

Dinâmica e trajetórias da sucessão secundária na Amazônia central Dynamics and trajectories of secondary succession in Central Amazonia

Paulo Eduardo dos Santos Massoca¹, Ana Catarina Conte Jakovac^{1, II},
Tony Vizcarra Bentos¹, Garry Bruce Williamson^{1, III}, Rita de Cássia Guimarães Mesquita¹

^IInstituto Nacional de Pesquisas da Amazônia. Manaus, Amazonas, Brasil

^{II}Forest Ecology and Forest Management Group. Wageningen, Holanda

^{III}Louisiana State University. Baton Rouge, Luisiana, USA

Resumo: O histórico de uso do solo é fator determinante da sucessão secundária na Amazônia central, levando ao estabelecimento de comunidades de plantas com estrutura, composição florística, biomassa e dinâmica distintas. A utilização do fogo para renovação de pastagens compromete o potencial regenerativo dessas áreas, que, quando abandonadas, são dominadas pelo gênero *Vismia* e colonizadas por poucas espécies, resultando em florestas secundárias pouco diversificadas nas quais a sucessão permanece estagnada. Uma vegetação mais rica e dominada pelo gênero *Cecropia* coloniza áreas com histórico de uso menos intensivo, permitindo o rápido desenvolvimento da sucessão. Embasado nos conhecimentos adquiridos ao longo de duas décadas de estudo, discutimos aspectos práticos relacionados ao potencial e aos custos do manejo da sucessão secundária para a restauração dos serviços ambientais e como forma de aliar a geração de renda à redução do desmatamento na região. O manejo do dossel e os plantios de enriquecimento mostraram-se técnica e economicamente viáveis em capoeiras de *Cecropia*, mas capoeiras dominadas por *Vismia* requerem o desenvolvimento de propostas de manejo alternativas para sua restauração. Trabalhos em desenvolvimento pelo Projeto Pioneiras, objetivando investigar as trajetórias sucessionais em regiões distintas da Amazônia e analisar os efeitos das mudanças climáticas sobre as florestas secundárias, são apresentados e discutidos no final.

Palavras-chave: Florestas secundárias. *Vismia*. *Cecropia*. Áreas degradadas. Restauração ambiental. Serviços ambientais.

Abstract: Land use history is a primary driver of secondary succession in the Central Amazon, resulting in the establishment of distinct trajectories differing in structure, composition, biomass and dynamics. Intensive use with prescribed fire to maintain pastures compromises the regenerative potential of land which, once abandoned, is colonized by few species and dominated by the genus *Vismia*, resulting in secondary forests that are depauperate in richness and stalled in succession. Where land use has been less intensive, a more diverse vegetation, dominated by the genus *Cecropia* colonizes, fostering relatively rapid plant succession. Based on knowledge acquired over two decades of study, we present here practical aspects related to the management of secondary succession for the restoration of environmental services in an economical and sustainable way with potential to reduce deforestation in the region. To manage the canopy and enrich secondary forests is technologically viable and economically feasible in secondary forests dominated by *Cecropia*, but forests dominated by *Vismia* will require alternative, more intrusive management practices. Finally, we discuss research projects currently underway at the Pioneers Project, the investigation of successional trajectories in second growth across distinct regions of the Amazon and the potential effects of climatic change on secondary formations and successional pathways.

Keywords: Secondary forests. *Vismia*. *Cecropia*. Degraded areas. Environmental restoration. Ecosystem services.

MASSOCA, P. E. S., A. C. C. JAKOVAC, T. V. BENTOS, G. B. WILLIAMSON & R. C. G. MESQUITA, 2012. Dinâmica e trajetórias da sucessão secundária na Amazônia central. **Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi. Ciências Naturais** 7(3): 235-250.

Autor para correspondência: Paulo Eduardo dos Santos Massoca. Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia. Coordenação de Pesquisa em Silvicultura Tropical. Avenida André Araújo, 2936 – Aleixo. Manaus, AM, Brasil. CEP 69010-970 (pmassoca@gmail.com).

Recebido em 10/09/2012

Aprovado em 07/12/2012

Responsabilidade editorial: Toby Gardner



INTRODUÇÃO

A área recoberta por florestas secundárias nos trópicos continua se expandindo sobre áreas originalmente ocupadas por florestas primárias e desmatadas para uso agropecuário. Na Amazônia Legal brasileira, os processos de ocupação e expansão das atividades humanas levaram ao desmatamento de aproximadamente 750 mil km² até o ano de 2011 (INPE, 2012). Isso representa cerca de 18% da cobertura florestal original da região, dos quais, no ano de 2008, mais de um terço (266 mil km²) se encontravam abandonados, recobertos por florestas secundárias em diferentes estágios de regeneração (EMBRAPA & INPE, 2011).

Uma das razões para esse cenário é a ineficiência dos modelos de produção e uso da terra na Amazônia brasileira, incompatíveis com suas características ambientais, por um lado, e dependentes de uma infraestrutura incipiente na região, por outro. Isso torna os custos de produção maiores que o retorno obtido, favorecendo o abandono dessas áreas. Nesse contexto, o desmatamento provocado pelos projetos desenvolvimentistas do governo brasileiro desde o final da década de 1960 vem reconfigurando a paisagem da região, de modo que esse processo de ocupação desordenada tenha estimulado o início de estudos pela bacia amazônica, objetivando investigar os efeitos dessas modificações sobre a paisagem e a natureza da sucessão ecológica nesses ecossistemas explorados e abandonados (Fearnside, 2008; Kirby *et al.*, 2006; Uhl, 1987).

A importância da vegetação secundária vem crescendo não somente pelo aumento de sua extensão, mas também pelo reconhecimento dos serviços ambientais que propiciam ao homem e ao meio ambiente (Brown & Lugo, 1990; Chazdon *et al.*, 2009; Guariguata & Ostertag, 2001; Lugo, 2009). Além de absorverem grandes quantidades de carbono atmosférico, fixando-o como biomassa durante o crescimento da vegetação, florestas secundárias desempenham papel fundamental na conservação de *habitats*, abrigando grande diversidade de fauna e flora (Barlow *et al.*, 2007; Chazdon *et al.*, 2009). Em escala regional, florestas secundárias compõem

matrizes permeáveis conectando remanescentes e fragmentos florestais, amenizando os efeitos de borda sobre esses ambientes (Mesquita *et al.*, 1999) e permitindo o deslocamento, a sobrevivência da fauna (Barlow *et al.*, 2007; Gascon *et al.*, 1999; Stouffer *et al.*, 2006) e a consequente dispersão de sementes na paisagem (Mesquita *et al.*, 2001). Além disso, protegem os solos da degradação, lixiviação e erosão, contribuindo com a regulação dos ciclos hidrológicos e a qualidade da água nas bacias hidrográficas (Klemick, 2011).

Florestas secundárias, regionalmente conhecidas como 'capoeiras' na Amazônia, também são componentes fundamentais nos sistemas agrícolas tradicionais. A regeneração da floresta secundária que sucede os cultivos agrícolas durante o período de pousio restabelece gradativamente os níveis de fertilidade e a estrutura física do solo, reduzindo também a ocorrência de espécies espontâneas ruderais (Frizano *et al.*, 2003; Rouw, 1995; Uhl & Jordan, 1984). Capoeiras também são utilizadas na exploração de uma variedade de espécies de plantas úteis, sendo fonte de lenha, frutas, fibras e plantas medicinais (Chazdon, 2008; Denevan & Padoch, 1987; Toledo & Salick, 2006), além de *habitat* para uma diversidade considerável da fauna utilizada na dieta das populações rurais (Parry *et al.*, 2009).

Devido à crescente importância das florestas secundárias, uma série de experimentos passou a ser conduzida no início da década de 1990 no Distrito Agropecuário da Superintendência da Zona Franca de Manaus (SUFRAMA) (Figura 1), nos sítios de pesquisa do Projeto Dinâmica Biológica de Fragmentos Florestais (PDBFF), localizados ao norte de Manaus, Amazonas (Lovejoy & Bierregaard, 1990). Nesta área, grandes extensões de terra foram desmatadas no início da década de 1980 e utilizadas para pecuária antes de serem abandonadas. Inicialmente, o PDBFF pretendia investigar os efeitos da fragmentação florestal sobre os remanescentes de floresta que permaneceram isolados na paisagem. Entretanto, em pouco tempo evidenciou-se a necessidade de se avaliar

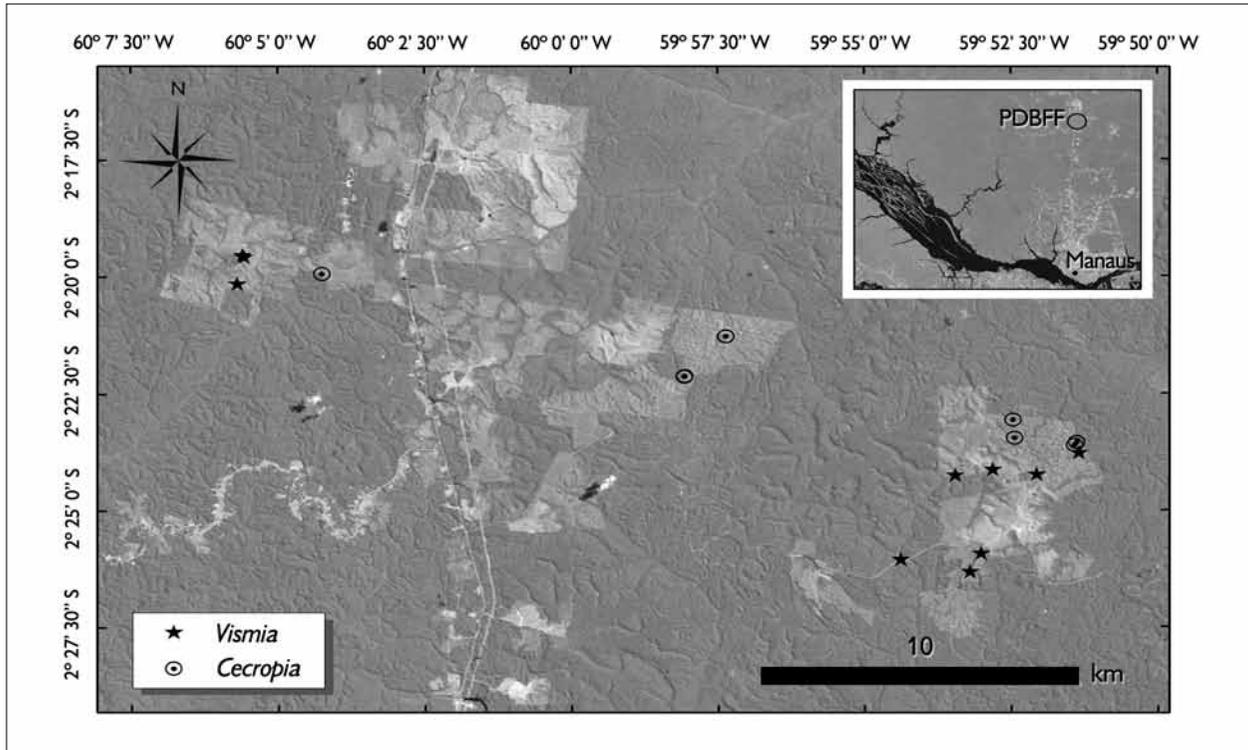


Figura 1. Localização das áreas monitoradas pelo Projeto Pioneiras ao norte do município de Manaus, Amazonas, Brasil, nas áreas do PDBFF. As diferentes tonalidades de cinza representam a cobertura do solo por florestas primárias (cinza escuro), secundárias (cinza claro) e pastagens (áreas esbranquiçadas).

também o que ocorria ao redor dessas áreas, ou seja, a matriz desses fragmentos. Observações empíricas indicavam que a vegetação secundária nessas áreas estaria influenciando a presença de animais e aparentemente seguindo trajetórias sucessionais distintas (Borges & Stouffer, 1999; Lucas *et al.*, 1998; Stouffer & Bierregaard, 1995).

Algumas áreas desmatadas foram abandonadas logo após a derrubada da floresta, sem sequer serem queimadas, contrastando com áreas de pastagem renovadas anualmente com fogo e somente abandonadas após algum tempo (três a oito anos), por vezes após um uso bastante intensivo. Assim, o sítio de pesquisa do PDBFF representava um mosaico de pastagens ativas, capoeiras, fragmentos florestais e áreas de floresta contínua, caracterizando um grande experimento a céu aberto, contemplando diferentes históricos de uso em condições

bastante controladas em relação a outros fatores que pudessem afetar essas áreas, como a caça ilegal, a extração seletiva de produtos florestais ou o impacto e os danos mecânicos causados por maquinário agrícola, fatores virtualmente ausentes no local. Isso motivou o Projeto Pioneiras, um grupo de pesquisa vinculado ao PDBFF e ao Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA), a iniciar o monitoramento e avaliação da regeneração das florestas secundárias estabelecidas sobre essas áreas.

Nesse sentido, este trabalho retoma as pesquisas desenvolvidas pelo Projeto Pioneiras sobre a sucessão ecológica das florestas secundárias na Amazônia central brasileira, sintetizando o conhecimento disponível sobre o tema. A partir disso, discutimos as aplicações práticas dos resultados obtidos no manejo das florestas secundárias objetivando a recuperação de áreas degradadas e sua

reinserção nos espaços produtivos das propriedades rurais da região. Por fim, levantamos lacunas de conhecimento ainda existentes que sejam relevantes ao aperfeiçoamento da quantificação e qualificação dos serviços ambientais desempenhados pelas florestas secundárias na Amazônia brasileira.

TRAJETÓRIAS SUCESSIONAIS NAS FLORESTAS SECUNDÁRIAS DA AMAZÔNIA CENTRAL

A trajetória sucessional que se estabelece em clareiras naturais abertas pela queda de uma árvore na floresta pode ser definida, entre outros parâmetros, como um processo ordenado de desenvolvimento da comunidade, razoavelmente direcional e previsível (Brokaw, 1985; Denslow, 1987; Odum, 1969). Entretanto, este processo adquire contornos mais complexos quando consideramos a sucessão em áreas degradadas pelo homem. Mesquita *et al.* (2001) realizaram um dos primeiros estudos comparando florestas secundárias na região de Manaus, investigando e quantificando as diferenças na estrutura da vegetação, diversidade de espécies e recrutamento da comunidade de plantas entre capoeiras estabelecidas sobre antigas pastagens e sobre áreas abandonadas imediatamente após o corte raso da floresta nas áreas do PDBFF.

Uma expressiva diferença na composição das espécies dominantes dessas capoeiras foi constatada: enquanto indivíduos do gênero *Vismia* dominavam a comunidade de plantas nas antigas pastagens, árvores do gênero *Cecropia* predominavam nas áreas abandonadas logo após a derrubada da floresta (Mesquita *et al.*, 2001). Além da dominância característica, a riqueza de espécies entre essas áreas foi bastante diferente, com as capoeiras dominadas pelo gênero *Vismia* abrigoando menos da metade ($n = 147$) do total de espécies da vegetação dominada pelo gênero *Cecropia* ($n = 300$). A composição florística também divergiu, e apenas 77 das espécies encontradas foram comuns a ambas as capoeiras (Mesquita *et al.*, 2001). Por serem espécies com diferentes características funcionais, a dominância por indivíduos de *Vismia* ou *Cecropia* provocou

reflexos sobre a estrutura da vegetação. Enquanto indivíduos de *Vismia* spp. têm densidade específica da madeira maior (Nelson *et al.*, 1999), crescimento em diâmetro e altura mais lentos e uma espessura de copa mais densa, resultando em uma maior interceptação da luz (Williamson *et al.*, 1998), indivíduos de *Cecropia* spp. possuem características opostas. Tais diferenças na estratégia de crescimento e alocação de biomassa resultaram em um dossel mais baixo e uma área basal menor nas capoeiras regenerando sobre antigas pastagens (Mesquita *et al.*, 2001). Além disso, sob o dossel homogêneo e monodominante de *Vismia*, o sub-bosque era relativamente mais aberto e menos diverso, com metade dos indivíduos recrutados pertencente ao mesmo gênero dominante, que se reproduz principalmente por meio da rebrota de troncos e raízes (Wieland *et al.*, 2011; Williamson *et al.*, 1998). No entanto, situação oposta foi observada nas capoeiras de *Cecropia*, mais estratificadas verticalmente e com um sub-bosque mais adensado e diversificado.

Esses resultados demonstraram que o histórico de uso da área determinou as espécies capazes de colonizar esses ambientes com maior sucesso, tornando-se dominantes na comunidade (Mesquita *et al.*, 2001; Williamson *et al.*, 1998) e afetando a riqueza, a diversidade de espécies e a dinâmica da vegetação ao longo da sucessão. Mais do que isso, os resultados evidenciaram que o processo sucessional em antigas pastagens ocorria muito lentamente, podendo até mesmo permanecer estagnado.

Para avaliar isso, Williamson *et al.* (2012) analisaram os transectos monitorados anualmente pelo Projeto Pioneiras e avaliaram as mudanças na estrutura e na composição florística das capoeiras dominadas por *Vismia* sp. e *Cecropia* sp. ao longo das duas primeiras décadas de sucessão. Inicialmente, a densidade de caules foi em média 25% superior nas antigas pastagens, refletindo a dinâmica dos rebrotos equiâneos de *Vismia*, cuja densidade de caules aumentou rapidamente após o abandono da área e declinou com o passar do tempo em decorrência do autodesbaste (*self-thinning*) desses indivíduos, aproximando-se dos valores observados nas capoeiras

dominadas por *Cecropia* (Figura 2A). Por outro lado, a densidade de caules nas capoeiras de *Cecropia* seguiu um padrão análogo ao descrito nos modelos clássicos de sucessão, com um rápido incremento nos primeiros anos, seguido de estabilização ainda na primeira década de abandono (Williamson *et al.*, 2012).

Esse rápido aumento da densidade de caules nas capoeiras de *Vismia* foi seguido por um elevado incremento da área basal, embora com uma taxa de incremento relativamente menor em virtude do lento crescimento desses indivíduos. Por outro lado, o rápido crescimento em diâmetro dos indivíduos de *Cecropia* spp., acompanhado pelo desenvolvimento de toda a comunidade de plantas que se estabeleceu sobre essas capoeiras, resultou em uma área basal relativamente maior durante o período analisado (Figura 2B).

Confirmando os resultados encontrados por Mesquita *et al.* (2001), Williamson *et al.* (2012), dez anos depois, também encontraram uma menor riqueza de espécies nas antigas pastagens, mostrando ainda que essa diferença tende a aumentar com o tempo. Isso significa que as capoeiras de *Cecropia* continuam a acumular maior número de espécies no decorrer da sucessão (Figura 2C), já que permitem uma substituição mais rápida de espécies e, portanto, uma diversificação maior ao longo do tempo (Norden *et al.*, 2010).

DINÂMICA DA BIOMASSA NAS CAPOEIRAS DA AMAZÔNIA CENTRAL

Estudos sobre a dinâmica da biomassa acumulada nessas capoeiras no decorrer da sucessão ainda não estão concluídos, mas resultados preliminares mostram que, após 20 anos de regeneração, o peso seco da biomassa viva acima do solo nas antigas pastagens dominadas pelo gênero *Vismia* corresponde a $139,2 \pm 24,2$ mg.ha⁻¹ (Intervalo de Confiança – IC = 95%). Por outro lado, nas capoeiras inicialmente dominadas pelo gênero *Cecropia*, a biomassa média totalizou $175 \pm 20,8$ mg.ha⁻¹ no mesmo período, valor cerca de 25% superior ($F_{1,13} = 4,3$; $p = 0,05$) e

que corresponde a aproximadamente 50% da biomassa encontrada ($343,5$ mg.ha⁻¹, árvores ≥ 5 cm DAP) nas florestas primárias adjacentes (Nascimento & Laurance, 2004). Além disso, o acúmulo de biomassa nas capoeiras dominadas pelo gênero *Cecropia* foi constantemente maior durante esse período (Figura 2D).

FATORES E PROCESSOS DETERMINANDO DIFERENTES TRAJETÓRIAS SUCESSIONAIS

As florestas secundárias da região de Manaus seguem ao menos duas trajetórias sucessionais distintas que estão diretamente relacionadas ao histórico de uso da área. Diferenças expressivas nos padrões da estrutura, composição florística e biomassa foram verificadas na vegetação que regenera sobre antigas pastagens, por um lado, e sobre áreas abandonadas logo após a derrubada da vegetação original, por outro. Entretanto, como essas formas de uso e ocupação prévias da terra afetam os processos ecológicos associados à sucessão secundária, direcionando suas trajetórias?

COLONIZAÇÃO INICIAL

A colonização de determinada área após seu abandono depende essencialmente das fontes de regeneração de vegetação disponíveis. São determinantes, portanto, a presença e diversidade de sementes, plântulas, rebrotos e mesmo de indivíduos adultos que sobreviveram ao distúrbio anterior (Uhl *et al.*, 1981).

O modelo de pecuária adotado na Amazônia baseia-se na utilização extensiva da terra, aproveitando-se da fertilidade temporária do solo, garantida pela queima da biomassa após a derrubada da floresta. Os maiores custos associados às técnicas e sistemas de manejo que garantem a qualidade do solo e a manutenção do capim desestimulam sua adoção na pecuária regional e, assim, a produtividade dessas pastagens é rapidamente comprometida. Na tentativa de controlar a vegetação lenhosa que passa a colonizar essas áreas e competir com o capim, adota-se a queima da vegetação. Essa prática de baixo custo

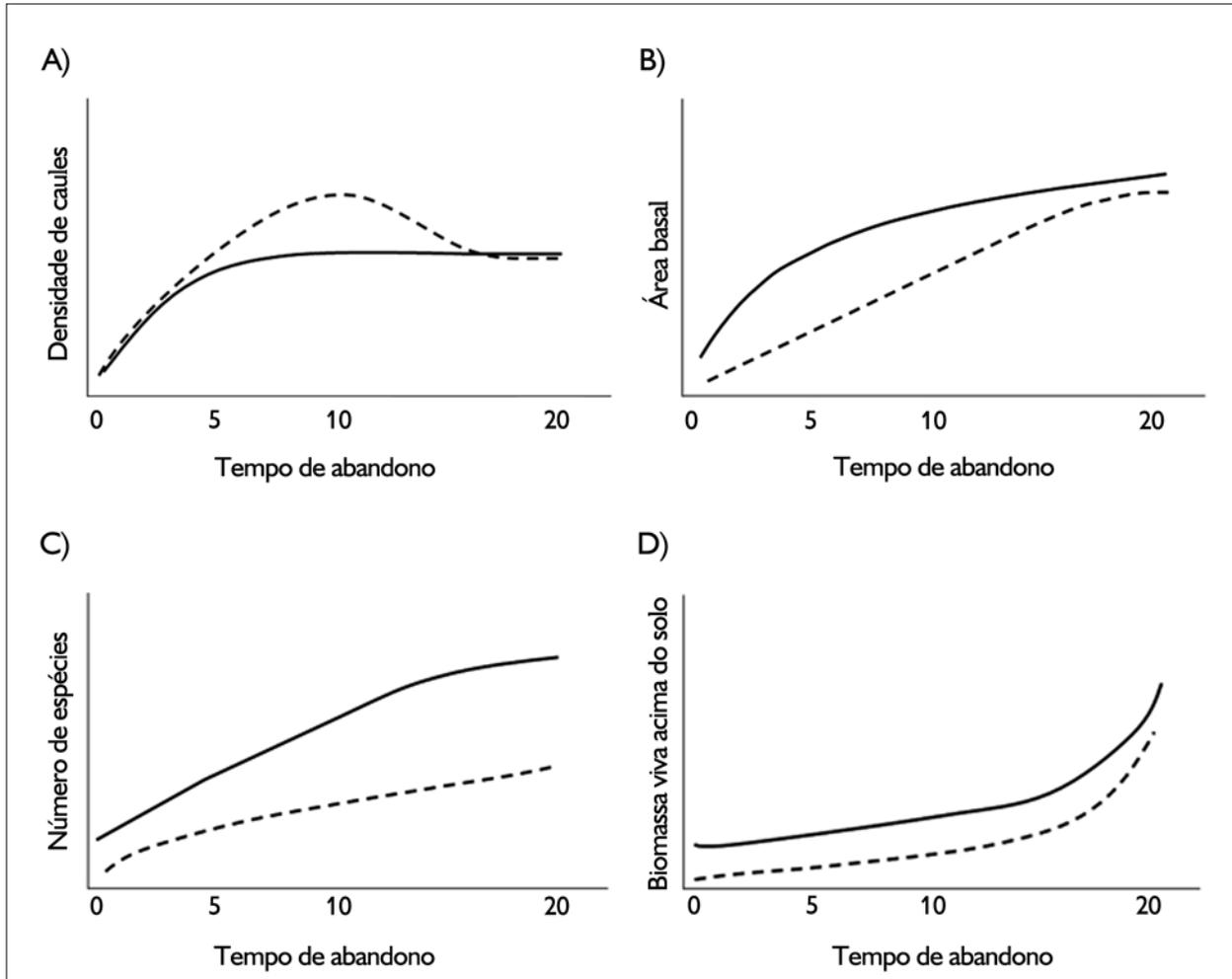


Figura 2. Dinâmica da (A) densidade de caules, (B) área basal, (C) riqueza de espécies e (D) biomassa viva acima do solo (árvores ≥ 3 cm de Diâmetro à Altura do Peito – DAP) nas trajetórias sucessionais das capoeiras dominadas pelos gêneros *Vismia* (linha tracejada) e *Cecropia* (linha contínua) no decorrer dos primeiros 20 anos de sucessão na região de Manaus, Amazonas, Brasil. Os padrões apresentados ilustram os dados obtidos por Williamson *et al.* (2012) para A, B e C, e os resultados preliminares para D, cujos dados ainda não se encontram publicados.

em curto prazo compromete o potencial regenerativo dessas áreas ao longo do tempo, além de trazer sérios riscos aos empreendimentos de áreas adjacentes, como plantios florestais, sistemas agroflorestais e mesmo áreas de floresta primária.

Desse modo, a degradação do solo e do capim em pouco tempo torna a pastagem improdutivo e subutilizada, favorecendo a colonização de espécies arbóreas pioneiras presentes ou recém-chegadas ao banco de sementes. Nesse sistema, o fogo prejudica o potencial de revegetação

da área porque poucas espécies nas florestas tropicais úmidas dispõem de mecanismos de proteção (Kauffman, 1991; Uhl & Kauffman, 1990; Williamson & Mesquita, 2001). As repetidas queimas eliminam grande parte do banco de sementes e plântulas, além de rebrotos e indivíduos adultos (Hooper *et al.*, 2004; Johnson *et al.*, 2000; Uhl *et al.*, 1981).

O fogo, portanto, representa um dos principais fatores determinando a colonização inicial pelo gênero *Vismia* nas pastagens, já que suas espécies são capazes de rebrotar a partir das gemas presentes no sistema radicular,

protegidas abaixo do solo. Essa capacidade de persistência representa uma vantagem competitiva às espécies do gênero *Vismia*, já que seu sistema radicular já estabelecido e bem desenvolvido garante um crescimento mais rápido que o dos demais indivíduos germinados do banco de sementes (Wieland *et al.*, 2011; Williamson *et al.*, 1998).

Por outro lado, nas áreas que não sofreram queimadas após a derrubada da floresta, o banco de sementes permanece constituído por grandes proporções de sementes de espécies arbóreas florestais em relação às de plantas herbáceas e arbustivas ruderais (Rouw, 1995; Uhl *et al.*, 1981). Além disso, tem-se preservada grande diversidade de espécies da floresta que são capazes de rebrotar rapidamente a partir das gemas presentes em seus troncos, o que explica as maiores riqueza e diversidade de espécies nesses ambientes quando comparados às capoeiras sobre áreas repetidamente queimadas.

Durante esta fase inicial de colonização, a presença de formigas cortadeiras e outros herbívoros predadores de sementes e plântulas também pode reduzir o sucesso de estabelecimento das plantas (Nepstad *et al.*, 1998). Além disso, espécies invasoras que colonizam o ambiente de maneira agressiva podem tomar o lugar das espécies nativas, retardando ou impedindo o avanço dos processos sucessionais (Hooper *et al.*, 2004; Schnitzer & Carson, 2010). A competição entre a regeneração natural e as gramíneas utilizadas na pastagem pode ser determinante para as espécies que colonizarão o ambiente (Hooper *et al.*, 2004; Miriti, 1998). Sementes de espécies pioneiras, como *Cecropia* spp., necessitam de elevada incidência luminosa para germinar (Pickett *et al.*, 1987; Popma & Bongers, 1991) e podem ser incapazes de se estabelecer em solos já sombreados por essas gramíneas, favorecendo o desenvolvimento de espécies tolerantes à sombra ou daquelas crescendo a partir de rebrotos.

Após a colonização inicial, a velocidade com que a sucessão prossigue dependerá das condições ambientais sob o dossel das plantas inicialmente estabelecidas, da chegada de novas espécies por meio da chuva de

sementes e das interações competitivas, predatórias ou mutualísticas existentes entre as espécies que compõem tanto a comunidade vegetal quanto animal destas florestas secundárias. A interação entre as condições do ambiente (qualidade do solo, água, luz etc.) e as diferentes características de cada espécie – o que Pickett *et al.* (1987) chamou de “desempenho diferencial das espécies” – determinarão aquelas capazes de germinar, se estabelecer e crescer (Chazdon *et al.*, 2007; Grubb, 1977), definindo, portanto, a taxa de substituição de espécies (*species turnover*) pioneiras por espécies secundárias tolerantes à sombra.

DISPERSÃO DE SEMENTES

A chegada de propágulos da floresta primária é fundamental para a formação das florestas secundárias, influenciando a composição de espécies ao longo de todo o processo sucessional. A dispersão de sementes da floresta primária para as capoeiras depende da presença de floresta nos arredores, da fenologia das plantas e da presença de dispersores transitando entre essas áreas. O desmatamento e a conseqüente fragmentação florestal reduzem e distanciam as fontes de floresta primária disponíveis na paisagem, limitando a dispersão. Os estudos conduzidos pelo Projeto Pioneiras constataram que tanto a densidade de indivíduos como a diversidade de espécies nas florestas secundárias diminuiram na medida em que a distância da floresta madura aumentou, evidenciando que o recrutamento de espécies é limitado pela dispersão de sementes (Mesquita *et al.*, 2001; Puerta, 2002).

A implantação da pecuária extensiva implica a conversão de grandes extensões de floresta para capim, e a dispersão de sementes no interior dessas áreas é comprometida tanto porque as fontes de propágulos vegetais se tornam distantes como porque pastagens podem ser extremamente pouco atrativas à fauna dispersora. Além disso, áreas abertas e pastagens apresentam maiores taxas de remoção de sementes por predadores do que áreas florestais, restringindo sua colonização (Mesquita *et al.*, 2001; Nepstad *et al.*, 1996;

Puerta, 2002; Uhl, 1987). Por outro lado, sistemas agrícolas tradicionais ocupam áreas relativamente menos extensas e por um período menor de tempo, sendo, em seguida, mantidas em pousio e recobertas pela regeneração da vegetação, resultando em ambientes mais permeáveis e adequados à sobrevivência da fauna, possibilitando que o banco de sementes seja constantemente adensado e diversificado pela chegada de sementes.

Mesquita *et al.* (2001) sugeriram que parte das diferenças na riqueza e diversidade da comunidade de plantas encontradas nas capoeiras inicialmente dominadas por *Cecropia* e *Vismia*, cessados os impactos de queimas e capinas usados para manter essas áreas abertas, poderia ser atribuída à chuva de sementes diferencial decorrente da fauna de dispersores, que é atraída para estas formações pelas espécies dominantes. Sementes de espécies do gênero *Cecropia* são dispersas por uma gama maior de animais (pássaros, morcegos e mamíferos arborícolas) que também habitam florestas maduras (Borges & Stouffer, 1999; Lobova *et al.*, 2003) e que, hipoteticamente, poderiam dispersar uma grande diversidade de sementes para essas capoeiras. Já indivíduos do gênero *Vismia*, dispersos principalmente por morcegos generalistas habitando áreas abertas (Bobrowiec & Gribel, 2010; Borges & Stouffer, 1999; Wieland *et al.*, 2011), atrairiam para as capoeiras apenas sementes de espécies tipicamente pioneiras.

No entanto, Wieland *et al.* (2011) mostraram que a chuva de sementes é bastante similar entre capoeiras de *Vismia* e de *Cecropia* e que em ambas ela é dominada por espécies pioneiras; apenas ocasionalmente ocorre a chegada de sementes grandes, características de espécies tolerantes à sombra. Assim, embora a chuva de sementes seja limitada, o sucesso na germinação e estabelecimento destas sementes influenciará a taxa de substituição de espécies e o avanço da sucessão.

ESTABELECIMENTO DE PLÂNTULAS

Sementes que enfim chegam ao interior da floresta secundária dependem de interações com outras espécies

e com o ambiente para germinar, se estabelecer e crescer. Jakovac *et al.* (2012) mostraram que o desenvolvimento de plântulas de espécies tolerantes à sombra é menor em capoeiras de *Vismia* do que *Cecropia* sob a mesma intensidade luminosa. Apesar das capoeiras de *Vismia* permitirem maior entrada de luz, as mudas plantadas em seu interior tiveram menor crescimento em altura ao longo de 17 meses de monitoramento. Enquanto nas capoeiras de *Cecropia* o crescimento das mudas foi limitado principalmente pela baixa incidência luminosa, nas capoeiras de *Vismia* a limitação foi relacionada a outros fatores que não a luz.

Em capoeiras de *Vismia*, as espécies dominantes possuem um sistema radicular desenvolvido, penetrando até um metro de profundidade e se espalhando superficialmente por até cinco metros ao redor da planta-mãe (Pavlis & Jeník, 2000), levantando a hipótese de que a competição radicular nessas áreas limitaria o crescimento e desenvolvimento das plântulas. O efeito da competição em capoeiras dominadas por *Vismia* pode ser bastante pronunciado e resultar em um acúmulo de biomassa cerca de 50% inferior em mudas crescendo em meio à capoeira, em relação à biomassa dessas mudas crescendo livres da competição radicular desse ambiente (Mazzochini, 2010). No entanto, não existem estudos que comparem diretamente ambas as capoeiras quanto ao efeito relativo à competição radicular como fator impeditivo ao crescimento das plantas nesses ambientes.

Além da competição radicular, possíveis efeitos alelopáticos associados às espécies de *Vismia* spp. também são sugeridos como limitantes ao desenvolvimento de plantas vizinhas. O látex de espécies de *Vismia* sp. é frequentemente utilizado por populações tradicionais da Amazônia no tratamento de micoses de pele, e sua ação fungicida e bactericida foi comprovada por Mbaveng *et al.* (2008) em experimentos laboratoriais. Isso sugere que espécies de *Vismia* sp. podem afetar as comunidades microbianas do solo e associações micorrízicas, atingindo os processos de ciclagem e absorção de nutrientes.

Entretanto, experimentos necessitam ser conduzidos para efetivamente testar essas hipóteses.

CONDIÇÕES AMBIENTAIS

As condições ambientais nas florestas secundárias são determinadas pela comunidade de plantas que se estabeleceu durante a colonização inicial, que, por sua vez, é resultado do tipo e da intensidade do distúrbio pretérito. Assim, o distúrbio pode afetar diretamente as condições ambientais por meio de alterações infligidas ao ambiente e que perdurem em longo prazo ou, indiretamente, ao influenciar a composição da comunidade inicialmente estabelecida no dossel.

Luz

A disponibilidade de luz tem papel crucial no estabelecimento e crescimento de plântulas, afetando desde a germinação de sementes até o crescimento e desenvolvimento das plantas. A limitação por luz reduz o recrutamento de espécies pioneiras e facilita a colonização por espécies tolerantes à sombra (Capers *et al.*, 2005; Chazdon, 2008; Swaine & Whitmore, 1988), promovendo a substituição de espécies e o avanço da sucessão.

Jakovac *et al.* (2012) demonstraram que o interior de capoeiras dominadas pelo gênero *Vismia* é mais claro e as plantas estabelecidas em seu sub-bosque recebem aproximadamente 60% mais radiação fotossinteticamente ativa (PAR) que aquelas em capoeiras dominadas pelo gênero *Cecropia* durante os primeiros 20 anos de sucessão. Capoeiras dominadas por *Cecropia* spp. possuem um dossel mais alto e uma espessura de copas menor (cerca de 10% da altura total para *Cecropia* spp.), permitindo o desenvolvimento de um sub-bosque denso e diverso (Mesquita *et al.*, 2001), que ao longo da sucessão se estratifica. Já capoeiras de *Vismia* possuem um dossel mais baixo e de copas mais espessas (cerca de 80-90% da altura total de *Vismia* spp.), as quais interceptam muita luz, resultando em um sub-bosque pouco denso e com indivíduos esparsamente distribuídos. Por isso, a quantidade

de luz disponível para uma plântula no sub-bosque de capoeiras de *Vismia* pode chegar a 60% do total de luz fotossinteticamente ativa incidente, mas apenas a 5% no sub-bosque das capoeiras dominadas por *Cecropia* spp. (Jakovac *et al.*, 2012).

Capoeiras dominadas por *Cecropia* seguem aproximadamente o modelo clássico de sucessão ecológica, segundo o qual a luz diminui com o passar do tempo e com o desenvolvimento da vegetação que regenera, limitando o crescimento das plântulas e o recrutamento de espécies pioneiras, por um lado, e favorecendo o recrutamento de espécies tolerantes à sombra, por outro, promovendo a substituição de espécies e o avanço da sucessão (Capers *et al.*, 2005; Chazdon, 2008; Swaine & Whitmore, 1988). Ao contrário, capoeiras dominadas por *Vismia* possuem um ambiente iluminado, que praticamente não é alterado com a idade da capoeira, possivelmente favorecendo a perpetuação dos indivíduos desse gênero e de espécies não tolerantes à sombra (Jakovac *et al.*, 2012).

A maior incidência luminosa nas capoeiras do gênero *Vismia* sp. deve resultar em maior temperatura e menor umidade do solo em seu interior, afetando diferencialmente o crescimento e estabelecimento de plântulas (Pearson *et al.*, 2002) e outros processos dependentes do clima, como a ciclagem de nutrientes (Vasconcelos *et al.*, 2007). No entanto, são necessários estudos adicionais que melhor caracterizem as condições ambientais e sua dinâmica ao longo da sucessão, bem como o modo como essas condições podem influenciar os processos ecológicos nesses ambientes.

Solo

Diferenças nas propriedades do solo são comumente evocadas como possível explicação para as diversas trajetórias sucessionais detectadas nas capoeiras dominadas inicialmente pelos gêneros *Cecropia* e *Vismia* (Jakovac *et al.*, 2012; Mesquita *et al.*, 2001). De fato, dependendo do distúrbio, o solo pode ser compactado e ter sua estrutura alterada (Nye & Greenland, 1964), assim como sua fertilidade reduzida e diversidade da

fauna depauperada. Entretanto, enquanto o efeito da luz sobre os processos sucessionais é relativamente bem estabelecido, o papel do solo como fator determinante destes processos ainda não é claro.

Sucessivos eventos de fogo podem reduzir a quantidade de nitrogênio no solo e, conseqüentemente, aumentar a razão carbono/nitrogênio (Buschbacher *et al.*, 1988; Feldpausch *et al.*, 2004; Gomes & Luizão, 2011). Entretanto, apesar da quantidade de nitrogênio do solo ser baixa imediatamente após o abandono da pastagem, normalmente não é menor que aquela encontrada na floresta madura (Feldpausch *et al.*, 2004; Uhl, 1987).

Diferenças na concentração de cátions relacionadas ao uso prévio do solo e à ocorrência de queimadas têm sido reportadas, mas com resultados divergentes e pouco conclusivos (Buschbacher *et al.*, 1988; Feldpausch *et al.*, 2004; Gomes & Luizão, 2011; Uhl, 1987). Trabalho não publicado realizado nas áreas de estudo do Projeto Pioneiras mostrou que, em geral, diferenças nas concentrações de nutrientes nos solos de capoeiras de *Vismia* e de *Cecropia* foram mais bem explicadas pelas variações no teor intrínseco de argila do solo, não pelo histórico de uso ou número de queimadas nessas áreas. Portanto, os estudos realizados até o momento não demonstraram diferenças consistentes que relacionem as características edáficas com as diferenças de composição florística e estrutura da vegetação destes ambientes.

MANEJO DAS FLORESTAS SECUNDÁRIAS PARA RESTAURAÇÃO DE ÁREAS DEGRADADAS

Algumas estimativas sugerem que o tempo para recuperação das florestas secundárias varie entre 100 e mais de 500 anos, aumentando de acordo com a intensidade de uso a que a área foi submetida (Uhl *et al.*, 1988). Portanto, ações de manejo objetivando acelerar a sucessão ecológica são necessárias principalmente em áreas com histórico de uso intenso que perderam sua resiliência natural, como pastagens.

Além do potencial de acelerar a sucessão, o manejo de capoeiras resgata o conceito de sistemas diversificados

de produção, consorciando a estrutura florestal aos cultivos agrícolas para obtenção de uma variedade maior de produtos (Ådjers *et al.*, 1995; Browder *et al.*, 2005). Isso reduz a necessidade de insumos externos e os impactos ambientais da agricultura convencional, além de garantir a segurança alimentar das famílias rurais (Perz, 2004; Perz & Walker, 2002).

Um experimento desenvolvido pelo Projeto Pioneiras junto a pequenos produtores da região ao norte de Manaus avaliou a viabilidade técnica do enriquecimento de capoeira com nove espécies nativas da Amazônia, conhecidas por seu potencial alimentício, oleífero e madeireiro (Jakovac *et al.*, 2012). Aproximadamente mil mudas dessas espécies foram plantadas em duas cronossequências de capoeiras com históricos de uso distinto, dominadas por *Cecropia* ou *Vismia*, e em cada capoeira foi reduzida a área basal da vegetação objetivando ampliar a abertura do dossel e aumentar a quantidade de luz no interior da capoeira, acelerando o crescimento das mudas.

Após 17 meses, a taxa de sobrevivência das mudas foi bastante alta (85%) e a taxa de mortalidade variou entre as espécies plantadas, mas foi similar nos dois tipos de capoeira. Por outro lado, o crescimento das mudas em altura, que também variou entre as espécies, foi maior nas capoeiras de *Cecropia*, considerando a mesma intensidade luminosa, da mesma forma que foi maior naquelas áreas em que houve o desbaste do dossel (Jakovac *et al.*, 2012).

Os resultados do crescimento das mudas sugerem que o enriquecimento de capoeiras é uma atividade promissora. A abertura do dossel foi uma prática que aumentou significativamente o crescimento das mudas nas capoeiras de *Cecropia*, sendo recomendada para florestas secundárias regenerando em áreas com histórico de uso pouco intensivo. Entretanto, em capoeiras de *Vismia*, a abertura do dossel não favoreceu o crescimento das mudas, e novos estudos devem ser conduzidos na busca de procedimentos de restauração que favoreçam o crescimento e desenvolvimento de plantios de enriquecimento nessas áreas.

Economicamente, a prática de enriquecimento se mostrou viável para o pequeno agricultor. A estimativa do custo de implantação no ano de 2008 foi de US\$ 1.350,00.ha⁻¹, valor comparável aos custos de produção de roças familiares de mandioca, milho e feijão, por exemplo, mas com maior rentabilidade a longo prazo. Esta rentabilidade pode aumentar no caso das mudas serem produzidas localmente, ao invés de compradas de terceiros, reduzindo o custo em quase 45%.

Certamente, práticas de manejo anuais ou semestrais serão exigidas para manutenção e condução desses plantios de enriquecimento, principalmente para reduzir a competição com outras plantas crescendo na capoeira. Tais custos não puderam ser contabilizados, mas certamente são baixos e esporádicos, demandando relativamente pouco tempo do produtor. Ainda não foi possível avaliar a renda gerada pelos produtos oriundos da capoeira, o que será obtido com o monitoramento deste sistema em longo prazo.

A alta sobrevivência das mudas, o custo de produção razoável, a geração de renda, a diversidade de produtos e a baixa mão de obra necessária para a implantação e manutenção sugerem a viabilidade do sistema de enriquecimento de capoeiras para pequenas propriedades familiares de terra firme da Amazônia, permitindo incluí-las em propostas de valorização da floresta em pé e em mecanismos de desenvolvimento limpo. Assim, deve ser encorajada a promoção de novos experimentos que incluam a participação comunitária, a fim de avaliar a viabilidade do enriquecimento com outras espécies nativas e testar técnicas de manejo que acelerem o crescimento das mudas.

DIREÇÕES FUTURAS PARA OS ESTUDOS SOBRE FLORESTAS SECUNDÁRIAS NA REGIÃO

AMPLIAÇÃO DAS ÁREAS DE ESTUDO E ABORDAGEM DE NOVAS VARIÁVEIS AMBIENTAIS

Os trabalhos realizados na região de Manaus pelo Projeto Pioneiras contribuíram para a compreensão das diferentes

trajetórias de sucessão secundária na Amazônia central e dos processos associados ao seu estabelecimento. Entretanto, a variedade de ecossistemas e a diversidade de históricos de ocupação e uso da terra que caracterizam a região exigem cautela quanto a generalizações.

Para avaliarmos a capacidade das florestas secundárias proverem serviços ambientais e melhor quantificá-los, precisamos compreender se as diferentes trajetórias de sucessão estão associadas às características particulares de clima, solo, precipitação e fitofisionomia dominante em determinada região. No mesmo sentido, é fundamental considerarmos aspectos históricos, como o processo de colonização e desenvolvimento econômico, a origem das famílias, hábitos culturais e práticas agrícolas associadas ao cultivo e manejo da terra.

A partir de 2010, o Projeto Pioneiras iniciou estudos no âmbito do Instituto Nacional de Ciência e Tecnologia (INCT) dos Serviços Ambientais da Amazônia (SERVAMB), expandindo seus trabalhos para outras regiões da Amazônia a fim de ampliar os conhecimentos consolidados e avaliar as variações que ocorrem nesses ecossistemas em escala regional. Para isso, cronossequências de florestas secundárias vêm sendo inventariadas em outros cinco municípios localizados em diferentes bacias hidrográficas do Amazonas: Apuí (rio Aripuanã), Carauari (rio Juruá), Humaitá (rio Madeira), Parintins (médio rio Amazonas) e Tefé (médio rio Solimões).

Resultados preliminares obtidos no município de Apuí, uma fronteira de expansão no sul do Amazonas, localizada na região do Arco do Desmatamento, indicam que a sucessão secundária possui padrões tão distintos quanto os observados na região de Manaus, dependendo do histórico de uso do solo. Ainda que características de solo, clima, tipologia florestal e história de ocupação humana sejam diferentes entre essas regiões, a sucessão secundária se distingue em diversos aspectos entre áreas intensamente utilizadas para pecuária e aquelas destinadas anteriormente à agricultura tradicional, como na composição florística das capoeiras (Figura 3).

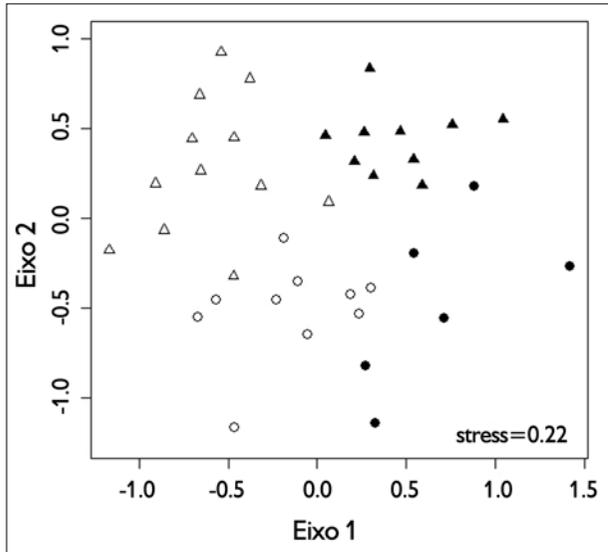


Figura 3. Ordenação multidimensional não métrica (NMDS) ilustrando a composição florística entre cronossequências de florestas secundárias do município de Manaus (triângulos) e Apuí (círculos), Amazonas. A similaridade florística entre os transectos foi calculada usando o índice de Chao-Jaccard (Chao *et al.*, 2005), baseado na abundância de espécies em capoeiras, cujo histórico não inclui uso algum ou apenas cultivos agrícolas tradicionais (polígonos brancos) e capoeiras sobre áreas usadas anteriormente para pecuária com emprego recorrente de fogo (polígonos pretos).

EFEITOS DAS MUDANÇAS CLIMÁTICAS SOBRE AS FLORESTAS SECUNDÁRIAS

O registro de eventos climáticos extremos tem alarmado a sociedade nas últimas décadas tanto pela frequência como pela severidade com que têm atingido diversas regiões do planeta. A associação entre eventos de seca e o aumento da flâmabilidade das florestas é um dos principais impactos previstos como consequência das mudanças climáticas nas regiões tropicais do planeta (Dilley *et al.*, 2005).

Os reflexos da seca na Amazônia já foram sentidos na perda de plantações, seca dos rios e redução dos reservatórios de água, dificultando o transporte, a locomoção e afetando o abastecimento humano, animal e a geração de energia elétrica na região. Por outro lado, o fogo tem desempenhado papel determinante ao alterar a estrutura, composição florística e funcionamento de grandes áreas de floresta tropical úmida.

Alguns modelos climáticos preveem a recorrência cada vez mais frequente desses fenômenos, provocando a savanização ou redução dessas áreas. Nesse contexto, florestas secundárias devem ser mais suscetíveis, especialmente em capoeiras mais jovens, de baixa estatura e dossel ainda aberto, incapazes de isolar o sub-bosque das elevadas temperaturas que caracterizam o ar acima da floresta, tornando-as mais susceptíveis ao fogo (Ray *et al.*, 2005). A concretização dessas previsões deve levar à perda de biodiversidade, aumento das emissões de carbono e acentuação do efeito estufa, com reflexos sobre o clima e os regimes de chuva em escala regional (Laurance *et al.*, 2001; Lewis *et al.*, 2011; Marengo *et al.*, 2008, 2011; Nepstad *et al.*, 2007). No entanto, tais estudos concentram-se em florestas primárias e são incipientes em florestas secundárias (Chazdon *et al.*, 2005) a despeito de sua importância.

Nesse sentido, o Projeto Pioneiras passou a analisar a mortalidade, o recrutamento de plantas e a variação interanual de biomassa nessas florestas em um período no qual a região de Manaus foi afetada por ao menos dois eventos extremos de seca (2004/2005 e 2009/2010) e de chuvas intensas (2008/2009 e 2010/2011), procurando compreender as consequências desses eventos climáticos sobre as florestas secundárias.

Análises preliminares mostraram que anos com períodos de seca anormal, como o segundo semestre de 2009, quando a precipitação de alguns meses assinalou *deficit* de mais de 80% em relação à média histórica registrada no entorno das áreas de estudo, resultaram em aumento da taxa de mortalidade e na redução do acúmulo de biomassa no ano subsequente. Capoeiras dominadas inicialmente pelo gênero *Cecropia* registraram uma taxa de mortalidade de mais de 7% no ano de 2010, especialmente em função da mortalidade desproporcional dos indivíduos adultos do dossel. Dessa forma, o teor de biomassa viva acumulada acima do solo evidenciou um *deficit* de mais de 12% em relação ao ano anterior. Já as capoeiras dominadas por *Vismia* não apresentaram

variações tão marcantes na mortalidade e na biomassa da comunidade de plantas, sugerindo uma maior resiliência a eventos extremos de seca. Ainda que preliminares, os resultados sugerem que capoeiras dominadas por espécies com diferentes características funcionais podem ser afetadas de maneira distinta pelas mudanças climáticas.

CONCLUSÕES

Os estudos conduzidos na região de Manaus mostram que pastagens abandonadas suportam uma reduzida diversidade de espécies e acumulam quantidades de biomassa inferiores às florestas secundárias crescendo sobre áreas com sistemas de uso menos intensivos, evidenciando uma recuperação muito lenta após seu abandono, com a sucessão ecológica comprometida e retardada.

Da mesma maneira, a agricultura de corte e queima, até recentemente considerada uma atividade de baixo impacto, tem assumido novos contornos como resultado da intensificação desses sistemas de produção, contribuindo com o aumento das áreas dominadas por florestas secundárias em que os processos de sucessão encontram-se comprometidos (Jakovac, comunicação pessoal), estagnando ou retardando a restauração desses ecossistemas. Portanto, não só o uso como pastagem, mas também outros tipos de uso intensivo do solo podem levar à estagnação da sucessão ecológica e à formação de florestas secundárias degradadas.

O uso de técnicas agroecológicas pode reincorporar as florestas secundárias ao sistema de produção rural familiar, possibilitando o plantio de culturas agrícolas por meio da adubação do solo, com o consequente aumento de sua fertilidade (um dos principais fatores para o abandono de áreas na Amazônia), de plantios consorciados de espécies e da rotação de culturas ou pastagens. Concomitantemente, técnicas de manejo florestal podem viabilizar o enriquecimento das florestas secundárias com plantas de interesse econômico para a unidade familiar, com espécies que podem fornecer lenha, madeira, óleos essenciais, frutos, material para fabricação de artesanato, sementes que podem ser vendidas ou mesmo utilizadas para produção de mudas, entre outros

usos, de modo que também integre esses ambientes ao sistema produtivo rural. Tornar essas áreas novamente produtivas pode complementar e incrementar a renda das famílias, contribuindo não só com o desenvolvimento econômico local, como também, ao evitar a derrubada de novas áreas de floresta e promover a restauração das capoeiras, com os serviços ambientais de valor incalculável fornecidos pelo meio ambiente.

AGRADECIMENTOS

Os autores agradecem ao PDBFF, Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq), Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado do Amazonas (FAPEAM) e Fundação Nacional de Ciência dos EUA (NSF), pelos suportes logístico e financeiro deste projeto; aos inúmeros estagiários e assistentes de campo, que contribuíram com a coleta de dados ao longo desses anos de estudo, em especial a Marcelo Moreira; e a Dra. Ima Vieira, do Museu Goeldi, pelo convite para contribuição no presente Dossiê Temático. Essa é a publicação número 614 da série técnica do PDBFF.

REFERÊNCIAS

- ÅDJERS, G., S. HADENGGANAN, J. KUUSIPALO, K. NURYANTO & L. VESA, 1995. Enrichment planting of dipterocarps in logged-over secondary forests: effect of width, direction and maintenance method of planting line on selected *Shorea* species. **Forest Ecology and Management** 73(1-3): 259-270.
- 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-GUTJAHN, W. L. OVERAL, L. PARRY, S. L. PETERS, M. A. RIBEIRO-JUNIOR, M. N. F. SILVA, C. SILVA MOTTA & C. A. PERES, 2007. Quantifying the biodiversity value of tropical primary, secondary, and plantation forests. **Proceedings of the National Academy of Science of the United States of America** 104(47): 18555-18560.
- BOBROWIEC, P. E. D. & R. GRIBEL, 2010. Effects of different secondary vegetation types on bat community composition in Central Amazonia, Brazil. **Animal Conservation** 13(2): 204-216.
- BORGES, S. H. & P. C. STOUFFER, 1999. Bird communities in two types of anthropogenic successional vegetation in Central Amazonia. **The Condor** 101: 529-536.

- BROKAW, N. V. L., 1985. Gap-phase regeneration in a tropical forest. **Ecology** 66(3): 682-687.
- BROWDER, J., R. WYNNE & M. PEDLOWSKI, 2005. Agroforestry diffusion and secondary forest regeneration in the Brazilian Amazon: further findings from the Rondônia Agroforestry Pilot Project (1992-2002). **Agroforestry Systems** 65(2): 99-111.
- BROWN, S. & A. E. LUGO, 1990. Tropical secondary forests. **Journal of Tropical Ecology** 6(1): 1-32.
- BUSCHBACHER, R., C. UHL & E. A. S. SERRÃO, 1988. Abandoned pastures in eastern Amazonia. II. Nutrient stocks in the soil and vegetation. **Journal of Ecology** 76(3): 682-699.
- CAPERS, R. S., R. L. CHAZDON, A. R. BRENES & B. V. ALVARADO, 2005. Successional dynamics of woody seedling communities in wet tropical secondary forests. **Journal of Ecology** 93(6): 1071-1084.
- CHAO, A., R. L. CHAZDON, R. K. COLWELL & T. J. SHEN, 2005. A new statistical approach for assessing similarity of species composition with incidence and abundance data. **Ecology Letters** 8: 148-159.
- CHAZDON, R. L., 2008. Chance and determinism in tropical forest succession. In: W. P. CARSON & S. A. SCHNITZER (Eds.): **Tropical forest community ecology**: 384-408. Wiley-Blackwell Publishing, Oxford.
- CHAZDON, R. L., A. REDONDO BRENES & B. VILCHEZ ALVARADO, 2005. Effects of climate and stand age on annual tree dynamics in tropical second-growth rain forests. **Ecology** 86: 1808-1815.
- 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 of London** 362(1478): 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.
- DENEVAN, W. M. & C. PADOCH, 1987. **Swidden-fallow agroforestry in the Peruvian Amazon**: 8-46. The New York Botanical Garden (Advances in Economic Botany, 5), New York.
- DENSLOW, J. S., 1987. Tropical rainforest gaps and tree species diversity. **Annual Review of Ecology and Systematics** 18: 431-451.
- DILLEY, M., R. S. CHEN, U. DEICHMANN, A. L. LERNER-LAM, M. ARNOLD, J. AGWE, P. BUYS, O. KJEKSTAD, B. LYON & G. YETMAN, 2005. **Natural disaster hotspots**: a global risk analysis: 1-148. The World Bank (Disaster Risk Management Series), Washington.
- EMPRESA BRASILEIRA DE PESQUISA AGROPECUÁRIA (EMBRAPA)/INSTITUTO NACIONAL DE PESQUISAS ESPACIAIS (INPE), 2011. **Levantamento de informações de uso e cobertura da terra na Amazônia**: sumário executivo. Disponível em: <http://www.inpe.br/cra/projetos_pesquisas/sumario_executivo_terraclass_2008.pdf>. Acesso em: 2 julho 2012.
- FEARNSIDE, P. M., 2008. The roles and movements of actors in the deforestation of Brazilian Amazonia. **Ecology and Society** 13(1): 1-23. Disponível em: <<http://www.ecologyandsociety.org/vol13/iss1/art23/>>. Acesso em: 1 setembro 2012.
- FELDPAUSCH, T. R., M. RONDON, E. C. M. FERNANDES, S. RIHA & E. WANDELLI, 2004. Carbon and nutrient accumulation in secondary forests regenerating on pastures in central Amazonia. **Ecological Applications** 14(4): S164-S176.
- FRIZANO, J., D. R. VANN, A. H. JOHNSON, C. M. JOHNSON, I. C. G. VIEIRA & D. J. ZARIN, 2003. Labile phosphorus in soils of forest fallows and primary forest in the Bragantina region, Brazil. **Biotropica** 35(1): 2-11.
- GASCON, C., T. E. LOVEJOY, R. O. BIERREGAARD, J. R. MALCOLM, P. C. STOU, H. L. VASCONCELOS, W. F. LAURANCE, B. ZIMMERMAN & M. TOCHER, 1999. Matrix habitat and species richness in tropical forest remnants. **Biological Conservation** 91(2-3): 223-229.
- GOMES, A. C. S. & F. J. LUIZÃO, 2011. Leaf and soil nutrients in a chronosequence of second-growth forest in Central Amazonia: implications for restoration of abandoned lands. **Restoration Ecology** 20(3): 339-345.
- GRUBB, P. J., 1977. The maintenance of species-richness in plant communities: the importance of the regeneration niche. **Biological Reviews** 52: 107-145.
- GUARIGUATA, M. R. & R. OSTERTAG, 2001. Neotropical secondary forest succession: changes in structural and functional characteristics. **Forest Ecology and Management** 148(1): 185-206.
- HOOPER, E. R., P. LEGENDRE & R. CONDIT, 2004. Factors affecting community composition of forest regeneration in deforested, abandoned land in Panama. **Ecology** 85: 3313-3326.
- INSTITUTO NACIONAL DE PESQUISAS ESPACIAIS (INPE), 2012. **Banco de dados do PRODES**: desmatamento nos municípios. Disponível em: <<http://www.dpi.inpe.br/prodesdigital/prodesmunicipal.php>>. Acesso em: 10 setembro 2012.
- JAKOVAC, A. C. C., T. V. BENTOS, R. C. G. MESQUITA & G. B. WILLIAMSON, 2012. Age and light effects on seedling growth in two alternative secondary successions in central Amazonia. **Plant Ecology & Diversity** iFirst: 1-10. Disponível em: <<http://dx.doi.org/10.1080/17550874.2012.716088>>. Acesso em: 10 agosto 2012.
- JOHNSON, C. M., D. J. ZARIN & A. H. JOHNSON, 2000. Post-disturbance aboveground biomass accumulation in global secondary forests. **Ecology** 81(5): 1395-1401.

- KAUFFMAN, J. B., 1991. Survival by sprouting following fire in tropical forests of the Eastern Amazon. **Biotropica** 23(3): 219-224.
- KIRBY, K. R., W. F. LAURANCE, A. K. ALBERNAZ, G. SCHROTH, P. M. FEARNSIDE, S. BERGEN, E. M. VENTICINQUE & C. COSTA, 2006. The future of deforestation in the Brazilian Amazon. **Futures** 38: 432-453.
- KLEMICK, H., 2011. Shifting cultivation, forest fallow, and externalities in ecosystem services: evidence from the Eastern Amazon. **Journal of Environmental Economics and Management** 61(1): 95-106.
- LAURANCE, W. F., G. B. WILLIAMSON, P. DELAMONICA, A. OLIVEIRA, T. E. LOVEJOY, C. GASCON & L. POHL, 2001. Effects of a strong drought on Amazonian forest fragments and edges. **Journal of Tropical Ecology** 17: 771-785.
- LEWIS, S. L., P. M. BRANDO, O. L. PHILLIPS, G. M. F. VAN DER HEIJDEN & D. C. NEPSTAD, 2011. The 2010 Amazon drought. **Science** 331(6017): 554.
- LOBOVA, T. A., S. A. MORI, F. BLANCHARD, H. PECKHAM & P. CHARLES-DOMINIQUE, 2003. Cecropia as a food resource for bats in French Guiana and the significance of fruit structure in seed dispersal and longevity. **American Journal of Botany** 90(3): 388-403.
- LOVEJOY, T. E. & R. O. BIERREGAARD, 1990. Central Amazonian forests and the Minimum Critical Size of Ecosystems Project. In: A. H. GENTRY (Ed.): **Four neotropical rainforests**: 60-74. Yale University Press, New Haven.
- LUCAS, R. M., M. HONZAK, I. AMARAL, P. J. CURRAN, G. M. FOODY & S. AMARAL, 1998. Composição florística, biomassa e estrutura de florestas tropicais em regeneração: uma avaliação por sensoriamento remoto. In: C. GASCON & P. MOUTINHO (Eds.): **Floresta amazônica: dinâmica, regeneração e manejo**: 61-82. Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, Manaus.
- LUGO, A. E., 2009. The emerging era of novel Tropical Forests. **Biotropica** 41(5): 589-591.
- MARENGO, J. A., C. A. NOBRE, J. TOMASELLA, M. D. OYAMA, G. S. OLIVEIRA, R. OLIVEIRA, H. CAMARGO, L. M. ALVES & I. F. BROWN, 2008. The drought of Amazonia in 2005. **Journal of Climate** 21: 495-516.
- MARENGO, J. A., J. TOMASELLA, L. M. ALVES, W. R. SOARES & D. A. RODRIGUEZ, 2011. The drought of 2010 in the context of historical droughts in the Amazon region. **Geophysical Research Letters** 38(12): 1-5.
- MAZZOCHINI, G. G., 2010. **O papel da vegetação residente no estabelecimento de plântulas com diferentes características funcionais**. Dissertação (Mestrado em Ecologia) – Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, Manaus. Disponível em: <<http://www.dominiopublico.gov.br/download/texto/cp139312.pdf>>. Acesso em: 1 setembro 2012.
- MBAVENG, A. T., V. KUETE, J. R. NGUEMEVING, V. P. BENG, A. E. NKENGFAK, J. J. M. MEYER, N. LALL & K. KROHN, 2008. Antimicrobial activity of the extracts and compounds obtained from *Vismia guineensis* (Guttiferae). **Asian Journal of Traditional Medicines** 3: 211-223.
- MESQUITA, R. C. G., P. DELAMONICA & W. F. LAURANCE, 1999. Effect of surrounding vegetation on edge-related tree mortality in Amazonian forest fragments. **Biological Conservation** 91(2-3): 129-134.
- 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.
- MIRITI, M. N., 1998. Regeneração florestal em pastagens abandonadas na Amazônia central: competição, predação e dispersão de sementes. In: C. GASCON & P. MOUTINHO (Eds.): **Floresta amazônica: dinâmica, regeneração e manejo**: 179-190. Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, Manaus.
- NASCIMENTO, H. E. M. & W. F. LAURANCE, 2004. Biomass dynamics in amazonian forest fragments. **Ecological Applications** 14(4): S127-S138.
- NELSON, B. W., R. C. G. MESQUITA, J. L. G. PEREIRA, S. G. AQUINO, G. TEIXEIRA & L. BOVINO, 1999. Allometric regressions for improved estimate of secondary forest biomass in the central Amazon. **Forest Ecology and Management** 117(1-3): 149-167.
- NEPSTAD, D. C., C. UHL, C. A. PEREIRA & J. M. C. D. SILVA, 1996. A comparative study of tree establishment in abandoned pasture and mature forest of eastern Amazonia. **Oikos** 76(1): 25-39.
- NEPSTAD, D. C., C. UHL & J. M. C. S. PEREIRA, 1998. Barreiras ao estabelecimento de árvores em pastos abandonados na Amazônia: banco de sementes, predação de sementes, herbívora e seca. In: C. GASCON & P. MOUTINHO (Eds.): **Floresta amazônica: dinâmica, regeneração e manejo**: 191-218. Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, Manaus.
- NEPSTAD, D. C., I. M. TOHVER, D. RAY, P. MOUTINHO & G. CARDINOT, 2007. Mortality of large trees and lianas following experimental drought in an Amazon forest. **Ecology** 88: 2259-2269.
- NORDEN, N., R. C. G. MESQUITA, T. V. BENTOS, R. L. CHAZDON & G. B. WILLIAMSON, 2010. Contrasting community compensatory trends in alternative successional pathways in central Amazonia. **Oikos** 120(1): 143-151.
- NYE, P. H. & D. J. GREENLAND, 1964. Changes in the soil after clearing tropical forest. **Plant and Soil** 21(1): 101-112.
- ODUM, E. P., 1969. The strategy of ecosystem development. **Science** 164(3877): 262-270.
- PARRY, L., J. BARLOW & C. A. PERES, 2009. Hunting for sustainability in tropical secondary forests. **Conservation Biology** 23(5): 1270-1280.

- PAVLIS, J. & J. JENÍK, 2000. Roots of pioneer trees in the Amazonian rain forest. **Trees** 14(8): 442-455.
- PEARSON, T. R. H., D. F. R. P. BURSLEM, C. E. MULLINS & J. W. DALLING, 2002. Germination ecology of neotropical pioneers: interacting effects of environmental conditions and seed size. **Ecology** 83(10): 2798-2807.
- PERZ, S. G., 2004. Are agricultural production and forest conservation compatible? Agricultural diversity, agricultural incomes and primary forest cover among small farm colonists in the Amazon. **World Development** 32(6): 957-977.
- PERZ, S. G. & R. T. WALKER, 2002. Household life cycles and secondary forest cover among small farm colonists in the Amazon. **World Development** 30(6): 1009-1027.
- PICKETT, S. T. A., S. L. COLLINS & J. J. ARMESTO, 1987. A hierarchical consideration of the causes and mechanisms of succession. **Vegetatio** 69(1-3): 109-114.
- POPMA, J. & F. BONGERS, 1991. Acclimation of seedlings of three Mexican tropical rain forest tree species to a change in light availability. **Journal of Tropical Ecology** 7(1): 85-97.
- PUERTA, R., 2002. Regeneração arbórea em pastagens abandonadas na região de Manaus em função da distância da floresta contínua. **Scientia Forestalis** 62: 32-39.
- RAY, D., D. NEPSTAD & P. MOUTINHO, 2005. Micrometeorological and canopy controls of fire susceptibility in a forested Amazon landscape. **Ecological Applications** 15(5): 1664-1678.
- ROUW, A., 1995. The fallow period as a weed-break in shifting cultivation (tropical wet forests). **Agriculture, Ecosystems & Environment** 54(1-2): 31-43.
- SCHNITZER, S. A. & W. P. CARSON, 2010. Lianas suppress tree regeneration and diversity in treefall gaps. **Ecology Letters** 13: 849-857.
- STOUFFER, P. C. & R. O. BIERREGAARD, 1995. Use of amazonian forest fragments by understory insectivorous birds. **Ecology** 76(8): 2429-2445.
- STOUFFER, P. C., R. O. BIERREGAARD, C. STRONG & T. E. LOVEJOY, 2006. Long-term landscape change and bird abundance in Amazonian rainforest fragments. **Conservation Biology** 20(4): 1212-1223.
- SWAINE, M. D. & T. C. WHITMORE, 1988. On the definition of ecological species groups in tropical rain forests. **Vegetatio** 75(1-2): 81-86.
- TOLEDO, M. & J. SALICK, 2006. Secondary succession and indigenous management in semideciduous forest fallows of the Amazon Basin. **Biotropica** 38(2): 161-170.
- UHL, C., 1987. Factors controlling succession following slash-and-burn agriculture in Amazonia. **Journal of Ecology** 75(2): 377-407.
- UHL, C., K. CLARK, H. CLARK & P. MURPHY, 1981. Early plant succession after cutting and burning in the upper Rio Negro Region of the Amazon Basin. **Journal of Ecology** 69(2): 631-649.
- UHL, C. & C. F. JORDAN, 1984. Succession and nutrient dynamics following forest cutting and burning in Amazonia. **Ecology** 65(5): 1476-1490.
- UHL, C., R. BUSCHBACHER & E. A. S. SERRÃO, 1988. Abandoned pastures in eastern Amazonia. I. Patterns of plant succession. **Journal of Ecology** 76(3): 663-681.
- UHL, C. & J. B. KAUFFMAN, 1990. Deforestation, fire susceptibility, and potential tree responses to fire in the eastern Amazon. **Ecology** 71: 437-449.
- VASCONCELOS, S. S., D. J. ZARIN, M. B. S. ROSA, F. A. OLIVEIRA & C. J. R. CARVALHO, 2007. Leaf decomposition in a dry season irrigation experiment in eastern Amazonian forest regrowth. **Biotropica** 39(5): 593-600.
- WIELAND, L. M., R. C. G. MESQUITA, P. E. D. BOBROWIEC, T. V. BENTOS & G. B. WILLIAMSON, 2011. Seed rain and advance regeneration in secondary succession in the Brazilian Amazon. **Tropical Conservation Science** 4(3): 300-316.
- WILLIAMSON, G. B., R. C. G. MESQUITA, K. ICKES & G. GANADE, 1998. Estratégias de árvores pioneiras nos Neotrópicos. In: C. GASCON & P. MOUTINHO (Eds.): **Floresta amazônica: dinâmica regeneração e manejo**: 131-144. Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, Manaus.
- WILLIAMSON, G. B. & R. C. G. MESQUITA, 2001. Effects of fire on rainforest regeneration in the Amazon Basin. In: R. O. BIERREGAARD, C. GASCON, T. LOVEJOY & R. C. G. MESQUITA (Eds.): **Lessons from Amazonia: the ecology and conservation of a fragmented forest**: 325-345. Yale University Press, New Haven & London.
- WILLIAMSON, G. B., T. V. BENTOS, B. LONGWORTH & R. C. G. MESQUITA, 2012. Convergence and divergence in alternative successional pathways in Central Amazonia. **Plant Ecology & Diversity** iFirst: 1-8. Disponível em: <<http://dx.doi.org/10.1080/17550874.2012.735714>>. Acesso em: 2 outubro 2012.