

Regeneração de florestas tropicais Tropical forest regeneration

Robin Chazdon

University of Connecticut. Storrs, Connecticut, USA

Resumo: Após distúrbios antropogênicos ou naturais de larga escala, a regeneração de florestas tropicais segue uma progressão de estágios por meio dos quais os estágios florestais gradualmente aumentam a riqueza de espécies e a complexidade estrutural e funcional. Trajetórias sucessionais e taxas de mudanças sofrem ampla variação conforme a natureza do uso anterior da terra, a proximidade da floresta primária e a disponibilidade de fauna dispersora de sementes. As florestas regenerantes rapidamente acumulam nutrientes e carbono na vegetação, na serapilheira e no solo, mas a recuperação da composição de espécies pode levar séculos. As florestas tropicais em regeneração fornecem recursos e serviços ecossistêmicos essenciais que sustentam milhões de pessoas que dependem delas. Nos casos em que houve degradação do solo e as fontes de sementes são limitadas, estratégias de reflorestamento podem iniciar a sucessão da floresta e expandir a cobertura florestal. O reflorestamento requer um alinhamento dos fatores socioeconômico, político e ecológico que conduzam a diferentes caminhos, e a qualidade do reflorestamento varia segundo a região geográfica.

Palavras-chave: Regeneração florestal. Uso da terra. Restauração. Crescimento secundário. Sucessão.

Abstract: Following large-scale human or natural disturbances, the regeneration of tropical forests follows a progression of stages through which forest assemblages gradually become enriched with species and increase in structural and functional complexity. Successional pathways and rates of change vary widely according to the nature of prior land use, the proximity of old-growth forest, and the availability of seed-dispersing fauna. Regenerating forests rapidly accumulate nutrients and carbon in vegetation, litter, and soil, but recovery of species composition may take centuries. Regenerating tropical forests provide essential resources and ecosystem services that support millions of forest-dependent people. When soils have been degraded and seed sources are limited, active reforestation approaches can initiate forest succession and expand forest cover. Reforestation requires an alignment of socio-economic, political, and ecological factors leading to different pathways and quality of reforestation vary across geographic regions.

Keywords: Forest regeneration. Land use. Restoration. Second-growth. Succession.

CHAZDON, R. L., 2012. Regeneração de florestas tropicais. **Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi. Ciências Naturais** 7(3): 195-218. Autor para correspondência: Robin L. Chazdon. University of Connecticut. Department of Ecology and Evolutionary Biology. Storrs, CT USA 06269-3043 (robin.chazdon@uconn.edu).

Recebido em 06/08/2012

Aprovado em 07/12/2012

Responsabilidade editorial: Toby Gardner

Texto traduzido para o português por Horacio Higuchi (Museu Paraense Emílio Goeldi/MCTI)

Este artigo será publicado em "The Encyclopedia of Biodiversity", 2nd edition, Robin Chazdon, "Tropical Forest Regeneration", Copyright Elsevier (2013).



DESMATAMENTO E REGENERAÇÃO DE FLORESTAS NA REGIÃO TROPICAL

O século XX representou um período de desmatamento sem precedentes nas regiões tropicais do planeta. Há indícios promissores de que essas taxas de desmatamento venham declinando paulatinamente devido ao aumento das taxas de reflorestamento e regeneração florestal natural. As taxas de desmatamento tropical caíram de 16 milhões de hectares/ano durante a década de 1990 a 13 milhões de hectares/ano no período 2000-2010 (FAO, 2010). Na África e na Ásia, menos de 20% das florestas em 2010 foram classificadas como primárias, sem indicações visíveis de distúrbio antropogênico. Alguns países tropicais – como o Vietnã, Costa Rica, El Salvador, Porto Rico e Índia – apresentaram um aumento líquido da cobertura florestal ao longo dos últimos dez a vinte anos (Chazdon, 2008a). Embora a regeneração florestal na região tropical não seja capaz de substituir matas primárias, florestas secundárias podem oferecer *habitats* adequados a várias espécies florestais (Chazdon *et al.*, 2009; Dent & Wright, 2009) e representam importantes sumidouros de carbono atmosférico, compensando parcialmente as emissões globais de carbono (Pan *et al.*, 2011). Além disso, florestas tropicais em regeneração constituem fontes essenciais de madeira e produtos não madeireiros que sustentam milhões de pessoas que vivem da floresta.

A pequena escala espacial das mudanças de uso da terra e a dificuldade em se distinguirem os estágios precoces de crescimento secundário de plantios ou pousos curtos implicam desafios significativos na avaliação de áreas de florestas tropicais que passam por regeneração natural. Asner *et al.* (2009) fizeram a estimativa conservadora de que 1,2% das florestas tropicais úmidas do planeta estaria passando por regeneração secundária de longo prazo ao final do século XX, mas uma nova análise de seus dados, por Wright (2010), mostra que essa porcentagem deveria ser aumentada para ao menos 11,8%. Essa estimativa não inclui as florestas comprometidas com regeneração antes da década de 1990, e se baseia apenas em áreas escolhidas

que contavam com uma série temporal de dados obtidos por satélite. Como a regeneração natural tende a ocorrer em áreas pequenas e isoladas num processo espacialmente difuso, é muito difícil detectá-la por meio de métodos de sensoriamento remoto (Kolb & Galicia, 2012). A importância cada vez maior das florestas secundárias em todo o mundo alerta para a necessidade urgente de se entender os fatores biofísicos e sociais subjacentes que afetam sua regeneração após o abandono de práticas agrícolas e distúrbios naturais.

As florestas tropicais passam por períodos de distúrbio e recuperação segundo diferentes escalas espaciais e temporais (Chazdon, 2003). Distúrbios naturais, tais como furacões, inundações e queimadas, removem parcial ou completamente a cobertura florestal e alteram os solos, com consequências dramáticas para a biodiversidade e para as funções do ecossistema (Whitmore & Burslem, 1988). A derrubada de florestas para o cultivo, a abertura de pastagens ou a extração de madeira causam distúrbios de maneira intensiva e extensiva. Em seguida a distúrbios de grande escala, os processos sucessionais levam a alterações nas espécies que formam comunidades florestais, no tamanho e estrutura das populações de espécies e nas propriedades do ecossistema. As trajetórias sucessionais e as taxas de alteração variam amplamente, conforme a natureza do uso anterior da terra, a proximidade da floresta primária e a disponibilidade de fauna (Chazdon *et al.*, 2007).

A regeneração florestal é um processo de sucessão secundária em nível de comunidade e de ecossistema, sobre uma área desmatada que anteriormente continha floresta. O processo sucessional segue uma progressão de estágios durante os quais florestas apresentam um enriquecimento gradual de espécies e um aumento em complexidade estrutural e funcional. Campos antigos que inicialmente substituem as clareiras abandonadas se transformam em florestas jovens regenerantes, dominadas por espécies de árvores pioneiras de crescimento rápido e alta dispersão. Com o tempo, espécies de plantas e animais características de florestas primárias próximas

vão substituindo, aos poucos, as espécies pioneiras sucessionais. Dependendo da longevidade de cada espécie de árvore colonizadora da fase inicial, florestas primárias podem ser restabelecidas dentro de 100 a 200 anos (Wirth *et al.*, 2009). Mas a sucessão pode ser interrompida ou desviada como consequência de usos da terra intensivos e de grande escala que degradem a fertilidade do solo ou reduzam a disponibilidade da biota local. Nesses casos, intervenções restauradoras tornam-se necessárias para ajudar na fixação de espécies de árvores nativas.

A SUCESSÃO NAS FLORESTAS TROPICAIS APÓS DISTÚRBIOS NATURAIS E ANTROPOGÊNICOS

O LEGADO HISTÓRICO DOS DISTÚRBIOS EM FLORESTAS TROPICAIS

Atualmente, as florestas tropicais representam o legado de períodos sucessivos de colonização, exploração, cultivo, abandono e recrescimento, moldados por ocupações humanas, transformações culturais, catástrofes naturais e mudanças climáticas. Furacões e incêndios também ocorreram reiteradamente em épocas pré-históricas, afetando a composição e a regeneração das florestas tropicais. Em seguida a um furacão pré-histórico que assolou Laguna Negra, no sul da Nicarágua, entre 3830 e 2830 anos a.p., uma série de incêndios ocorreu ao longo de aproximadamente 200 anos, por sua vez seguida de ciclos reiterados de regeneração florestal e queima por incêndio durante vários milhares de anos (Urquhart, 2009). Erupções vulcânicas destruíram florestas antigas e originaram novas matas na Nova Guiné, Sumatra e Cracatoa. No Equador amazônico, há mais de 500 anos, uma inundação catastrófica arrasou toda uma área florestal e seus habitantes. A floresta voltou a crescer desde então, mas a composição de espécies permanece distinta daquela de florestas próximas que foram poupadas pelo histórico aluvião (Pitman *et al.*, 2005).

A herança de antigas ocupações feitas por caçadores-coletores, e posteriormente por sociedades agrícolas que

realizaram transformações intensas e extensas da paisagem, ainda é evidente nas florestas tropicais atuais. Os primitivos caçadores-coletores alteraram de maneira significativa a cobertura florestal, levaram à dispersão geográfica de importantes plantas comestíveis e contribuíram para a extinção de parte da megafauna do Pleistoceno. Os habitantes da floresta se valiam do cultivo precoce de tubérculos neste espaço e da arboricultura de árvores frutíferas, o que aumentou a concentração, abundância e área geográfica de ocorrência de espécies vegetais utilizadas para alimento e abrigo em seus acampamentos, assentamentos e refúgios rupestres. Os colonizadores do Pleistoceno Tardio das Terras Altas da Nova Guiné confeccionavam ferramentas de pedra para derrubar árvores, resultando no aumento da disponibilidade de sementes de *Pandanus*, um alimento básico (Summerhayes *et al.*, 2010). Essas ocupações precoces estão associadas a um aumento na frequência de incêndios e alterações hidrológicas. Na região neotropical, paleoíndios caçavam, pescavam e colhiam frutos ao longo de ricas várzeas e barrancos em grandes rios e junto à costa. As populações humanas se estendiam sobre áreas de terra firme, onde se envolviam em caçadas de amplo espectro e coletas em áreas afastadas dos cursos d'água, e também praticavam horticultura em pequena escala.

Os povos indígenas da Mesoamérica cultivaram árvores e manejaram fragmentos florestais durante mais de 3 mil anos. Os maias plantavam hortos domésticos e manejavam pousios florestais e florestas primárias. Hortos florestais eram tão amplamente difundidos durante o Período Pré-clássico Maia que as florestas contemporâneas da parte sudeste da região de Petén, Guatemala oriental e Belize ocidental são consideradas de origem antropogênica (Campbell *et al.*, 2006). Agregados de espécies de árvores de uso humano em florestas em torno de sítios arqueológicos atuais constituem fortes evidências de manejo silvicultural realizado por povos antigos (Ross, 2011). A persistência e manejo da cobertura florestal em paisagens maias provavelmente favoreceram a rápida regeneração da floresta logo em seguida ao colapso dos

maias, ou vários séculos mais tarde, à época da Conquista Espanhola. Na bacia do Mirador, na parte norte da região de Petén, na Guatemala, sedimentos do Lago Puerto Arturo revelam uma história de derrubadas florestais que tiveram início há mais de 4 mil anos, seguidas por 2 mil anos de atividade agrícola, e um abandono repentino em torno do ano 1000 EC, no final do Período Clássico Tardio (Wahl *et al.*, 2006). O legado de antigos sistemas arboriculturais ainda persiste na atual vegetação das ilhas Salomão, e por toda a Melanésia e Oceania.

O desenvolvimento e a difusão da agricultura exerceram um profundo impacto sobre a estrutura e a composição de florestas tropicais. Atividades humanas ao longo de um período de centenas a vários milhares de anos também produziram mudanças quanto às propriedades do solo e hidrologia da paisagem em toda a bacia amazônica brasileira e em determinadas regiões da Colômbia, Equador, Peru, Venezuela, Bolívia, as Guianas, e da África Ocidental (Woods *et al.*, 2009). No recôndito das florestas de Darién, no Panamá, testemunhos de perfuração com sequências estratigráficas de pólen documentam quase 4 mil anos de derrubadas de matas e cultivo de milho (Bush & Colinvaux, 1994). Essas áreas foram repentinamente abandonadas há cerca de 320 anos, logo após a Conquista Espanhola, e não foram repovoadas. As florestas que as circundam se encontram atualmente num estágio tardio de sucessão secundária. Como as árvores de dossel muitas vezes vivem mais de 300 anos, essas florestas – e muitas outras da Mesoamérica denominadas ‘primárias’ – ainda passam por mudanças sucessionais graduais em termos de composição e estrutura de povoamento, e é possível que as atuais árvores de dossel representem apenas a segunda geração de árvores desde o início da regeneração florestal (Bush & Colinvaux, 1994).

DINÂMICA FLORESTAL E O *CONTINUUM* SUCESSIONAL

Teorias de não equilíbrio substituíram as hipóteses de equilíbrio, lançando uma nova luz sobre a natureza das

alterações sucessionais e respostas a distúrbios. Não existe um momento específico em que a floresta alcance um estado de estabilidade ou ‘clímax’, pois frequentemente ocorrem distúrbios, mesmo durante estágios tardios de sucessão (Chazdon, 2008b). A caracterização de espécies como ‘precoces’ ou ‘tardias’, com respeito à sucessão, muitas vezes envolve distinções arbitrárias com base na natureza das florestas onde diferentes espécies colonizam, recrutam e se reproduzem. Levantamentos repetidos de abundância de espécies em nível de paisagem em florestas secundárias e primárias podem ser utilizados para classificar espécies segundo a sua especialização em diferentes tipos de florestas, utilizando-se abordagens estatísticas rigorosas (Chazdon *et al.*, 2011).

Os estágios sucessionais de uma floresta podem ser definidos com base em três critérios centrais: biomassa total à superfície, estrutura de idade ou tamanho de populações de árvores e composição de espécies. Essas características mudam as diferentes taxas e variam diferencialmente com a escala espacial de medida. Trajetórias sucessionais múltiplas podem ser observadas dentro de uma determinada região tropical, muitas vezes refletindo diferenças no uso anterior da terra (Mesquita *et al.*, 2001). A maioria dos métodos utilizados para detectar distúrbios ou alterações florestais se fundamenta em medidas de estrutura florestal, tais como área basal ou biomassa à superfície, as quais tendem a atingir a estabilidade mais rapidamente do que as medidas de composição de espécies (Letcher & Chazdon, 2009). A única maneira de se distinguir florestas secundárias antigas de matas intocadas pelo homem ou por forças naturais catastróficas é através do conhecimento pormenorizado dos padrões de crescimento e regeneração das espécies, além de estudos cuidadosos sobre a história de povoamentos passados.

Os processos sucessionais ocorrem em todas as florestas em diferentes escalas espaciais e temporais. O termo ‘floresta madura’ descreve florestas que se encontram num estágio tardio de sucessão, e que sejam

relativamente estáveis segundo esses critérios. A dinâmica florestal não cessa quando uma floresta atinge um estágio tardio de sucessão, mas se desvia em direção a distúrbios localizados (endógenos) como quedas de árvores ou inundações locais que não caracterizam de maneira uniforme todo o conjunto da floresta.

TRAJETÓRIAS E ESTÁGIOS DA SUCESSÃO

As trajetórias sucessionais são influenciadas pela escala, frequência e intensidade de distúrbios ou usos de terra anteriores, textura do solo e disponibilidade de nutrientes, natureza da vegetação remanescente e condições pós-distúrbio – como tipos de manejo, colonização por espécies invasoras ou dispersão de sementes a partir de áreas florestais do entorno (Chazdon, 2003, 2008b). Mesquita *et al.* (2001) descrevem duas trajetórias sucessionais distintas em terra agrícola abandonada na Amazônia central. Em sítios onde o período de uso intensivo da terra foi de mais de quatro anos e houve queima durante a limpeza inicial da floresta, espécies de *Vismia* dominavam os primeiros estágios da sucessão. Em contraste, espécies de *Cecropia* dominavam em áreas onde se utilizaram pastagens por menos de dois anos, em sítios tanto queimados como não queimados. A renovação florística no povoamento de *Cecropia* revelou uma forte e consistente dependência de frequência negativa, enquanto que povoamentos de *Vismia* apresentaram pouca ou nenhuma dependência de frequência (Norden *et al.*, 2011). Os padrões de colonização e dominância de espécies precoces após o abandono da terra afetam seriamente as mudanças sucessionais em termos de estrutura e composição da vegetação (Chazdon, 2008b).

Dividir as trajetórias sucessionais em distintos estágios ou fases é uma abordagem prática que permite a realização de estudos comparativos e o exame dos processos ecológicos que afetam as transições quanto à estrutura, composição e propriedades ecossistêmicas da floresta (Chazdon, 2008b, Tabela 1). Os limites entre sucessivos estágios sucessionais são imprecisos, mas a sequência temporal desses estágios, via de regra, segue

padrões consistentes. A Tabela 1 mostra os processos de dinâmica da vegetação que ocorrem durante estágios contínuos de sucessão florestal na região tropical. No estágio de início de povoamento, árvores pioneiras colonizam e se estabelecem, a vegetação de herbáceas declina e espécies lenhosas umbrófilas começam a se firmar como mudas. O fechamento do dossel marca o estágio da exclusão das espécies de árvores, lianas e arbustos intolerantes à sombra: elas são suprimidas e morrem, enquanto que espécies umbrófilas recrutam no sub-bosque e no dossel e continuam a se estabelecer como mudas. Durante o longo estágio de reinício do sub-bosque, árvores pioneiras do dossel de idade avançada começam a morrer, formando clareiras na cobertura que tornam mais heterogênea a disponibilidade de luz. Este estágio está associado a uma renovação das espécies do dossel, em contraste com o estágio anterior de exclusão das intolerantes à sombra que corresponde a uma renovação das espécies do sub-bosque. O estágio de floresta madura começa com a morte das últimas árvores pioneiras restantes, estabelecidas durante o estágio de iniciação do povoamento (Wirth *et al.*, 2009). Este estágio apresenta a maior diversidade de árvores e epífitas e é caracterizado por alta heterogeneidade espacial e diversidade funcional (Tabela 1).

ESTUDOS EM CRONOSSEQUÊNCIAS X ESTUDOS DE LONGO PRAZO

O conhecimento atual sobre sucessão em florestas secundárias na região tropical deriva principalmente de estudos em cronossequências (Brown & Lugo, 1990). Uma cronossequência é uma série de sítios distintos quanto ao tempo ocorrido desde o abandono ou o distúrbio, mas que apresenta similaridade quanto aos tipos de solo e condições ambientais, estando dentro da mesma zona climática e tendo sido submetida historicamente aos mesmos usos da terra. Trata-se de uma replicação de sítios no espaço em lugar de uma replicação no tempo. Estudos em cronossequências baseiam-se no pressuposto crítico de que

Tabela 1. Processos da dinâmica de vegetação associados a estágios de sucessão secundária e tempo decorrido desde o distúrbio em florestas tropicais (adaptado de Chazdon, 2008b). Os estágios sucessionais são baseados no esquema proposto por Oliver & Larson (1990). Os intervalos de tempo reais apresentam grande variação segundo as regiões de floresta tropical e usos da terra.

Tempo decorrido desde o distúrbio/Estágio sucessional			
0-15 anos	15-50 anos	30-200 anos	> 200 anos
Início do povoamento	Exclusão de espécies intolerantes à sombra	Reinício do sub-bosque	Floresta madura
Germinação de sementes em banco de sementes do solo; Rebrotamento de árvores remanescentes; Colonização de árvores pioneiras longevas e de vida curta; Crescimento rápido em altura e diâmetro de espécies lenhosas; Alta mortalidade de espécies herbáceas; Altas taxas de predação de sementes; Estabelecimento de mudas de espécies umbrófilas	Fechamento do dossel; Alta mortalidade de lianas e arbustos; Recrutamento de mudas, plântulas e árvores umbrófilas; Supressão do crescimento de espécies intolerantes à sombra no sub-bosque e no subdossel; Alta mortalidade de árvores pioneiras de vida curta; Dominância de árvores pioneiras longevas; Desenvolvimento do dossel e de estratos de árvores do sub-bosque; Estabelecimento de mudas de espécies umbrófilas	Mortalidade das espécies de dossel; Formação de pequenas clareiras no dossel; Recrutamento no dossel e maturidade reprodutiva de espécies colonizadoras precoces; Aumento da heterogeneidade em disponibilidade de luz no sub-bosque; Fixação de mudas e plântulas de espécies umbrófilas; Recrutamento de árvores de espécies umbrófilas de estabelecimento precoce	Mortalidade da <i>coorte</i> pioneira no dossel; Variação no tamanho das clareiras no dossel; Recrutamento de espécies de dossel e emergentes umbrófilas e que necessitam de clareiras; Heterogeneidade espacial em biomassa e microtopografia; Acúmulo de detritos lenhosos; Diversificação máxima de árvores e epífitas

campos abandonados em diferentes tempos no passado teriam estado sujeitos às mesmas mudanças, processos e condições durante sua formação. Essa substituição de tempo por espaço permite estudar uma vasta gama de estágios sucessionais, e possibilita uma amostragem muito maior do que o que poderia ser viabilizado em estudos intensivos de longo prazo, centrados em apenas um sítio. A abordagem cronossequencial é utilizada para pesquisar a sucessão primária na região tropical após deslizamentos de terra, erupções vulcânicas e alagamentos de canais de rios.

Os estudos em cronossequências exigem um conhecimento detalhado do histórico do uso da terra e do tempo decorrido desde o distúrbio ou abandono de cada sítio. Em florestas tropicais sazonais, árvores com anéis de crescimento podem ser utilizadas para a datação da idade da floresta ou de incêndios passados. Poucas cronossequências feitas em florestas tropicais incluem sítios com mais de 80-100 anos de idade. Amostras bem replicadas de diferentes fragmentos florestais dentro de

cada classe etária florestal são necessárias para robustos estudos em cronossequências. Idealmente, as áreas de estudo devem ser selecionadas sem qualquer viés sistemático quanto a atributos da floresta ou histórico do uso da terra, mas isto nem sempre é viável. Um aumento na intensificação do uso da terra e alterações de paisagem na região tropical nos últimos 150 anos impõem desafios a estudos em cronossequências.

Estudos de longo prazo da dinâmica da vegetação em florestas sucessionais revelam amiúde padrões idiossincráticos em sítios individuais, causados pela composição inicial de espécies, fatores específicos do sítio, histórico de uso da terra e composição da paisagem. Com poucas exceções, esses padrões não se revelam consistentes com previsões feitas pelo método cronossequencial. Compararam-se dados cronossequenciais sobre área basal, densidade de indivíduos e de espécies de árvores de diâmetro ≥ 10 cm com suas contrapartes, obtidas em uma série temporal de nove anos de dinâmica da vegetação em

oito povoamentos sucessionais no nordeste da Costa Rica (Chazdon *et al.*, 2007). O único elemento que apresentou uma tendência consistente entre a cronossequência e a série temporal foi a área basal. Uma análise similar confrontou dados cronossequenciais com uma série temporal de três anos de pousio de cultivo itinerante em dez sítios sucessionais em Chiapas, no México (van Breugel *et al.*, 2006). Neste caso, a idade de pousio não serviu de fator de predição significativo nem de área basal, nem de densidade de indivíduos, ao longo da cronossequência (Chazdon *et al.*, 2007). Feldpausch *et al.* (2007) testaram predições baseadas em cronossequência de crescimento da floresta secundária e acúmulo da biomassa, em relação a quatro anos de dados de séries temporais em dez florestas secundárias que cresciam em pastagens abandonadas na Amazônia central. As florestas mais jovens consistentemente acumularam menos biomassa por ano do que a tendência previsível, devido a uma densidade inicial baixa de árvores na sequência de um período de pastagem mais longo (Feldpausch *et al.*, 2007).

Nos casos em que sítios dentro de uma cronossequência compartilham similaridades quanto ao histórico de uso da terra, ambientes e *pools* de espécies, os padrões de mudança sucessional são mais consistentes dentro e entre parcelas de diferentes idades (considerando o tempo decorrido desde o abandono). Na floresta tropical seca de Oaxaca, no México, Lebrija-Trejos *et al.* (2010) observaram mudanças sucessionais ao longo de quatro anos em 16 lotes de 1 a 60 anos que, via de regra, correspondiam a tendências cronossequenciais, em particular comparando-se separadamente espécies pioneiras e não pioneiras. Os estudos em cronossequências e de longo prazo devem ser considerados abordagens complementares no estudo de taxas e processos de sucessão. Além da dificuldade em se comparar o histórico do uso da terra e as condições ambientais de vários sítios, os estudos em cronossequências não fornecem informação direta sobre processos sucessionais ou a dinâmica da vegetação. A única forma de quantificar esses processos é

monitorar as alterações em estrutura, composição e função da floresta ao longo do tempo, dentro de sítios com uma história conhecida de distúrbios e do entorno da paisagem

FONTES DE REGENERAÇÃO

Em seguida ao abandono de campos cultivados ou pastagens, ou após distúrbios de abertura de clareiras florestais, o recrutamento de novas espécies vegetais pode se originar das seguintes fontes: o banco de sementes do solo, dispersão de sementes, rebrotamento de troncos danificados ou regeneração adiantada – ou seja, o *pool* local de mudas e plântulas que sobreviveram ao distúrbio. Muitas espécies de florestas maduras são capazes de rebrotamento a partir de raízes e/ou caules após um processo de corte e queima da floresta (Kammesheidt, 1999). O crescimento vigoroso de brotos confere uma vantagem competitiva durante os primeiros estágios de uma sucessão florestal. Na Amazônia oriental, em pousios abandonados de cultivo itinerante, 81-86% dos indivíduos e 68-81% das árvores se originaram de brotos (Vieira & Proctor, 2007). A densidade do rebrotamento em pousios de cultivo itinerante numa região de floresta tropical úmida no Paraguai apresentou diminuição com a idade de pousio (Kammesheidt, 1999). O rebrotamento é também um importante mecanismo para a regeneração de árvores após a extração de madeira ou a passagem de ciclones (Mostacedo *et al.*, 2009). A intensidade do uso da terra – como queima frequente, capinagem e motonivelamento de pastagens – faz com que o brotamento não seja mais fonte de novo recrutamento pós-abandono. O rebrotamento é um mecanismo de recrutamento particularmente importante em florestas tropicais secas, onde as taxas de pegamento de mudas podem ser reduzidas por dessecação, e as espécies vegetais estão adaptadas para sobreviver à superfície durante a estiagem (Álvarez-Yépez *et al.*, 2008).

Em vastas pastagens e pousios de roça abandonados, as principais fontes de sementes para a colonização inicial durante a sucessão secundária consistem do banco de sementes do solo ou de sementes dispersas. Muitas

árvores pioneiras com sementes pequenas no banco seminal requerem exposição direta de luz vermelha para germinação (Vázquez-Yanes & Orozco-Segovia, 1993). Em pastagens abandonadas de Chiapas, no México, o banco de sementes foi mais importante do que a chuva de sementes para o recrutamento de espécies lenhosas de sucessão precoce, mas o oposto se verificou com espécies de sucessão tardia (Benitez-Malvido *et al.*, 2001). Sementes de espécies sucessionais tardias raramente ocorrem no banco seminal (Vázquez-Yanes & Orozco-Segovia, 1993).

O banco de sementes do solo fica seriamente depauperado de espécies de árvores e arbustos após vários anos de uso da terra para pecuária e/ou queima realizada para o estabelecimento e manutenção de pastagens ou lavouras, o que faz aumentar ainda mais o papel da chegada de sementes transportadas pelo vento ou trazidas por vertebrados frugívoros. A taxa de dispersão de novas sementes decai com o aumento da área desmatada e a distância da borda da floresta, retardando o início da sucessão secundária em grandes clareiras (Cubiña & Aide, 2001). No entanto, se aves e morcegos são atraídos para poleiros em arbustos ou árvores em frutificação dentro de pastos ou pousios, então a taxa de sucessão pode ser acelerada através do aumento da quantidade e diversidade da dispersão de sementes, e do recrutamento reforçado de espécies lenhosas – inclusive de espécies características de florestas maduras. A fixação de mudas de espécies dispersas por vertebrados durante os estágios iniciais da sucessão aumenta significativamente debaixo de árvores remanescentes, se comparado a áreas afastadas desses remanescentes dentro do mesmo sítio (Guevara *et al.*, 1986).

Além de seu papel no nucleamento da sucessão, as árvores remanescentes podem facilitar a regeneração da floresta através de, pelo menos, três outras maneiras. Primeiro, as árvores isoladas podem suprir sementes para regeneração sob outras árvores remanescentes isoladas, e como fonte de pólen e sementes para árvores regenerantes em fragmentos florestais e matas secundárias. Segundo, árvores isoladas em pastagens armazenam sementes de

espécies lenhosas da floresta em solo coberto, dentro dos limites da área de suas copas (Nadkarni & Haber, 2009). Em terceiro lugar, árvores remanescentes isoladas em pastagens continuam influenciando o recrutamento de árvores sob suas copas além dos estágios iniciais de sucessão, mesmo após o fechamento do dossel (Schlawin & Zahawi, 2008).

EFEITOS DO USO ANTERIOR DA TERRA E DA FERTILIDADE DO SOLO

A intensidade, extensão, severidade e duração do uso da terra exercem consequências diretas sobre as fontes de regeneração, disponibilidade de nutrientes no solo, e condições para a fixação precoce de mudas – incluindo a competição com espécies cultivadas e ervas daninhas. Quando os distúrbios iniciais do sítio são leves, o uso da terra é de curta duração e as clareiras ficam inseridas numa matriz florestal, as espécies lenhosas e a biomassa se acumulam rapidamente. O uso intensivo da terra, pousios curtos e queimadas frequentes, por outro lado, afetam o solo, reduzindo a disponibilidade de nutrientes e a capacidade de retenção da água, e aumentando sua compactação, resultando na restrição da disponibilidade de sementes e no estabelecimento de mudas. Gramíneas exóticas para pastagem também podem afetar negativamente o estabelecimento de plantas lenhosas. Durante reiterados ciclos de cultivo itinerante em Kalimantan, na Indonésia, a diversidade de espécies sucessionais, tanto pioneiras como tardias, decresceu com o aumento do número de ciclos, devido a mudanças na paisagem do entorno que afetaram a disponibilidade local de espécies (Lawrence, 2004).

A sucessão secundária geralmente acontece mais rapidamente em solos jovens, férteis e vulcânicos, em comparação com solos desgastados e pobres em nutrientes (Guariguata & Ostertag, 2001). Em pousios de cultivo itinerante em vegetação que ocorre em solos de areia branca na Amazônia venezuelana, plântulas de espécies lenhosas de floresta madura levaram 60 anos

para se tornar mais abundantes do que as espécies sucessionais iniciais (Saldarriaga *et al.*, 1988). Ao contrário, conjuntos de plântulas em florestas secundárias de 15 a 20 anos em pastagens abandonadas sobre solos vulcânicos no nordeste da Costa Rica já estão sendo dominadas por espécies de florestas maduras (Norden *et al.*, 2009). Comparando-se cinco regiões da bacia amazônica, as taxas de recrescimento de florestas, estimadas através da medida da altura do povoamento, verificaram-se mais altas na região de Altamira, cujo solo apresenta a maior fertilidade (Moran *et al.*, 2000). Na região bragantina, no Brasil, 150 anos de desmatamento para agricultura levou a um recrescimento lento e empobrecido, devido à baixa disponibilidade de sementes e má qualidade do solo (Tucker *et al.*, 1998).

Florestas sucessionais em cinco regiões da bacia amazônica apresentaram taxas de crescimento em altura mais rápidas em pousios de cultivo itinerante do que em pastagens abandonadas ou em campos utilizados para agricultura mecanizada, e taxas de acúmulo de biomassa à superfície em geral mais altas do que em terras de uso mais intensivo (Moran *et al.*, 2000). Expandindo esse estudo a nove localidades, Zarin *et al.* (2005) constataram que as taxas de acumulação de biomassa em povoamentos de florestas secundárias em toda a bacia amazônica eram seriamente afetadas pelo número de queimadas anteriores, o que, muitas vezes, serve de medida indireta do número de ciclos de cultivos itinerantes. Em média, povoamentos com cinco ou mais queimadas prévias exibiram uma redução em acúmulo de biomassa de mais de 50% em relação a povoamentos que foram queimados somente uma ou duas vezes (Zarin *et al.*, 2005). Ciclos reiterados de cultivo itinerante também podem reduzir os níveis de nutrientes disponíveis no solo durante os períodos de pousio. Após três ciclos de pousio em florestas tropicais secas na Península de Yucatán, no México, os níveis de fósforo disponível caíram 44%, criando um ciclo de retroalimentação negativa de crescente limitação de fósforo na vegetação regenerante (Lawrence *et al.*, 2007).

A RECUPERAÇÃO DOS PROCESSOS ECOSISTÊMICOS

Quando uma floresta tropical é cortada, queimada, cultivada ou transformada para pecuária, uma fração substancial da biomassa viva se perde do ecossistema. O destino do carbono e dos nutrientes do solo em seguida ao desmatamento varia muito, e depende do tipo e intensidade do uso da terra, além da textura do solo e conteúdo de argila. Na região tropical úmida do México, a conversão de florestas em pastagens ou milharais levou à perda de 95% do *pool* de carbono à superfície, 91% do de nitrogênio e 83% do de fósforo (Hughes *et al.*, 2000). Como as pastagens em geral não são aradas ou cultivadas, pouco ou nenhum carbono se perde nos primeiros 10 cm do solo. A conversão de floresta em pastagem ativa no nordeste da Costa Rica não levou a perdas significativas de carbono do solo (Powers, 2004). Já a conversão de florestas primárias tropicais em terra para lavoura resultou em uma perda de carbono orgânico do solo da ordem de 25%, o dobro daquela observada quando florestas primárias são convertidas em pastagens (Don *et al.*, 2011).

As perdas de carbono e nutrientes após o corte e queima da mata são gradualmente revertidas durante a regeneração da floresta. A matéria orgânica perdida do solo é restaurada devido à decomposição da liteira e a produção de biomassa radicular. As florestas regenerantes rapidamente acumulam nutrientes na vegetação, liteira e solo, particularmente durante os primeiros 20 anos (Brown & Lugo, 1990). O rápido desenvolvimento da biomassa foliar contribui para aumentar a liteira e leva a um incremento veloz da biomassa total durante o estágio de início do povoamento (Tabela 1). A biomassa lenhosa (caules e raízes) se acumula ao longo de um horizonte temporal maior, pois as árvores continuam crescendo em altura e diâmetro ao longo de várias décadas (Brown & Lugo, 1990). Aproximadamente 45-50% dessa biomassa é formada por carbono. Durante os primeiros 20 anos de sucessão, as taxas de acumulação de carbono à superfície são em geral mais altas em florestas úmidas do que em

secas, e em terras anteriormente cultivadas do que naquelas previamente usadas como pastagens (Marín-Spiotta *et al.*, 2008). As florestas regenerantes na região tropical são importantes sumidouros de carbono, sendo estimado que o sumidouro, em escala global formado por florestas tropicais em recrescimento, tenha atingido $1,7 \pm 0,5$ PgC/ano de 2000 a 2007, valor mais alto do que aquele constituído por florestas tropicais intactas (Pan *et al.*, 2011).

Estudos em cronossequências têm sido amplamente utilizados para se estimar a taxa de acumulação de carbono e nutrientes em estoques abaixo e acima do solo durante a regeneração de florestas secundárias. Com base num estudo em cronossequência na Amazônia venezuelana, Saldarriaga *et al.* (1988) avaliou que as florestas em regeneração após cultivo itinerante requerem 190 anos para alcançar os níveis de biomassa aérea observada em florestas primárias. Nas florestas tropicais secas da Península de Yucatán, no México, a biomassa aérea foi estimada como capaz de alcançar níveis de floresta primária dentro de 65 a 120 anos de sucessão (Read & Lawrence, 2003). Estudos em cronossequências em florestas neotropicais úmidas encontraram níveis mais elevados de biomassa aérea em florestas secundárias antigas do que em florestas primárias (Letcher & Chazdon, 2009). Nesses casos, a maior biomassa aérea em florestas secundárias antigas pode ser atribuída ao fato de que a biomassa de palmeiras do sub-bosque e do dossel, mais abundantes em florestas primárias, seja de menor porte. Ao contrário do que ocorre à superfície, os estoques de carbono do solo não sofrem mudanças apreciáveis ao longo do tempo durante a regeneração florestal em terrenos antes usados como pastagens (Marín-Spiotta *et al.*, 2009). Os *pools* aéreos de Nitrogênio, Fósforo e Enxofre aumentaram com a idade durante a regeneração de florestas úmidas em Los Tuxtlas, no México (Hughes *et al.*, 1999), e na Amazônia central (Feldpausch *et al.*, 2004). A fixação de nitrogênio por leguminosas durante as primeiras fases da sucessão permitiu a recuperação rápida dos níveis de nitrogênio em pousios de cultivo itinerante na Amazônia (Gehring *et al.*, 2005).

BIODIVERSIDADE E REGENERAÇÃO DAS FLORESTAS TROPICAIS

A DIVERSIDADE FUNCIONAL DA VEGETAÇÃO

A regeneração de florestas tropicais segue um cenário geral de substituição de espécies intolerantes à sombra e de crescimento rápido por umbrófilas de crescimento mais lento. Essas mudanças suscitam transições na dominância de diferentes formas de crescimento vegetal e tipos funcionais. Gramíneas, herbáceas, lianas e arbustos dominam campos recentemente abandonados, mas declinam em abundância à medida que o dossel da floresta se fecha e reduz a disponibilidade de luz (Chazdon, 2008b). Boa parte desta substituição ocorre durante os estágios de início do povoamento e exclusão das espécies que não toleram sombra, sob o dossel em desenvolvimento de árvores pioneiras longevas, as quais, por sua vez, também são substituídas em estágios tardios de sucessão por espécies lenhosas umbrófilas que exigem clareiras. Espécies pioneiras e umbrófilas em florestas tropicais mostram valores contrastantes de várias características das folhas, lenho e sementes que são determinantes para o crescimento e sobrevivência das plantas (Bazzaz & Pickett, 1980). Poorter *et al.* (2004) ordenaram 15 espécies de árvores da floresta úmida de terras baixas da Bolívia conforme sua posição sucessional, com base em padrões de abundância durante uma sucessão, seguida a cultivo itinerante. Seis características de folhas apresentaram relações lineares significativas quanto à posição sucessional das espécies. A área específica, conteúdo de água, teor de nitrogênio e teor de fósforo das folhas diminuíam conforme se progredia da posição sucessional, da mais precoce para a mais tardia, enquanto que houve, ao contrário, um aumento para a razão carbono/nitrogênio e de teor de lignina. O tempo de duração das folhas também aumentava linearmente no sentido da posição sucessional mais precoce para a mais tardia, enquanto que as taxas de herbivoria caíam (Poorter *et al.*, 2004). A densidade da madeira de caules e ramos também segue

tendências sucessionais: espécies de crescimento rápido dominantes no início da sucessão geralmente apresentam baixa densidade da madeira, enquanto que aquelas de crescimento lento, que dominam mais tarde, geralmente têm alta densidade (Poorter, 2008).

MUDANÇAS NA COMPOSIÇÃO DE ESPÉCIES

As florestas tropicais primárias estão entre os ecossistemas terrestres mais ricos em espécies do planeta. No entanto, a maneira pela qual a composição de espécies sofre mudanças ao longo de uma ampla escala temporal durante a sucessão continua mal compreendida, uma vez que poucos estudos acompanharam tais mudanças durante um período maior do que alguns anos. Alterações na composição de espécies são ocasionadas por interações complexas entre fatores locais, histórico do sítio, dinâmica da paisagem e fatores regionais. A diversidade estrutural, funcional, taxonômica e filogenética da vegetação aumenta durante a sucessão. A análise de tendências sucessionais na composição de espécies representa um desafio devido a pelo menos cinco motivos. Primeiro, quase todo o conhecimento sobre mudanças na composição de espécies durante a sucessão é baseado em estudos de curto prazo (menos de 50 anos) ou em trabalhos cronossequenciais. Comparações entre riqueza ou diversidade de espécies ao longo de uma cronossequência são insuficientes para se avaliar a similaridade na composição de espécies, devido às altas taxas de renovação de espécies durante a sucessão e a trajetórias de composição de espécies próprias a cada sítio (Chazdon *et al.*, 2007). Em segundo lugar, avaliações da recuperação a longo prazo de uma determinada espécie durante a sucessão partem do princípio de que não tenha havido mudanças na composição de espécies ou na abundância da população durante o mesmo intervalo de tempo em áreas primárias que servem de referência. Terceiro, a classificação de especialistas de floresta primária em uma dada região ou paisagem raramente se baseia em procedimentos estatísticos robustos e é altamente subjetiva. Quarto, em várias regiões, florestas primárias

usadas como pontos de referência e na classificação de especialistas não ocorrem dentro da mesma zona de elevação ou tipo de solo que as florestas secundárias, devido à variação na paisagem causada por desmatamento e abandono da terra: portanto, diferenças espaciais de composição podem ser confundidas com mudanças sucessionais. E em quinto lugar, florestas secundárias muitas vezes são desmatadas antes que se tenha a oportunidade de avaliar nelas trajetórias sucessionais de longo prazo e ganho de espécies (Chazdon *et al.*, 2009).

Em regiões de floresta úmida, a composição de espécies lenhosas se recupera lenta mas firmemente em pastagens abandonadas e pousios de cultivo itinerante (Guariguata & Ostertag, 2001; Chazdon, 2008b). Na região meridional da Mata Atlântica brasileira, restam apenas 3,1% da cobertura florestal original. Piotta *et al.* (2009) inventariaram árvores com DAP ≥ 5 cm em 12 florestas secundárias de três classes etárias (dez, 25 e 40 anos) após o cultivo itinerante de mandioca. A similaridade em composição de espécies entre florestas secundárias e primárias na região aumentou com a idade de povoamento, devido ao estabelecimento gradual de espécies de floresta primária (Piotta *et al.*, 2009). A proporção de árvores classificadas como pioneiras declinou de maneira estável segundo a classe etária da floresta, e mais da metade das espécies encontradas em povoamentos de 40 anos era compartilhada com florestas primárias do entorno. A porcentagem de espécies endêmicas locais conhecidas e endêmicas da Mata Atlântica também aumentou com a idade em todos os povoamentos, com um concomitante declínio de espécies de distribuição ampla.

Ao longo de uma cronossequência em florestas tropicais pluviais das terras baixas do nordeste da Costa Rica, a composição e riqueza de espécies de troncos com DAP $\geq 2,5$ cm não diferiu significativamente entre florestas antigas em regeneração (30 a 42 anos de idade) e florestas primárias (Letcher & Chazdon, 2009). A proporção de espécies primárias presentes em florestas secundárias aumentou significativamente com o período decorrido

desde o abandono (Figura 1), sugerindo que tenha ocorrido um incremento regular do estabelecimento de espécies primárias com o tempo durante ao menos os primeiros 50 anos de sucessão naquela região. Em estágios de floresta em regeneração de 15-25 anos de idade, a proporção de espécies primárias subiu a 59-75%, refletindo condições favoráveis ao recrutamento de sementes (Norden *et al.*, 2009).

Poucos estudos avaliaram a recuperação de longo prazo da composição de espécies lenhosas e o endemismo de árvores durante uma sucessão secundária. Florestas em regeneração em locais anteriormente utilizados, como plantações de café nas montanhas Blue e Port Royal, na Jamaica, não diferem significativamente de florestas primárias adjacentes em área basal, número total de espécies ou número de espécies endêmicas (Chai & Tanner, 2011).

Entretanto, as espécies endêmicas se verificaram menos abundantes nas florestas secundárias, apesar de um período de 150 anos de sucessão. Mais da metade (54%) das espécies presentes numa floresta primária próxima também aparecia nas florestas em regeneração, sugerindo que espécies primárias estão se fixando gradualmente nessas florestas (Chai & Tanner, 2011).

A recuperação de populações e composição faunística durante a sucessão está fortemente associada à recuperação da vegetação (Chazdon *et al.*, 2009). Florestas em regeneração fornecem diferentes tipos e quantidades de recursos (alimento e abrigo) para animais, em estágios diversos. Com base em uma revisão de dez estudos, Karthik *et al.* (2010) relataram que 70% das aves de florestas primárias retornaram a sítios de cultivo itinerante

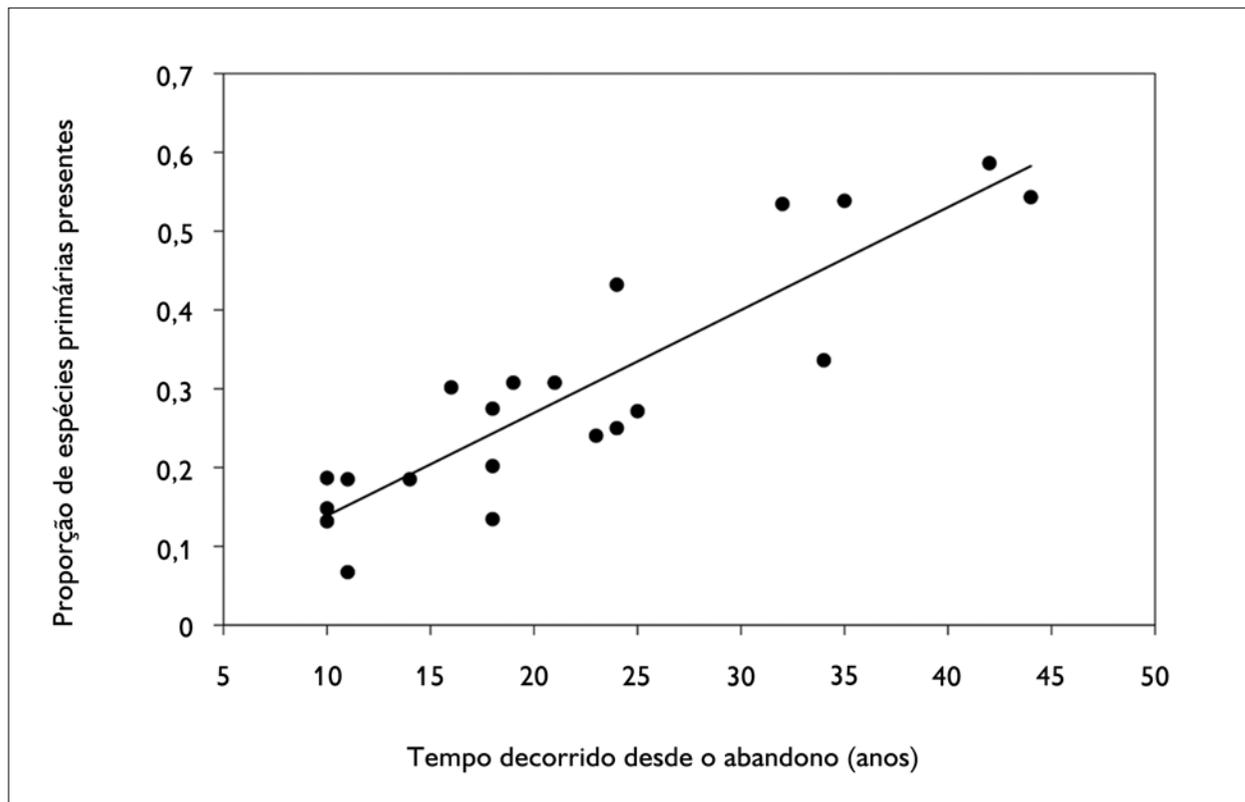


Figura 1. A proporção de espécies lenhosas primárias que ocorrem em estágios de florestas secundárias aumenta de maneira significativa com o tempo decorrido desde o abandono da pastagem em florestas pluviais de planície em regeneração, no nordeste da Costa Rica (Letcher & Chazdon, 2009); $R^2 = 0,79$; $P < 0,001$). Os dados se baseiam em amostras de vegetação em parcelas de 0,10 ha, com troncos de DAP $\geq 2,5$ cm em 21 lotes de floresta secundária. Dados fornecidos por cortesia de Susan Letcher.

abandonados por 25 anos. Verificaram-se, entretanto, a diversidade e composição de aves em florestas secundárias de 14 a 19 anos no Jari, no Brasil, diferentes daquelas das florestas primárias circundantes, o que sugere que vários anos seriam necessários para o estabelecimento de aves especialistas de floresta primária (Barlow *et al.*, 2007b). Florestas secundárias sustentam uma maior abundância de pastadores ungulados e pequenos macacos do que as florestas primárias, mas menor quantidade de aves ou primatas de grande porte (Parry *et al.*, 2007). Estudos sobre 15 grupos taxonômicos nessa região revelaram respostas idiossincráticas às mudanças de uso da terra: 95% das espécies de abelhas de florestas primárias ocorriam em matas secundárias, mas menos de 40% dos gêneros de árvores e lianas de floresta primária foram encontradas em matas secundárias (Barlow *et al.*, 2007a). Invertebrados e vertebrados voadores (borboletas, aves e morcegos) em geral apresentam taxas de influxo mais rápidas em direção a florestas em regeneração do que animais não voadores (Chazdon *et al.*, 2009). Das 30 espécies de mamíferos não voadores detectadas em florestas primárias na região de mata primária úmida de Los Tuxtlas, no México, apenas 11 foram registradas em florestas de 25 a 35 anos, e oito em florestas de cinco a 15 anos (Estrada *et al.*, 1994).

Dent & Wright (2009) examinaram 65 estudos comparando a diversidade faunística (aves, répteis, anfíbios, invertebrados e mamíferos) em florestas tropicais primárias e outras em regeneração após desmatamento total. Dos 114 sítios em regeneração, apenas 11 tinham mais de 40 anos. Em média, a proporção de animais de matas primárias presentes em florestas secundárias era de 58%. Mais de 50% das espécies presentes em florestas secundárias de menos de dez anos também apareciam em florestas primárias. Além disso, a similaridade em composição (índice de Sørensen com base em presença/ausência) entre florestas primárias e jovens em regeneração era da mesma ordem que os níveis de similaridade avaliados exclusivamente em sítios primários (Dent & Wright, 2009). Entre os 22 estudos que incluíam florestas em regeneração

de idades variadas, a similaridade faunística entre estas e as florestas primárias aumentava de maneira significativa quanto maior o tempo desde o abandono. Este aumento de similaridade era devido a uma porcentagem cada vez maior de espécies animais primárias que apareciam em florestas secundárias com o tempo, chegando a 80% nas florestas com mais de 50 anos (Dent & Wright, 2009). A composição de espécies em comunidades faunísticas pertencentes a florestas em regeneração após agricultura intensiva ou pastagem foi verificada como menos similar para comunidades animais em florestas primárias do que naquelas que se recuperavam de cultivo itinerante, ou que tinham sido desmatadas sem cultivo. Florestas secundárias adjacentes a matas primárias apresentaram níveis mais altos de similaridade faunística com florestas primárias do que com as florestas não adjacentes (Dent & Wright, 2009).

É importante reconhecer que as florestas tropicais em regeneração não podem sustentar todas as espécies que viviam em florestas locais antes que estas fossem desmatadas (Dent & Wright, 2009). Espécies com exigências altamente especializadas de alimentação ou de *habitat* não costumam ocorrer em florestas em regeneração. Frugívoros de dossel de grande porte e insetívoros do sub-bosque são negativamente afetados por distúrbios do *habitat*, e são amiúde restritos a florestas primárias (Karthik *et al.*, 2010). Além disso, os fragmentos de florestas em regeneração, em geral, são pequenos, isolados e próximos a rodovias, o que contribui para reduzir ainda mais a sua ocupação por espécies raras e formas incapazes de atravessar *habitats* desmatados (Lees & Peres, 2009). A pressão de caça também é muito alta em florestas em regeneração, por serem estas geralmente próximas a campos agrícolas e comunidades humanas (Karthik *et al.*, 2010).

DISPERSÃO DE SEMENTES E PREDACÃO

A falta de dispersão de sementes sobre áreas abandonadas pode constituir um sério obstáculo para o recrescimento da floresta. A dispersão é facilitada por animais em 50-90% das espécies de árvores e arbustos em florestas tropicais

(Howe & Smallwood, 1982). Mas a maioria dos frugívoros não se aventuraria dentro de áreas abandonadas se não encontrasse lá recursos apropriados para se alimentar ou se empoleirar. Clareiras abertas acabam expondo os frugívoros a um risco maior de predação, além de oferecer menos disponibilidade de frutos carnosos. Esses fatores levam a um declínio acentuado de chuva de sementes quanto mais se afasta da borda da floresta (Duncan & Chapman, 2002). Árvores remanescentes isoladas, arbustos e árvores pioneiras em pastagens e campos cultivados abandonados atraem frugívoros, o que leva a altas densidades de deposição de sementes e recrutamento de mudas (Laborde *et al.*, 2008).

Morcegos e aves são os mais importantes agentes bióticos de dispersão para árvores e arbustos de sucessão precoce na região tropical. Em áreas de floresta úmida em Chiapas, no México, morcegos dispersaram mais sementes do que aves em *habitat* de sucessão precoce (Medellín & Gaona, 1999). As aves tendem a depositar sementes entre uma e outra árvore frutífera ou carregam frutos a poleiros ou ninhos, de onde defecam ou deixam cair as sementes (Corlett, 1998). Embora os morcegos também depositem sementes sob árvores frutíferas, igualmente defecam pequenas sementes durante o voo. As sementes dispersadas por morcegos, portanto, têm maior probabilidade de alcançar áreas abandonadas que não possuam poleiros ou locais próprios para ninhos, em relação às que têm sementes ornitocóricas. Os morcegos filostomídeos desempenham um papel particularmente importante na dispersão de sementes, tanto na sucessão primária quanto na secundária (Muscarella & Fleming, 2007). As espécies que costumam dominar os primeiros estágios de sucessão na região neotropical se concentram em quatro das cinco famílias de plantas mais consumidas por morcegos frugívoros: Solanaceae, Moraceae, Piperaceae e Clusiaceae (Muscarella & Fleming, 2007). Com exceção das Moraceae (*Ficus* e *Musanga* spp.), plantas quiropterocóricas raramente dominam em estágios precoces de sucessão no Velho Mundo. Frutas carnosas presentes no início da sucessão na

África e Ásia Tropical são principalmente dispersadas por aves (Gonzales *et al.*, 2009).

A dispersão de sementes mediada por aves é mal estudada além do estágio de início de povoamento. Nas primeiras fases da sucessão, as florestas tendem a ser dominadas por espécies de sementes pequenas, enquanto que aquelas de sementes maiores aumentam em importância em estágios mais tardios (Westoby *et al.*, 2002). O porte maior ou menor dos frugívoros é o determinante principal da capacidade de se alimentar de frutos de um certo tamanho. Assim, sementes grandes (e os frutos maiores que as contêm) são geralmente dispersadas por frugívoros de grande porte. Uma exceção deste padrão é a dispersão de sementes grandes (de diâmetro > 8 mm) por pequenos morcegos frugívoros, como o *Artibeus watsonii* em florestas neotropicais úmidas (Melo *et al.*, 2009). A dispersão de sementes debaixo de abrigos de tendas de folhas, observada nesta espécie, aumentou sobremaneira a riqueza e abundância de espécies de sementes grandes nas florestas em regeneração do nordeste da Costa Rica (Melo *et al.*, 2009). Primatas de pequeno porte também podem ser dispersores importantes de sementes grandes em florestas secundárias. Grupos mistos de espécies de saguis (*Saguinus mystax* e *S. fuscicollis*) dispersaram 63 espécies de árvores com sementes de diâmetro > 1 cm numa floresta regenerante de nove anos, adjacente a uma mata primária no nordeste do Peru (Culot *et al.*, 2010).

A distribuição espacial de mudas, plântulas e árvores por zoocoria em florestas secundárias pode ser uma consequência de longo prazo das interações de árvores remanescentes com vertebrados frugívoros. Nas florestas montanhosas da Costa Rica, árvores remanescentes influíram na composição da regeneração três e quatorze anos após o abandono: espécies da fase tardia da sucessão se verificaram mais abundantes que aquelas do início apenas sob árvores remanescentes. Nas terras baixas caribenhas da Costa Rica, a densidade de árvores e plântulas diminuía quanto mais se afastava das árvores remanescentes, decorridos 23 anos após

o abandono da pastagem (Schlawin & Zahawi, 2008). Árvores remanescentes também afetaram a composição de espécies de árvores recrutadas, favorecendo a fixação de espécies com sementes de diâmetro ≥ 1 cm.

Os agentes de dispersão variam em importância durante os estágios precoce, intermediário e tardio da regeneração (Tabela 1). De início, na ausência de vegetação remanescente, o vento e os morcegos têm um papel relevante na dispersão de espécies de sementes pequenas. Uma vez que se formem poleiros, as aves frugívoras vêm a se tornar visitantes frequentes e aumentam a diversidade taxonômica, de tamanho e de função das sementes que chegam às florestas em regeneração. À medida que a vegetação regenerante vai se desenvolvendo e diversificando, a disponibilidade crescente de recursos para repouso e alimentação atrai uma grande variedade de vertebrados pequenos e grandes, que se tornam visitantes regulares ou residentes em florestas em regeneração, e carregam consigo os frutos e sementes de espécies primárias das áreas adjacentes. A progressão da vegetação durante a regeneração facilita a colonização de novas espécies. Durante estágios sucessionais intermediários e tardios, as únicas barreiras existentes à dispersão de sementes são a distância das fontes de sementes de árvores raras ou de frutificação pouco frequente, a viabilidade de agentes de dispersão e o tempo. Mesmo após cem anos de regeneração, as florestas da Reserva Central de Captação de Cingapura ficaram depauperadas de várias espécies de árvores de DAP > 30 cm, encontradas em florestas primárias contíguas da região (Turner *et al.*, 1997). Espécies de árvores primárias de sementes grandes provavelmente necessitam de frugívoros de maior porte para dispersarem-nas, mas tais grupos estão atualmente extintos ou são extremamente raros em Cingapura (Corlett, 1992).

Após a dispersão, as sementes ficam sujeitas ao ataque de vertebrados, invertebrados e fungos. As taxas de predação de sementes são altas em pastagens, muitas

vezes de mais de 50% (Scariot *et al.*, 2008). Sementes pequenas ($< 0,2$ g) dispersadas em pastagens são consumidas por formigas e outros insetos, enquanto aquelas de tamanho médio (0,2-4,0 g) são, geralmente, consumidas por roedores (Myster, 2008). Nas florestas secundárias, mamíferos parecem ser predadores de sementes mais relevantes do que insetos, no caso de espécies com sementes grandes, como as palmeiras. As taxas de predação de sementes verificaram-se mais altas em pousios de cultivo itinerante do que em clareiras de florestas maduras (Uhl, 1987), e observou-se diminuição na taxa de remoção de sementes em função da extensão do período após o abandono (Pena-Claros & Boo, 2002). O enterramento de sementes por besouros escaravelhos pode reduzir significativamente a predação destas por roedores e aumentar a probabilidade de estabelecimento de mudas (Andresen & Levey, 2004). Florestas exploradas por madeireiros, de crescimento secundário ou agroflorestas, sustentam comunidades de besouros de rola-bosta similares àqueles encontrados em florestas primárias (Nichols *et al.*, 2007).

O declínio em abundância de vertebrados devido à caça pode diminuir os níveis de predação de sementes, levando a mudanças na composição de espécies da vegetação em regeneração. Embora esses efeitos sejam mal estudados em florestas sucessionais, o decréscimo de populações de mamíferos predadores de sementes pode resultar em um aumento do recrutamento de espécies com sementes grandes ou menos suscetíveis à predação por insetos (Stoner *et al.*, 2007).

REFLORESTAMENTO E REGENERAÇÃO ASSISTIDA

Terras desmatadas podem se tornar reflorestadas por meio de processos sucessionais espontâneos (passivos) ou por restauração ativa, incluindo o plantio de árvores, semeadura direta e regeneração assistida. A restauração ativa envolve intervenção humana deliberada e dirigida, de maneira a superar barreiras específicas à regeneração

natural das florestas dentro do sítio local – barreiras como más condições de solo devido à erosão e perda de sua camada superficial, colonização inadequada de espécies por limitação de dispersão, ou dominância de ervas daninhas ou espécies invasoras de gramíneas ou samambaias (Rey Benayas *et al.*, 2008). As limitações da regeneração passiva variam conforme a região geográfica e florística. Por exemplo, entre as espécies de Dipterocarpaceae, limitações na dispersão de sementes e fixação de mudas sugerem que a restauração de florestas dessa família no sudeste asiático, após agricultura itinerante, irá trazer mais benefícios com plantio de enriquecimento, atenção cuidadosa a árvores plantadas e a instalação de um viveiro coberto, do que através de regeneração natural (Kettle, 2010).

Os objetivos do reflorestamento se situam em três categorias gerais: (1) fabricação de produtos madeireiros e não madeireiros em escala comercial ou doméstica; (2) regeneração natural de florestas e recuperação de serviços ecossistêmicos; e (3) conservação da biodiversidade. Embora essas prioridades variem de acordo com os grupos de interesse, os objetivos amplos muitas vezes são comuns. Ecólogos e agricultores de cultivo itinerante têm em comum o interesse no reflorestamento como maneira de restaurar a fertilidade do solo e acelerar a regeneração natural. Engenheiros florestais, ecólogos e pequenos proprietários dão valor ao potencial de sequestro de carbono de florestas secundárias e restauradas. Ecologistas e biólogos de conservação vislumbram o reflorestamento como uma maneira de se proverem *habitats* para espécies raras e ameaçadas de extinção, e para fortalecer a biodiversidade à escala de paisagem.

ESTRATÉGIAS DE REFLORESTAMENTO

As estratégias de reflorestamento devem ser adaptadas às limitações e oportunidades locais de âmbito ecológico, social e econômico. O passo inicial é determinar se métodos de reflorestamento ativo seriam realmente necessários à promoção de sucessão (Chazdon, 2008a). Essa decisão

pode exigir que se faça uma determinação subjetiva quanto ao sítio estar localizado em terra desmatada degradada ou não degradada. Tal determinação deveria ser idealmente baseada numa compreensão do potencial natural de regeneração dentro da área, das condições do solo, dos objetivos específicos do programa de reflorestamento, da escala espacial de seu projeto e da disponibilidade de fundos para sustentar um programa de longo prazo com avaliações periódicas (Holl & Aide, 2011; Cantarello *et al.*, 2011). A regeneração natural pode vir a ser a estratégia mais eficaz no quadro de uma paisagem ou escala regional maior, aplicando-se de maneira seletiva estratégias mais dinâmicas em áreas localizadas que já perderam seu potencial de regeneração natural devido à degradação do solo ou limitações de dispersão (Holl & Aide, 2011). Na prática, a maioria dos métodos de reflorestamento consiste de uma combinação de processos ativos e passivos.

Durante vários milênios, o cultivo itinerante tradicional na região tropical tem se valido do reflorestamento e do manejo de floresta secundária como componentes integrais dos sistemas de pousio prolongado (Gomez-Pompa, 1987; Wangpakapattanawong *et al.*, 2010). Embora tais práticas ainda continuem evidentes na atualidade em algumas regiões, os sistemas de cultivo itinerante têm sofrido mudanças dramáticas devido à escassez de terra, às pressões para cultivar espécies de interesse comercial, à intensificação da produção e redução dos períodos de pousio e, ainda, a políticas governamentais para restringir o uso de florestas e impedir o desmatamento (Ziegler *et al.*, 2011). Pousios enriquecidos, hortos florestais e agroflorestas representam vias de reflorestamento que oferecem simultaneamente sistemas florestais que funcionam e produtos madeireiros e não madeireiros para uso local ou comercial (Michon *et al.*, 2007).

O plantio de árvores é comumente empregado para iniciar uma regeneração natural, antecipando que um reflorestamento passivo irá se tornar mais prevalente durante estágios mais tardios (Lugo, 1997). Em casos de

degradação severa do solo, espécies exóticas podem ser utilizadas com eficácia para iniciar a regeneração natural e melhorar as condições do solo. Plantios de legumes exóticos fixadores de nitrogênio facilitaram a regeneração natural de 63 espécies de árvores em campos de *Imperata cylindrica* em Kalimantan do Sul, na Indonésia (Otsamo, 2000). Plantios de árvores comerciais podem propiciar regeneração natural diversificada se houver fragmentos florestais diversificados nas proximidades. Quinze anos após o abandono de uma plantação de *Eucalyptus saligna* de terceira colheita no Parque das Neblinas, no estado de São Paulo, no Brasil, 43,7% das espécies de árvores em fragmentos florestais vizinhos foram encontrados na forma de plântulas e pequenas árvores regenerantes (Onofre *et al.*, 2010).

O plantio de árvores locais, nativas, é muito eficaz para a aceleração da regeneração natural. A estratégia das espécies de referência utiliza um número maior de espécies para iniciar a sucessão. Cerca de 20 a 30 espécies são plantadas para iniciar a sucessão e constituem a referência para desenvolvimentos sucessionais futuros (Lamb, 2011). As espécies plantadas devem incluir pioneiras longevas e de vida curta, além de espécies que produzam frutos atrativos para animais. Este método funciona bem em sítios próximos a florestas naturais existentes. Em regiões tropicais que sofrem secas sazonais, certas espécies plantadas devem apresentar tolerância a fogo e capacidade de rebrotamento (Lamb, 2011). Embora o reflorestamento por meio do plantio de espécies nativas possa consolidar uma ampla gama de serviços ecossistêmicos, é necessário perceber a existência de importantes *trade-offs* quanto a esses serviços (Hall *et al.*, 2012). O manejo silvicultural em plantios de restauração pode aumentar a produtividade de madeira, mas possivelmente irá também reduzir o armazenamento total de carbono e alterar a composição da biodiversidade da flora e da fauna.

Semeadura direta e nucleação são estratégias promissoras de reflorestamento que apresentam custo menor do que a implementação de plantações de árvores.

A semeadura direta reduz os custos de transporte e mão de obra e não exige o desenvolvimento de técnicas de propagação em viveiros para espécies pouco estudadas. Espécies com sementes grandes apresentam taxas de germinação e sobrevivência relativamente altas após semeadura direta em pastagens abandonadas (Camargo *et al.*, 2002; Cole *et al.*, 2011). O enterramento de sementes reduz as perdas decorrentes de predação ou dessecação (Doust *et al.*, 2006; Sovu *et al.*, 2010). O plantio de nucleação aplicada, no qual as árvores são plantadas em aglomerados (*clusters*) e não segundo um padrão uniforme, cria um ambiente mais heterogêneo do que em plantios uniformes e pode favorecer uma alta diversidade de espécies regenerantes (Rey Benayas *et al.*, 2008). Os núcleos de restauração parecem ter um limiar de tamanho mínimo para atrair dispersores de sementes: Cole *et al.* (2011) constataram que a diversidade da chuva de sementes aumentava com núcleos maiores que 64 m².

O êxito dos projetos de reflorestamento exige a manutenção contínua de tratamentos experimentais e um monitoramento cuidadoso, tanto das áreas tratadas como das não tratadas, para se determinar se esses tratamentos, de fato, conduzem aos resultados ecológicos desejados. Entretanto, muitos projetos não dispõem de um programa formal de monitoramento porque são financiados por curto prazo, valem-se de grupos comunitários para mão de obra voluntária ou porque falta conhecimento aos executores e voluntários (Kanowski *et al.*, 2010). Um *toolkit* abrangente para monitorar projetos de restauração foi desenvolvido por Kanowski *et al.* (2010), o qual inclui critérios detalhados para o monitoramento das condições do sítio, estrutura da floresta, composição de espécies vegetais, sequestro de carbono e composição de espécies da avifauna. Embora certos problemas técnicos ainda impeçam os esforços de reflorestamento em diversas áreas, as questões sociais (econômicas, políticas, comportamentais) hoje constituem as principais limitações ao reflorestamento em todo o mundo (Kettle *et al.*, 2011).

O CONTEXTO SOCIAL E GEOGRÁFICO DA REGENERAÇÃO DAS FLORESTAS TROPICAIS

O CONTEXTO DA PAISAGEM

A maioria das florestas em regeneração na região tropical se encontra em fragmentos relativamente pequenos dentro de uma matriz de matas primárias, florestas de extração de madeira e campos agrícolas ou pastagens. As trajetórias de regeneração e taxas de alteração dependem muito das condições da paisagem circundante. Em última instância, a regeneração das florestas é parte de um sistema socioecológico mais amplo, que determina os padrões de uso e abandono da terra, a configuração espacial das florestas remanescentes, a conservação da vida silvestre, a caça, a colheita e o manejo dos produtos florestais (Grau & Aide, 2008).

A distribuição de fragmentos florestais de idades diferentes dentro de uma paisagem é um indicador chave do potencial para regeneração florestal de um sítio recém-abandonado (Chazdon *et al.*, 2009). A conservação de florestas primárias intactas ou de grandes fragmentos florestais consiste na receita mais promissora para o futuro recrescimento florestal. A regeneração natural irá acontecer mais rapidamente e terá uma composição maior de espécies primárias em áreas adjacentes a matas primárias e em regiões onde a flora e a fauna estejam protegidas da colheita e da caça (Chazdon *et al.*, 2009). Florestas secundárias jovens apresentam taxa de desmatamento maior do que matas secundárias mais antigas ou florestas primárias (Etter *et al.*, 2005). Vários fatores afetam a persistência de florestas em regeneração dentro de paisagens tropicais: solos, topografia, acesso viário, proximidade a zonas urbanas (Crk *et al.*, 2009). Em Porto Rico, florestas secundárias antigas ocorrem em substratos de calcário, em grandes elevações, encostas íngremes, longe de estradas e em áreas com menos pastagens (Helmer *et al.*, 2008).

A regeneração florestal em paisagens de mosaico pode servir para ampliar fragmentos florestais já existentes e criar corredores biológicos que unam

fragmentos anteriormente isolados. A regeneração pode desempenhar um papel crítico na proteção da biodiversidade no nível de paisagem, em particular nas paisagens com poucos e esparsos fragmentos florestais. Numa região da Mata Atlântica do sudeste de São Paulo, corredores de florestas secundárias aumentaram a riqueza de espécies de pequenos mamíferos em fragmentos de floresta tropical (Pardini *et al.*, 2005). Cacauais e florestas secundárias formam corredores, ligando pequenos fragmentos a uma área florestal maior na Reserva Biológica do Una, criando uma matriz florestal que sustenta diversas comunidades de samambaias, borboletas, répteis de serapilheira, anfíbios, morcegos, aves e pequenos mamíferos (Pardini *et al.*, 2009).

O CONTEXTO SOCIOECONÔMICO

O reflorestamento exige um alinhamento de fatores socioeconômicos, políticos e também ecológicos (Uriarte *et al.*, 2010). As decisões em se abandonar fazendas ou pastagens são tomadas principalmente com base em fatores socioeconômicos, mas certas condições biofísicas, como a topografia e a fertilidade do solo, também desempenham um papel importante, particularmente nos casos em que a conversão da floresta para uso agrícola tenha ocorrido em terras mal apropriadas para tal utilização. A pressão antropogênica sobre a terra pode ser reduzida por meio de um amplo espectro de mudanças socioeconômicas, tais como migração rural ou urbana (Aide & Grau, 2004), emigração internacional, abandono da atividade agropecuária em sítios marginais (Arroyo-Mora *et al.*, 2005), adoção de agrossilvicultura, desenvolvimento de usos não prejudiciais da floresta (como o ecoturismo), aquisição de terras para áreas de conservação, plantio de árvores e projetos ecológicos de reflorestamento (Kull *et al.*, 2007). Incentivos financeiros para o reflorestamento, tais como pagamentos por serviços ambientais, contribuem muito para a promoção de usos não prejudiciais da floresta, mas tendem a dar preferência por formas dinâmicas de reflorestamento em lugar de uma regeneração natural passiva.



Vários fatores podem promover a expansão da floresta (Nagendra & Southworth, 2010). O reflorestamento pode ocorrer como parte de um projeto deliberado em nível local, regional ou nacional. De outra maneira, o reflorestamento também pode acontecer como uma consequência não intencional de mudanças econômicas e políticas (Rudel, 2012). No primeiro caso, a cobertura florestal se expande através de um mecanismo de retroalimentação socioecológico, por meio do qual as decisões sobre o uso da terra são tomadas em resposta à degradação dos sítios, escassez de produtos florestais na região ou iniciativas de conservação (Lambin & Meyfroidt, 2010). Esta “via da escassez da floresta” também sofre influência dos aumentos de preços de produtos florestais, que induzem os proprietários de terras a plantar árvores (Rudel *et al.*, 2005). As transições florestais na China, na Índia e no Vietnã são, em grande parte, resultado de planejamento deliberado que envolve todos os níveis de governo, com atuação ativa das respectivas agências florestais nacionais (Rudel, 2012). Mas a expansão de florestas também pode ocorrer como consequência inesperada de políticas econômicas de nível nacional ou global que reduzam o tamanho da população em áreas rurais, levando ao abandono da agricultura. Esta “via do desenvolvimento econômico” se aplica bem ao caso da transição florestal em Porto Rico, onde a regeneração florestal em grande escala foi o fruto acidental de políticas econômicas desenvolvimentistas que resultaram no despovoamento de áreas rurais (Rudel *et al.*, 2005). Como fruto fortuito de mudanças na política econômica nacional ou global que desfavorecem a vida no meio rural, as florestas podem se expandir predominantemente através de recrescimento espontâneo sobre terras cultivadas e pastagens abandonadas.

Apesar do declínio das taxas de desmatamento em vários países tropicais, a área acumulada de perdas florestais ainda excede muito a área total de regeneração em toda a região tropical. Uma regeneração tropical recente não é capaz de desfazer os efeitos de décadas ou séculos de

conversão da floresta em terra de uso agrícola. Políticas econômicas globalizantes são os principais vetores que impõem as transições florestais e o reflorestamento (Rudel, 2012). Entretanto, numa escala global, o reflorestamento em uma dada região muitas vezes é contrabalançado por desmatamento em outra região (Meyfroidt *et al.*, 2010). O aumento da extensão e do êxito da regeneração de florestas tropicais, seja ela espontânea e passiva ou devido a iniciativas dinâmicas de reflorestamento, requer o desenvolvimento e a aplicação de políticas nacionais e internacionais com base no reconhecimento do fato de que as florestas necessitam do homem, assim como o homem necessita da floresta. Os vetores sociais, econômicos e institucionais do sucesso do reflorestamento são também os fundamentos do bem estar humano, da harmonia social e da governança eficaz (Dinh Le *et al.*, 2012). A compreensão dos fatores ecológicos e sociais que promovem o recrescimento diversificado das florestas em regiões tropicais constitui uma base sólida para o desenvolvimento de projetos exitosos de reflorestamento de longo prazo em nível de paisagem que sejam benéficos ao homem e ao planeta.

REFERÊNCIAS

- AIDE, T. M. & H. R. GRAU, 2004. Globalization, migration, and Latin American ecosystems. **Science** 305(5692): 1915-1916.
- ÁLVAREZ-YÉPIZ, J. C., A. MARTINEZ-YRIZAR, A. BURQUEZ & C. LINDQUIST, 2008. Variation in vegetation structure and soil properties related to land use history of old-growth and secondary tropical dry forests in northwestern Mexico. **Forest Ecology and Management** 256(3): 355-366.
- ANDRESEN, E. & D. J. LEVEY, 2004. Effects of dung and seed size on secondary dispersal, seed predation, and seedling establishment of rain forest trees. **Oecologia** 139(1): 45-54.
- ARROYO-MORA, J. P., A. SANCHEZ-AZOFEIFA, B. RIVARD, J. C. CALVO & D. H. JANZEN, 2005. Dynamics in landscape structure and composition for the Chorotega region, Costa Rica, from 1960 to 2000. **Agriculture, Ecosystems & Environment** 106(1): 27-39.
- ASNER, G. P., T. K. RUDEL, T. M. AIDE, R. DEFRIES & R. EMERSON, 2009. A contemporary assessment of change in humid tropical forests. **Conservation Biology** 23: 1386-1395.

- BARLOW, J., T. A. GARDNER, I. S. ARAUJO, T. C. ÁVILA-PIRES, A. B. BONALDO, J. E. COSTA, M. C. ESPOSITO, L. V. FERREIRA, J. HAWES, M. I. M. HERNANDEZ, M. S. HOOGMOED, R. N. LEITE, N. F. LO-MAN-HUNG, J. R. MALCOLM, M. B. MARTINS, L. A. M. MESTRE, R. MIRANDA-SANTOS, A. L. NUNES-GUTJAHR, W. L. OVERAL, L. PARRY, S. L. PETERS, M. A. RIBEIRO-JUNIOR, M. N. F. DA SILVA, C. DA SILVA MOTTA & C. A. PERES, 2007a. Quantifying the biodiversity value of tropical primary, secondary, and plantation forests. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America** 104(47): 18555-18560.
- BARLOW, J., L. A. M. MESTRE, T. A. GARDNER & C. A. PERES, 2007b. The value of primary, secondary and plantation forests for Amazonian birds. **Biological Conservation** 136(2): 212-231.
- BAZZAZ, F. A. & S. T. A. PICKETT, 1980. Physiological ecology of tropical succession: a comparative review. **Annual Review of Ecology and Systematics** 11: 287-310.
- BENITEZ-MALVIDO, J., M. MARTINEZ-RAMOS & E. CECCON, 2001. Seed rain vs. seed bank, and the effect of vegetation cover on the recruitment of tree seedlings in tropical successional vegetation. In: G. GOTTSBERGER & S. LIEDE (Eds.): **Life forms and dynamics in Tropical Forests**: 1-18. J. Cramer, Stuttgart.
- BROWN, S. & A. E. LUGO, 1990. Tropical secondary forests. **Journal of Tropical Ecology** 6(1): 1-32.
- BUSH, M. B. & P. A. COLINVAUX, 1994. Tropical forest disturbance: paleoecological records from Darien, Panama. **Ecology** 75(6): 1761-1768.
- CAMARGO, J. L. C., I. D. K. FERRAZ & A. M. IMAKAWA, 2002. Rehabilitation of degraded areas of Central Amazonia using direct sowing of forest tree seeds. **Restoration Ecology** 10: 636-644.
- CAMPBELL, D. G., A. FORD, K. S. LOWELL, J. WALKER, J. K. LAKE, C. OCAMPO-RAEDER, A. TOWNESMITH & M. BALICK, 2006. The feral forests of the Eastern Peten. In: W. BALÉE & C. L. ERICKSON (Eds.): **Time and complexity in historical ecology**: 21-55. Columbia University Press, New York.
- CANTARELLO, E., A. C. NEWTON, R. A. HILL, N. TEJEDOR-GARAVITO, G. WILLIAMS-LINERA, F. LÓPEZ-BARRERA, R. H. MANSON & D. J. GOLICHER, 2011. Simulating the potential for ecological restoration of dryland forests in Mexico under different disturbance regimes. **Ecological Modelling** (5): 1112-1128.
- CHAI, S. & E. TANNER, 2011. 150 year legacy of land use on tree species composition in old secondary forests of Jamaica. **Journal of Ecology** 99(1): 113-121.
- CHAZDON, R. L., 2003. Tropical forest recovery: legacies of human impact and natural disturbances. **Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics** 6(1-2): 51-71.
- CHAZDON, R. L., 2008a. Beyond deforestation: restoring forests and ecosystem services on degraded lands. **Science** 320(5882): 1458-1460.
- CHAZDON, R. L., 2008b. Chance and determinism in tropical forest succession. In: W. CARSON & S. A. SCHNITZER (Eds.): **Tropical forest community ecology**: 384-408. Wiley-Blackwell Publishing, Oxford.
- CHAZDON, R. L., S. G. LETCHER, M. VAN BREUGEL, M. MARTÍNEZ-RAMOS, F. BONGERS & B. FINEGAN, 2007. Rates of change in tree communities of secondary Neotropical forests following major disturbances. **Philosophical Transactions of the Royal Society B-Biological Sciences** 362: 273-289.
- CHAZDON, R. L., C. A. PERES, D. DENT, D. SHEIL, A. E. LUGO, D. LAMB, N. E. STORK & S. E. MILLER, 2009. The potential for species conservation in tropical secondary forests. **Conservation Biology** 23(6): 1406-1417.
- CHAZDON, R. L., A. CHAO, R. K. COLWELL, S.-Y. LIN, N. NORDEN, S. G. LETCHER, D. B. CLARK, B. FINEGAN & J. P. ARROYO, 2011. A novel statistical method for classifying habitat generalists and specialists. **Ecology** 92: 1332-1343.
- COLE, R., K. HOLL, C. KEENE & R. ZAHAWI, 2011. Direct seeding of late-successional trees to restore tropical montane forest. **Forest Ecology and Management** 261(10): 1590-1597.
- CORLETT, R. T., 1992. The ecological transformation of Singapore, 1819-1990. **Journal of Biogeography** 19: 411-420.
- CORLETT, R. T., 1998. Frugivory and seed dispersal by vertebrates in the Oriental (Indomalayan) Region. **Biological Reviews** 73(4): 413-448.
- CRK, T., M. URIARTE, F. CORSI & D. FLYNN, 2009. Forest recovery in a tropical landscape: what is the relative importance of biophysical, socioeconomic, and landscape variables? **Landscape Ecology** 24(5): 629-642.
- CUBIÑA, A. & T. M. AIDE, 2001. The effect of distance from forest edge on seed rain and soil seed bank in a tropical pasture. **Biotropica** 33(2): 260-267.
- CULOT, L., F. LAZO, M. C. HUYNEN, P. PONCIN & E. W. HEYMANN, 2010. Seasonal variation in seed dispersal by tamarins alters seed rain in a secondary rain forest. **International Journal of Primatology** 31(4): 553-569.
- DENT, D. H. & S. J. WRIGHT, 2009. The future of tropical species in secondary forests: a quantitative review. **Biological Conservation** 142: 2833-2843.
- DINH LE, H., C. SMITH, J. HERBOHN & S. HARRISON, 2012. More than just trees: assessing reforestation success in tropical developing countries. **Journal of Rural Studies** 28(1): 5-19.

- DON, A., J. SCHUMACHER & A. FREIBAUER, 2011. Impact of tropical land-use change on soil organic carbon stocks: a meta-analysis. **Global Change Biology** 17(4): 1658-1670.
- DOUST, S. J., P. D. ERSKINE & D. LAMB, 2006. Direct seeding to restore rainforest species: microsite effects on the early establishment and growth of rainforest tree seedlings on degraded land in the wet tropics of Australia. **Forest Ecology and Management** 234(1-3): 333-343.
- DUNCAN, R. S. & C. A. CHAPMAN, 2002. Limitations of animal seed dispersal for enhancing forest succession on degraded lands. In: D. J. LEVEY, W. R. SILVA & M. GALETTI (Eds.): **Seed dispersal and frugivory: ecology, evolution, and conservation**: 437-450. CAB International, New York.
- ESTRADA, A., R. COATES ESTRADA & D. MERITT JR., 1994. Non flying mammals and landscape changes in the tropical rain forest region of Los Tuxtlas, Mexico. **Ecography** 17: 229-241.
- ETTER, A., C. A. MCALPINE, D. PULLAR & H. POSSINGHAM, 2005. Modeling the age of tropical moist forest fragments in heavily-cleared lowland landscapes of Colombia. **Forest Ecology and Management** 208(1-3): 249-260.
- FELDPAUSCH, T. R., M. A. RONDON, E. C. M. FERNANDES, S. J. RIHA & E. WANDELLI, 2004. Carbon and nutrient accumulation in secondary forests regenerating on pastures in central Amazonia. **Ecological Applications** 14(4): S164-S176.
- FELDPAUSCH, T. R., C. D. PRATES-CLARK, E. C. M. FERNANDES & S. J. RIHA, 2007. Secondary forest growth deviation from chronosequence predictions in central Amazonia. **Global Change Biology** 13(5): 967-979.
- FOOD AND AGRICULTURE ORGANIZATION OF THE UNITED NATIONS (FAO), 2010. **Global forest resources assessment 2010**. Food and Agricultural Organization of the United Nations, Rome.
- GEHRING, C., P. L. G. VLEK, L. A. G. DE SOUZA & M. DENICH, 2005. Biological nitrogen fixation in secondary regrowth and mature rainforest of central Amazonia. **Agriculture Ecosystems & Environment** 111(1-4): 237-252.
- GOMEZ-POMPA, A., 1987. On Maya silviculture. **Mexican Studies/ Estudios Mexicanos** 3(1): 1-17.
- GONZALES, R. S., N. R. INGLE, D. A. LAGUNZAD & T. NAKASHIZUKA, 2009. Seed dispersal by birds and bats in lowland Philippine forest successional area. **Biotropica** 41(4): 452-458.
- GRAU, H. R. & M. AIDE, 2008. Globalization and land-use transitions in Latin America. **Ecology and Society** 13(2): 16.
- GUARIGUATA, M. & R. OSTERTAG, 2001. Neotropical secondary forest succession: changes in structural and functional characteristics. **Forest Ecology and Management** 148: 185-206.
- GUEVARA, S., S. E. PURATA & E. VAN DER MAARL, 1986. The role of remnant forest trees in tropical secondary succession. **Vegetatio** 66: 77-84.
- HALL, J. M., T. VAN HOLT, A. E. DANIELS, V. BALTHAZAR & E. F. LAMBIN, 2012. Trade-offs between tree cover, carbon storage and floristic biodiversity in reforesting landscapes. **Landscape Ecology** 27(8): 1135-1147.
- HELMER, E. H., T. J. BRANDEIS, A. E. LUGO & T. KENNAWAY, 2008. Factors influencing spatial pattern in tropical forest clearance and stand age: implications for carbon storage and species diversity. **Journal of Geophysical Research** 113: 1-14. Disponível em: <http://www.fs.fed.us/global/iitf/pubs/ja_iitf_2008_helmer001.pdf>. Acesso em: 1 agosto 2012.
- HOLL, K. D. & T. M. AIDE, 2011. When and where to actively restore ecosystems? **Forest Ecology and Management** 261(10): 1558-1563.
- HOWE, H. F. & J. SMALLWOOD, 1982. Ecology of seed dispersal. **Annual Review of Ecology and Systematics** 13: 201-228.
- HUGHES, R. F., J. B. KAUFFMAN & V. J. JARAMILLO, 1999. Biomass, carbon, and nutrient dynamics of secondary forests in a humid tropical region of Mexico. **Ecology** 80(6): 1892-1907.
- HUGHES, R. F., J. B. KAUFFMAN & V. J. JARAMILLO, 2000. Ecosystem-scale impacts of deforestation and land use in a humid tropical region of Mexico. **Ecological Applications** 10: 515-527.
- KAMMESHEIDT, L., 1999. Forest recovery by root suckers and above-ground sprouts after slash-and-burn agriculture, fire and logging in Paraguay and Venezuela. **Journal of Tropical Ecology** 15(2): 143-157.
- KANOWSKI, J., C. P. CATTERALL, K. FREEBODY & D. A. HARRISON, 2010. **Monitoring revegetation projects in rainforest landscapes**. Toolkit Version 3. Cairns, Australia, Reef and Rainforest Research Centre Limited. Disponível em: <http://www.mrc.org.au/publications/biodiversity_monitoring2.html>. Acesso em: 1 agosto 2012.
- KARTHIK, T., G. GOVINDHAN VEERASWAMI & P. KUMAR SAMAL, 2010. Forest recovery following shifting cultivation: an overview of existing research. **Tropical Conservation Science** 2(4): 374-387.
- KETTLE, C. J., 2010. Ecological considerations for using dipterocarps for restoration of lowland rainforest in Southeast Asia. **Biodiversity and Conservation** 19(4): 1137-1151.
- KETTLE, C. J., J. GHAZOUL, P. ASHTON, C. H. CANNON, L. CHONG, B. DIWAY, E. FARIDAH, R. HARRISON, A. HECTOR, P. HOLLINGSWORTH, L. P. KOH, E. KHOO, K. KITAYAMA, K. KARTAWINATA, A. J. MARSHALL, C. MAYCOCK, S. NANAMI, G. PAOLI, M. D. POTTS, I. SAMSOEDIN, D. SHEIL, S. TAN, I. TOMOAKI, C. WEBB, T. YAMAKURA & D. F. R. P. BURSLEM, 2011. Seeing the fruit for the trees in Borneo. **Conservation Letters** 4(3): 184-191.

- KOLB, M. & L. GALICIA, 2012. Challenging the linear forestation narrative in the Neo-tropic: regional patterns and processes of deforestation and regeneration in southern Mexico. **The Geographical Journal** 178(2): 147-161.
- KULL, C. A., C. K. IBRAHIM & T. C. MEREDITH, 2007. Tropical forest transitions and globalization: neo-liberalism, migration, tourism, and international conservation agendas. **Society & Natural Resources** 20: 723-737.
- LABORDE, J., S. GUEVARA & G. SANCHEZ-RIOS, 2008. Tree and shrub seed dispersal in pastures: the importance of rainforest trees outside forest fragments. **Ecoscience** 15(1): 6-16.
- LAMB, D., 2011. **Regreening the bare hills: tropical forest restoration in the Asia-Pacific Region**. Springer, New York.
- LAMBIN, E. F. & P. MEYFROIDT, 2010. Land use transitions: socio-ecological feedback versus socio-economic change. **Land Use Policy** 27(2): 108-118.
- LAWRENCE, D., 2004. Erosion of tree diversity during 200 years of shifting cultivation in Bornean Rain Forest. **Ecological Applications** 14: 1855-1869.
- LAWRENCE, D., P. D'ODORICO, L. DIEKMANN, M. DELONGE, R. DAS & J. EATON, 2007. Ecological feedbacks following deforestation create the potential for a catastrophic ecosystem shift in tropical dry forest. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America** 104(52): 20696-20701.
- LEBRIJA-TREJOS, E., J. A. MEAVE, L. POORTER, E. A. PÉREZ-GARCÍA & F. BONGERS, 2010. Pathways, mechanisms and predictability of vegetation change during tropical dry forest succession. **Perspectives in Plant Ecology Evolution and Systematics** 12(4): 267-275.
- LEES, A. C. & C. A. PERES, 2009. Gap crossing movements predict species occupancy in Amazonian forest fragments. **Oikos** 118(2): 280-290.
- LETCHER, S. G. & R. L. CHAZDON, 2009. Rapid recovery of biomass, species richness, and species composition in a forest chronosequence in Northeastern Costa Rica. **Biotropica** 41: 608-617.
- LUGO, A. E., 1997. The apparent paradox of reestablishing species richness on degraded lands with tree monocultures. **Forest Ecology and Management** 99(1-2): 9-19.
- MARÍN-SPIOTTA, E., D. F. CUSACK, R. OSTERTAG & W. L. SILVER, 2008. Trends in above and belowground carbon with forest regrowth after agricultural abandonment in the Neotropics. In: R. W. MYSTER (Ed.): **Post-agricultural succession in the Neotropics**: 22-72. Springer, New York.
- MARÍN-SPIOTTA, E., W. L. SILVER, C. W. SWANSTON & R. OSTERTAG, 2009. Soil organic matter dynamics during 80 years of reforestation of tropical pastures. **Global Change Biology** 15: 1584-1597.
- MEDELLÍN, R. A. & O. GAONA, 1999. Seed dispersal by bats and birds in forest and disturbed habitats of Chiapas, México. **Biotropica** 31(3): 478-485.
- MELO, F., B. RODRIGUEZ-HERRERA, R. L. CHAZDON, R. A. MEDELLÍN & G. CEBALLOS, 2009. Small tent-roosting bats promote dispersal of large-seeded plants in a Neotropical forest. **Biotropica** 41(6): 737-743.
- MESQUITA, R. C. G., K. ICKES, G. GANADE & G. B. WILLIAMSON, 2001. Alternative successional pathways in the Amazon Basin. **Journal of Ecology** 89(4): 528-537.
- MEYFROIDT, P., T. K. RUDEL & E. F. LAMBIN, 2010. Forest transitions, trade, and the global displacement of land use. **Proceedings of the National Academy of Sciences** 107: 20917-20922.
- MICHON, G., H. DE FORESTA, P. LEVANT & F. VERDEAUX, 2007. Domestic forests: a new paradigm for integrating local communities' forestry into tropical forest science. **Ecology and Society** 12(1). Disponível em: <<http://www.ecologyandsociety.org/vol12/iss2/art1/>>. Acesso em: 1 agosto 2012.
- MORAN, E. F., E. BRONDIZIO, J. M. TUCKER, M. C. SILVA-FORSBERG, S. MCCracken & I. FALESI, 2000. Effects of soil fertility and land-use on forest succession in Amazônia. **Forest Ecology and Management** 139(1-3): 93-108.
- MOSTACEDO, B., F. E. PUTZ, T. S. FREDERICKSEN, A. VILLCA & T. PALACIOS, 2009. Contributions of root and stump sprouts to natural regeneration of a logged tropical dry forest in Bolivia. **Forest Ecology and Management** 258(6): 978-985.
- MUSCARELLA, R. & T. H. FLEMING, 2007. The role of frugivorous bats in tropical forest succession. **Biological Reviews** 82(4): 573-590.
- MYSTER, R. W., 2008. Neotropic post-dispersal seed predation. In: R. W. MYSTER (Ed.): **Post-agricultural succession in the Neotropics**: 216-220. Springer, New York.
- NADKARNI, N. M. & W. A. HABER, 2009. Canopy seed banks as time capsules of biodiversity in pasture-remnant tree crowns. **Conservation Biology** 23(5): 1117-1126.
- NAGENDRA, H. & J. SOUTHWORTH, 2010. **Reforesting landscapes: linking pattern and process**. Springer, Dordrecht.
- NICHOLS, E., T. LARSEN, S. SPECTOR, A. L. DAVIS, F. ESCOBAR, M. FAVILA & K. VUJINEC, 2007. Global dung beetle response to tropical forest modification and fragmentation: a quantitative literature review and meta-analysis. **Biological Conservation** 137(1): 1-19.
- NORDEN, N., R. L. CHAZDON, A. CHAO, Y. H. JIANG, B. VÍLCHEZ-ALVARADO, 2009. Resilience of tropical rain forests: tree community reassembly in secondary forests. **Ecology Letters** 12(5): 385-394.

- NORDEN, N., R. C. G. MESQUITA, T. V. BENTOS, R. L. CHAZDON & G. B. WILLIAMSON, 2011. Contrasting community compensatory trends in alternative successional pathways in central Amazonia. **Oikos** 120(1): 143-151.
- OLIVER, C. D. & B. C. LARSON, 1990. **Forest stand dynamics**. Biological resource management series. McGraw-Hill Inc., New York.
- ONOFRE, F., V. ENGEL & H. CASSOLA, 2010. Regeneração natural de espécies da Mata Atlântica em sub-bosque de *Eucalyptus saligna* Smith. em uma antiga unidade de produção florestal no Parque das Neblinas, Bertioga, SP. **Scientia Forestalis** 38(85): 39-52.
- OTSAMO, R., 2000. Secondary forest regeneration under fast-growing forest plantations on degraded *Imperata cylindrica* grasslands. **New Forests** 19: 69-93.
- PAN, Y., R. A. BIRDSEY, J. FANG, R. HOUGHTON, P. E. KAUPPI, W. A. KURZ, O. L. PHILLIPS, A. SHVIDENKO, S. L. LEWIS, J. G. CANADELL, P. CIAIS, R. B. JACKSON, S. W. PACALA, A. D. MCGUIRE, S. PIAO, A. RAUTIAINEN, S. SITCH & D. HAYES, 2011. A large and persistent carbon sink in the world's forests. **Science** 333: 988-993.
- PARDINI, R., S. M. DE SOUZA, R. BRAGA-NETO & J. P. METZGER, 2005. The role of forest structure, fragment size and corridors in maintaining small mammal abundance and diversity in an Atlantic forest landscape. **Biological Conservation** 124(2): 253-266.
- PARDINI, R., D. FARIA, G. M. ACCACIO, R. R. LAPS, E. MARIANO-NETO, M. L. B. PACIENCIA, M. DIXO & J. BAUMGARTEN, 2009. The challenge of maintaining Atlantic forest biodiversity: a multi-taxa conservation assessment of specialist and generalist species in an agro-forestry mosaic in southern Bahia. **Biological Conservation** 142: 1178-1190.
- PARRY, L., J. BARLOW & C. A. PERES, 2007. Large-vertebrate assemblages of primary and secondary forests in the Brazilian Amazon. **Journal of Tropical Ecology** 23(6): 653-662.
- PENA-CLAROS, M. & H. BOO, 2002. The effect of forest successional stage on seed removal of tropical rain forest tree species. **Journal of Tropical Ecology** 18: 261-274.
- PIOTTO, D., F. MONTAGNINI, W. THOMAS, M. ASHTON & C. OLIVER, 2009. Forest recovery after swidden cultivation across a 40-year chronosequence in the Atlantic forest of southern Bahia, Brazil. **Plant Ecology** 205: 261-272.
- PITMAN, N. C. A., C. E. CERÓN, C. I. REYES, M. THURBER & J. ARELLANO, 2005. Catastrophic natural origin of a species-poor tree community in the world's richest forest. **Journal of Tropical Ecology** 21(5): 559-568.
- POORTER, L., 2008. The relationships of wood-, gas- and water fractions of tree stems to performance and life history variation in tropical trees. **Annals of Botany** 102(3): 367-375.
- POORTER, L., M. V. DE PLASSCHE, S. WILLEMS & R. G. A. BOOT, 2004. Leaf traits and herbivory rates of tropical tree species differing in successional status. **Plant Biology** 6(6): 746-754.
- POWERS, J. S., 2004. Changes in soil carbon and nitrogen after contrasting land-use transitions in northeastern Costa Rica. **Ecosystems** 7(2): 134-146.
- READ, L. & D. LAWRENCE, 2003. Recovery of biomass following shifting cultivation in dry tropical forests of the Yucatan. **Ecological Applications** 13(1): 85-97.
- REY BENAYAS, J. M., J. M. BULLOCK & A. C. NEWTON, 2008. Creating woodland islets to reconcile ecological restoration, conservation, and agricultural land use. **Frontiers in Ecology and the Environment** 6(6): 329-336.
- ROSS, N. J., 2011. Modern tree species composition reflects ancient Maya "forest gardens" in northwest Belize. **Ecological Applications** 21(1): 75-84.
- RUDEL, T. K., 2012. The human ecology of regrowth in the tropics. **Journal of Sustainable Forestry** 31: 340-354.
- RUDEL, T. K., O. T. COOMES, E. MORAN, F. ACHARD, A. ANGELSEN, J. XU & E. LAMBIN, 2005. Forest transitions: towards a global understanding of land use change. **Global Environmental Change and Policy Dimensions** 15(1): 23-31.
- SALDARRIAGA, J. G., D. C. WEST, M. L. THARP & C. UHL, 1988. Long-term chronosequence of forest succession in the upper Rio Negro of Colombia and Venezuela. **Journal of Ecology** 76(4): 938-958.
- SCARIOT, A., D. L. M. VIEIRA, A. B. SAMPAIO, E. GUARINO & A. SEVILHA, 2008. Recruitment of dry forest tree species in Central Brazil pastures. In: R. W. MYSTER (Ed.): **Post-agricultural succession in the Neotropics**: 231-244. Springer, New York.
- SCHLAWIN, J. & R. A. ZAHAWI, 2008. 'Nucleating' succession in recovering neotropical wet forests: the legacy of remnant trees. **Journal of Vegetation Science** 19(4): 485-492.
- SOVU, P. SAVADOGO, M. TIGABU & P. C. ODÉN, 2010. Restoration of former grazing lands in the highlands of Laos using direct seeding of four native tree species. **Mountain Research and Development** 30(3): 232-243.
- STONER, K., P. RIBA HERNÁNDEZ, K. VULINEC & J. LAMBERT, 2007. The role of mammals in creating and modifying seedshadows in tropical forests and some possible consequences of their elimination. **Biotropica** 39(3): 316-327.
- SUMMERHAYES, G., M. LEAVESLEY, A. FAIRBAIRN, H. MANDUI, J. FIELD, A. FORD & R. FULLAGAR, 2010. Human adaptation and plant use in highland New Guinea 49,000 to 44,000 years ago. **Science** 330: 78-81.

- TUCKER, J., E. BRONDIZIO & E. MORAN, 1998. Rates of forest regrowth in Eastern Amazonia: a comparison of Altamira and Bragantina regions, Para State, Brazil. **Interiencia** 23(2): 64-73.
- TURNER, I. M., Y. K. WONG, P. T. CHEW & A. BIN IBRAHIM, 1997. Tree species richness in primary and old secondary tropical forest in Singapore. **Biodiversity and Conservation** 6: 537-543.
- UHL, C., 1987. Factors controlling succession following slash-and-burn agriculture in Amazonia. **Journal of Ecology** 75(2): 377-407.
- URIARTE, M., L. SCHNEIDER & T. K. RUDEL, 2010. Synthesis: land transitions in the Tropics. **Biotropica** 42(1): 59-62.
- URQUHART, G., 2009. Paleoeological record of hurricane disturbance and forest regeneration in Nicaragua. **Quaternary International** 195(1-2): 88-97.
- VAN BREUGEL, M., M. MARTINEZ-RAMOS & F. BONGERS, 2006. Community dynamics during early secondary succession in Mexican tropical rain forests. **Journal of Tropical Ecology** 22(6): 663-674.
- VÁZQUEZ-YANES, C. & A. OROZCO-SEGOVIA, 1993. Patterns of seed longevity and germination in the tropical rainforest. **Annual Review of Ecology and Systematics** 24: 69-87.
- VIEIRA, I. & J. PROCTOR, 2007. Mechanisms of plant regeneration during succession after shifting cultivation in eastern Amazonia. **Plant Ecology** 192: 303-315.
- WAHL, D., R. BYRNE, T. SCHREINER & R. HANSEN, 2006. Holocene vegetation change in the northern Peten and its implications for Maya prehistory. **Quaternary Research** 65(3): 380-389.
- WANGPAKAPATTANAWONG, P., N. KAVINCHAN, C. VAIDHAYAKARN, D. SCHMIDT-VOGT & S. ELLIOTT, 2010. Fallow to forest: applying indigenous and scientific knowledge of swidden cultivation to tropical forest restoration. **Forest Ecology and Management** 260(8): 1399-1406.
- WESTOBY, M., D. S. FALSTER, A. T. MOLES, P. A. VESK & I. J. WRIGHT, 2002. Plant ecological strategies: some leading dimensions of variation between species. **Annual Review of Ecology and Systematics** 33: 125-159.
- WHITMORE, T. C. & D. F. R. P. BURSLEM, 1988. Major disturbances in tropical rainforests. In: D. M. NEWBERY, H. H. T. PRINS & N. D. BROWN (Eds.): **Dynamics of tropical communities**: 549-565. Blackwell Science Ltd., Oxford.
- WIRTH, C., C. MESSIER, Y. BERGERON, D. FRANK & A. FANKHÄNEL, 2009. Old-growth forest definitions: a pragmatic view. In: C. WIRTH, G. GLEIXNER & M. HEIMANN (Eds.): **Old-growth forests**: function, fate and value: 207: 11-33. Springer, New York.
- WOODS, W. I., W. G. TEIXEIRA, J. LEHMANN, C. STEINER, A. M. G. A. WINKLERPRINS & L. REBELLATO, 2009. **Amazonian dark earths**: wim Sombroek's vision. Springer, New York.
- WRIGHT, S., 2010. The future of tropical forests. **Annals of the New York Academy of Sciences** 1195: 1-27.
- ZARIN, D. J., E. A. DAVIDSON, E. BRONDIZIO, I. C. G. VIEIRA, T. SÁ, T. FELDPAUSCH, E. A. G. SCHUUR, R. MESQUITA, E. MORAN, P. DELAMONICA, M. J. DUCEY, G. C. HURTT, C. SALIMON & M. DENICH, 2005. Legacy of fire slows carbon accumulation in Amazonian forest regrowth. **Frontiers in Ecology and the Environment** 3: 365-369.
- ZIEGLER, A. D., J. M. FOX, E. L. WEBB, C. PADOCH, S. J. LEISZ, R. A. CRAMB, O. MERTZ, T. B. BRUUN & T. D. VIEN, 2011. Recognizing contemporary roles of swidden agriculture in transforming landscapes of Southeast Asia. **Conservation Biology** 25(4): 846-848.