajustes para esse grupo são decorrentes de duas funções de crescimento biológico amplamente usadas na modelagem da sobrevivência, a Logística e o modelo de Mitscherlich, conhecido como Monomolecular. O modelo Logístico e o Monomolecular

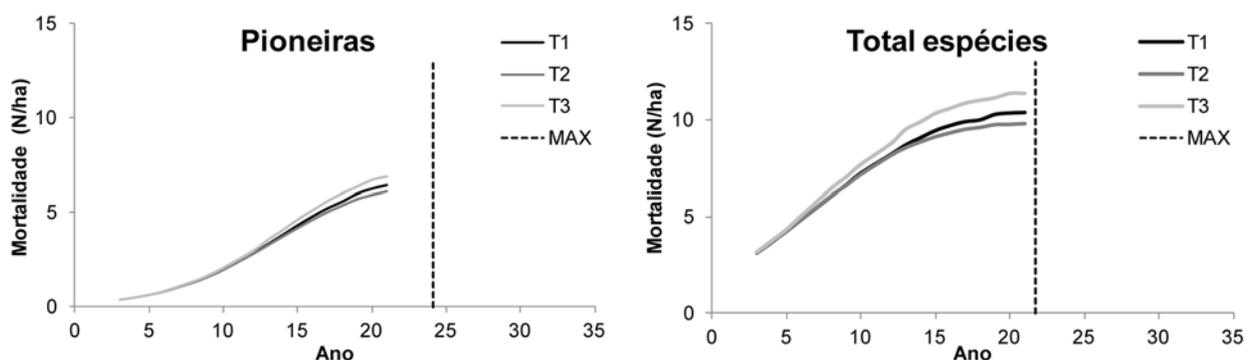


Figura 4. Mortalidade das espécies pioneiras e total da população por hectare, para todos os tratamentos.
Figure 4. Mortality of pioneer species and total population per hectare for all treatments

Tabela 4. Estatísticas de ajuste e precisão dos dois melhores modelos para a descrição da sobrevivência das espécies pioneiras e de todas as espécies.

Table 4. Statistical values of accuracy and fitting of the two best models for description of survival of pioneer species and all species.

Grupo	Modelos	b_0	b_1	a	b	c	d	IA	syx _%
Pioneiras	Logistic	13,708	1,0000	186,67	0,0234	3,1775		0,9820	3,71%
	Monomolecular	13,693	1,0000	186,69	0,0234	-3,1767		0,9820	3,71%
Todas as espécies	Levakovic I	501,66	1,0000	174,52	1,0E+20	0,1377	8,9761	0,9223	2,75%
	Monomolecular	475,35	1,0000	215,11	0,0217	-7,0262		0,9216	2,76%

apresentaram IA de 0,9820 e Syx_% de 3,71, valores pouco distantes do terceiro melhor ajuste, a fdp adaptada de Weibull, cujo IA foi de 0,9819 e erro padrão da estimativa em percentagem de 3,72 %. Já para o total de espécies o melhor ajuste foi proporcionado pelo modelo adaptado de Levakovic I, seguido pela função monomolecular e Logística. O melhor R² ajustado e corrigido foi de 0,9223, sendo que o modelo de melhor desempenho nesse quesito proporcionou um erro padrão da estimativa de 2,75%, o mais baixo dentre todos os modelos testados.

O desempenho das curvas ajustadas sobre os dados observados corrobora com as estatísticas de ajuste dos melhores modelos, apresentando um bom ajuste do modelo Logístico aos dados de sobrevivência observada das espécies pioneiras (FIGURA 5). A curva estimada para os três tratamentos em análise passa sobre os pontos observados, não deixando dúvida que o ajuste proposto resulta em modelos confiáveis na previsão da sobrevivência por unidade de área.

A separação dos dados em grupos ecológicos e a inclusão de variáveis que expressam a variabilidade estrutural dos sítios estudados evidenciaram a eficiência do uso de funções não lineares, como a função Logística, na modelagem da mortalidade da floresta em análise. Entretanto Vanclay (1991) não obteve bons ajustes utilizando a função Logística na modelagem da probabilidade da mortalidade de 100 espécies tropicais no Estado de Queensland, Austrália. O autor

concluiu que o agrupamento taxonômico não proporciona uma contribuição significativa na modelagem da mortalidade, devido às diferenças ecológicas das espécies em um mesmo táxon.

As curvas estimadas para todas as espécies obtidas pelo modelo de Levakovic I adaptado, proporcionaram um bom ajuste sobre os dados de sobrevivência por unidade de área, com ressalvas ao tratamento T1, onde o modelo ajustado subestima o número total de indivíduos por hectare, ao longo de todo o rol de dados usados na modelagem (FIGURA 5). Entretanto o erro padrão da estimativa para o ajuste é menor que 4%, o que representa aproximadamente 16 árvores por unidade de área.

Na Figura 5 o comportamento de maior sobrevivência no tratamento T3 seguido de T1 e T2, corrobora com os resultados encontrados na modelagem do recrutamento e mortalidade, tanto para as espécies pioneiras quanto para o total populacional. Essa diferente produção em termos de números de indivíduos por unidade de área é explicada pela diferente intensidade de exploração nos tratamentos em análise, bem como pela capacidade do sítio em se recompor estruturalmente.

Diferentemente de uma floresta primária, a densidade de espécies pioneiras em ambientes de bordadura de floresta e em áreas perturbadas é maior e proporcional ao tamanho da clareira e a distância da bordadura da floresta ou clareira, bem como o tempo em que a floresta permanece

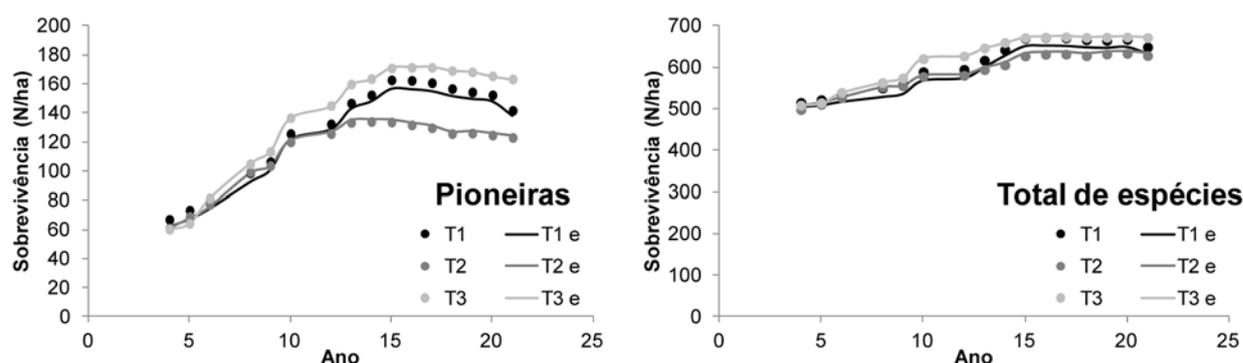


Figura 5. Curvas médias ajustadas sobre os dados observados de sobrevivência das espécies pioneiras e todas as espécies em todos os tratamentos.

Figure 5. Adjusted curves on the observed data of survival of pioneer species and all species in all treatments.

com o dossel aberto. (SHUGGART, 1984; SWAINE; WHITMORE, 1988; GALDINO, 2008). Moser (1972), quando propôs seu modelo de crescimento e produção para florestas primárias, se ateu à modelagem do recrutamento e da mortalidade acumulada e corrente como eventos independentes no espaço e no tempo. Entretanto o autor não identificou que esses eventos podem ser modelados por funções probabilísticas ou de crescimento sigmóides por ocorrerem em ambientes competitivos, de rendimento cumulativo, condicionados pela Lei dos Rendimentos Decrescentes.

Os modelos utilizados para a modelagem da sobrevivência de uma população qualquer devem possuir como domínio o intervalo fechado entre zero e um, tendo como variável dependente a probabilidade de sobrevivência ou a sobrevivência absoluta, tomando-se o cuidado de ampliar o intervalo de funcionamento da função para toda amplitude de valores de sobrevivência (BUCHMAN et al. 1983; ZEIDE, 1993; VANCLAY, 1994; ROSSI et al. 2007).

Todos os modelos testados possuem essas características, destacando-se o modelo Logístico como sendo o mais usado e conhecido nas ciências ecológicas para esse tipo de modelagem (ZEIDE, 1993). Nos modelos probabilísticos usados, o coeficiente b_1 é o ampliador do intervalo de zero a um; para os modelos de crescimento biológico o coeficiente n já faz esse papel, sendo o estimador do máximo valor possível que a sobrevivência absoluta pode atingir entre o mínimo observado e o máximo estimado.

O balanço entre o recrutamento e a mortalidade em ambientes perturbados entra em equilíbrio dinâmico após anos de recuperação florestal, depois desse longo período, as taxas correntes de mortalidade e recrutamento se igualarão e terão valores muito similares ou iguais aos ambientes primários, entre 1 e 2% (ROSSI et al. 2007). Na Figura 5 é possível identificar esse acúmulo de sobrevivência, indicando que em um futuro próximo esse equilíbrio deverá ocorrer em diferentes patamares para os tratamentos avaliados.

CONCLUSÕES

O modelo que melhor descreveu o recrutamento acumulado, tanto para as espécies pioneiras quanto para todas as espécies, é a função densidade de probabilidade adaptada de Weibull.

No oitavo ano após a exploração (1995), ocorreu o máximo recrutamento corrente por

unidade de área das espécies pioneiras; Para o total de espécies esse máximo recrutamento ocorre no décimo ano (1997), para todos os tratamentos em análise, sendo mais intenso no tratamento T3, seguido de T1 e T2;

O modelo que melhor descreveu a mortalidade acumulada das espécies pioneiras foi o modelo adaptado de Sloboda; O melhor modelo para a descrição da mortalidade acumulada por unidade de área para o total da população foi a função probabilística adaptada de Weibull;

Conforme a característica probabilística dos modelos ajustados, no vigésimo quarto ano (2011) pós-exploração, ocorreu a maior mortalidade corrente por unidade de área para as espécies pioneiras; Para todas as espécies esse máximo ocorreu próximo ao vigésimo segundo ano (2009), sendo mais acentuada no tratamento T3 seguido de T1 e T2;

O modelo que melhor descreveu a sobrevivência das espécies pioneiras foi a função de crescimento biológico adaptada Logística, podendo ser substituída pela função desenvolvida por Mitscherlich, devido a igualdade estatística dos dois modelos;

O modelo adaptado de Levakovick I proporcionou as melhores estatísticas de ajuste e precisão na modelagem da sobrevivência do total de espécies por unidade de área para todos os tratamentos em análise, sendo portanto indicado para a descrição e prognose da dinâmica desse atributo.

AGRADECIMENTO

Os autores agradecem ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico, o CNPq, pelas bolsas de estudo e produtividade. Agradecemos ao Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA) pelo apoio e pela iniciativa no desenvolvimento do Projeto INCT – Madeiras da Amazônia.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

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

ATTA-BOATENG, J.; MOSER, J. W. Growth and yield model application in tropical rain forest management. *USDA Forest Service NC General Technical Report*, St. Paul, n. 212, p. 473 - 480. 2000.

- BUCHMAN, R.G. PEDERSON, S. P.; WALTERS, N. R. A tree survival model with application to species of the Great Lakes region. **Canadian Journal of Forest Research**, Ottawa, v. 13, n. 4, p. 601- 608, 1983.
- BUGMANN, H. A review of forest gap models. **Climatic change**, Netherlands, v. 51, p. 259-305, 2001
- CAMPOS, J.C.C.; LEITE, H.G. **Mensuração florestal: Perguntas e respostas**. 3. ed. Viçosa: Editora UFV, 2009, 548 p.
- CLOW, D. J.; URQUHART, N. S. **Mathematics in biology: calculus and related topics**. New York: W. W. Norton & Company, Inc. 1974. 727 p.
- DENSLOW, J. S. Gap partitioning among tropical rain forest trees. **Biotropica**, Lawrence, v. 12, n. 1, p. 47-55, 1980.
- D'OLIVEIRA, M. V. N.; BRAZ, E. M. Estudo da dinâmica da floresta manejada no projeto de manejo florestal comunitário do PC Pedro Peixoto na Amazônia Ocidental. **Acta Amazonica**, Manaus, v. 36, n. 2, p. 177-182. 2006.
- GALDINO, G. **Estrutura populacional de árvores pioneiras em áreas de borda de duas regiões na Amazônia brasileira**. 2008. 48 p. Dissertação (Mestrado em Biodiversidade Tropical) – Universidade Federal do Amapá. Macapá, 2008.
- GRUBB, P.J. The maintenance of species-richness in plant communities: the importance of the regeneration niche. **Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society**, Cambridge, v. 52, p. 107-145, 1977.
- LIMA, A. J. N. **Avaliação de um sistema de inventário florestal contínuo em áreas manejadas e não manejadas do Estado do Amazonas (AM)**. 2010. 181 p. Tese (Doutorado em Ciências de Florestas Tropicais) – Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, Manaus, 2010
- MCINTYRE, S.; LAVOREL, S.; LANDSBERG, J.; FORBES, T. D. A. Disturbance response in vegetation – towards a global perspective on functional traits. **Journal of Vegetation Science**, Oxford, v. 10, n. 5, p. 621-630, 1999.
- MOSER, J. W. Dynamics of an uneven-aged forest stand. **Forest Science**, Bethesda, v. 18, n. 3, p. 184-191, 1972.
- NASCIMENTO, R. G. M. **Modelagem e prognose da produção de uma Floresta Tropical Úmida Densa de Terra – Firme na Amazônia Central**. 2012. 155 p. Dissertação (Mestrado em Engenharia Florestal) – Universidade Federal do Paraná, Curitiba, 2012.
- PIMENTEL-GOMES, F. O índice de variação, um substituto vantajoso do coeficiente de variação. **Circular Técnica IPEF**, Piracicaba, n. 178, 1991, 5 p.
- REINEKE, L. H. Perfecting a stand-density index for even-aged forest. **Journal of Agricultural Research**, Washington, v. 46, n. 7, p. 627-638, 1933.
- ROSSI, L. M. B.; KOHELER, H. S.; SANQUETA, C. R.; ARCE, J. E. Modelagem de mortalidade em florestas naturais. **Floresta**, Curitiba, v. 37, n. 2, p. 275-291 mai/ago. 2007.
- SCOLFORO, J.R.S; PULZ, F. A.; MELLO, J. M.; OLIVEIRA FILHO, A. T. Modelo de produção para floresta nativa como base para manejo sustentado. **Cerne**, Lavras, v. 2, n. 1, p. 112-137, 1996.
- SCOLFORO, J. R. S. **Biometria florestal: Modelos de crescimento e produção florestal**. Lavras: UFLA/FAEPE, 2006. 393 p.
- SHUGGART, H. H. **A Theory of Forest Dynamics: The Ecological for Succession Model**. New York: Springer-Verlag Inc., 1984, 278 p.
- STEPKA, T. E.; DIAS, A. N.; FIGUEIREDO FILHO, A.; MACHADO, S. A.; LISBOA, G. S. Modelagem do ingresso e da mortalidade de um fragmento de Floresta Ombrófila Mista no Centro-Sul do Estado do Paraná. In: SIMPÓSIO LATINO-AMERICANO SOBRE MANEJO FLORESTAL, 5., 2011, Santa Maria. **Anais...** Santa Maria: UFSM, 1984, p. 763-769.
- SWAINE, M. D., WHITMORE, T. C. On the definition of ecological species groups in tropical rain forests. **Vegetatio**, Amsterdam, v. 75, n. 1-2, p. 81-86, 1988.
- VANCLAY, J. K. **Modelling forest growth and yield: applications to mixed tropical forests**. Wallingford: CAB International, 1994, 312 p.

VANCLAY, J. K. Mortality functions for north Queensland rain forests. **Journal of Tropical Forest Science**, Kuala, v. 4, n. 1, p. 15–36, 1991.

VANCLAY, J. K. A growth model for north Queensland rain forests. **Forest Ecology and Management**, Amsterdam, v. 27, n. 3-4, p. 245–271, 1989.

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

ZEIDE, B. Analysis of growth equations. **Forest Science**, Bethesda, v. 39, n. 3, p. 594-616, ago. 1993.

Recebido em 08/02/2013
Aceito para publicação em 23/05/2013