

Estrutura e regeneração de clareiras em Florestas Pluviais Tropicais

RENATO A. FERREIRA DE LIMA¹

(recebido em: 17 de setembro de 2004; aceito em 10 de novembro de 2005)

ABSTRACT – (Canopy gap structure and regeneration in Tropical Rain Forests). This paper presents a critic review of the available knowledge on canopy gap structure and regeneration in Tropical Rain Forests. Separated on different issues such as gap size, type of treefall, physical environment, regeneration sources and ecological groups, each issue is explored in detail through the main studies published. Hence, old issues are discussed and gaps of knowledge are pointed out to enhance and ground future researches. As a result, it was observed that despite of more than three decades of research and several studies involving gap structure and regeneration, the research regarding the theme still has many questions to be answered. It also has limitations linked to the existing plurality of methods and to the difficulty of comparing different forests worldwide. It was concluded that the research involving gap structure and regeneration is on a theoretical refinement phase and, therefore, it is hard to evaluate the real contribution of canopy openings to the understanding of the different forests formations dynamics.

Key words - ecological groups, gap colonization, gap regeneration, tropical rain forest

RESUMO – (Estrutura e regeneração de clareiras em Florestas Pluviais Tropicais). Este trabalho apresenta uma revisão crítica do conhecimento disponível sobre a estrutura e regeneração de clareiras naturais em Florestas Pluviais Tropicais. Separada em diferentes temas como tamanho de clareiras, tipos de queda, ambiente físico, fontes de regeneração e grupos ecológicos, cada tema é explorado em detalhe através dos trabalhos publicados mais relevantes. Assim, conceitos antigos são expostos e discutidos, e as lacunas de conhecimento são destacadas para enriquecer e embasar novos trabalhos. Como resultado, observou-se que apesar de mais de três décadas de estudo e do grande número de trabalhos envolvendo estrutura e regeneração de clareiras, a pesquisa científica no tema ainda possui muitas perguntas a serem respondidas. Ela também possui limitações relacionadas à diversidade de métodos existentes e à dificuldade de comparação entre diferentes florestas do mundo. Conclui-se, portanto, que a pesquisa sobre a estrutura e regeneração de clareiras encontra-se em fase de refinamento teórico e que, por isso, é difícil avaliar a real contribuição da abertura de clareiras no entendimento da dinâmica das diferentes formações florestais.

Palavras-chave - colonização de clareiras, floresta pluvial tropical, grupos ecológicos, regeneração de clareiras

Introdução

Clareiras naturais representam o resultado final da ação de distúrbios em florestas e são consideradas como peças chave para o entendimento da estrutura e dinâmica destes sistemas (Hubbell & Foster 1986). Segundo muitos autores, a regeneração natural que ocorre em seu interior influencia importantes parâmetros das comunidades florestais, como composição (Pearson *et al.* 2003), distribuição e riqueza de espécies (Denslow 1995), além dos processos de sucessão secundária (Whitmore 1990). A abertura de clareiras também influencia a germinação

e o desenvolvimento de espécies florestais de diferentes maneiras (Alvarez-Buylla & Martínez-Ramos 1992, Horvitz & Schemske 1994, Dalling & Hubbell 2002, Paz & Martínez-Ramos 2003). Pesquisas recentes, por outro lado, têm reavaliado a funcionalidade de clareiras de dossel em florestas pluviais, principalmente em relação à dinâmica florestal e à diversidade de espécies (Hubbell *et al.* 1999, Dalling *et al.* 2002). A heterogeneidade ambiental proporcionada pela abertura de clareiras parece não ser suficiente para explicar a colonização e a coexistência de espécies nas mesmas (Dalling *et al.* 1998a, Brokaw & Busing 2000).

Nesse contexto de rediscussão, o presente trabalho apresenta uma revisão da literatura que envolve aspectos de estrutura e regeneração de clareiras, com enfoque especial para florestas pluviais tropicais. O assunto é dividido em diferentes temas e cada um deles é explorado em detalhe, para destacar lacunas do conhecimento

1. Universidade de São Paulo, Escola Superior de Agricultura 'Luiz de Queiroz', Departamento de Ciências Biológicas, Laboratório de Ecologia e Restauração Florestal, Caixa Postal 9, 13418-900 Piracicaba, SP. raflima@esalq.usp.br

existente e sugerir temas para pesquisas futuras. Da mesma maneira, a revisão procura levantar os principais problemas metodológicos na área, como uma forma de incentivar tentativas de padronização ou, ao menos, incentivar a busca das metodologias mais apropriadas para o trabalho em clareiras. Em última análise, o objetivo principal desta revisão é levantar e rediscutir o longo paradigma de regeneração florestal, embasando e encorajando novos projetos de pesquisa que possam promover bases mais sólidas para o conhecimento da dinâmica e regeneração de florestas pluviais tropicais.

Estrutura de clareiras

Características estruturais de clareiras, como seu tamanho, o tipo de queda de árvore envolvida e sua geometria, variam de uma clareira para outra (Hubbell & Foster 1986, Denslow 1987, Brown 1993) e funcionam como fatores adicionais na construção de habitats diferenciados para a colonização por espécies de plantas. A estrutura da clareira atua como o principal condicionante de suas características microclimáticas e de seu substrato (Oriens 1982, Denslow & Hartshorn 1994). Assim, de forma direta ou indireta, as características estruturais influenciam a composição e o arranjo espacial das espécies em clareiras (Denslow 1980, Whitmore 1989). Outro importante componente de estrutura que influencia a colonização de espécies é a presença de zonas internas, que pode criar ambientes ainda mais variados para o estabelecimento de plantas.

Como veremos a seguir, existem ainda vários trabalhos na literatura especializada que investigam como se comporta o clima, a disponibilidade de nutrientes e o substrato em clareiras, e o quanto estes aspectos diferem das demais áreas da floresta. Apesar de ser mais um componente do ambiente físico do que da estrutura da clareira em si, estes três fatores estão diretamente relacionados à estrutura da clareira e por isso serão explanados neste item da revisão. Claro que os componentes de estrutura não são independentes entre si, pois existem relações de causa e efeito entre eles. Apesar de não esgotar todas as possibilidades, a figura 1 apresenta um esquema básico indicando estas relações entre os principais componentes da estrutura de clareiras. Tamanho da clareira – Dentro do estudo de clareiras, o tamanho possui grande importância sob diferentes aspectos. A área condiciona a quantidade de luz recebida pela clareira (Barton *et al.* 1989) e determina as dimensões dos mosaicos que irão compor a estrutura da floresta (Whitmore 1978, Hubbell & Foster 1986). Por esses motivos, o tamanho da clareira influencia a composição florística, de modo que diferentes espécies colonizam clareiras de diferentes tamanhos (Swaine & Whitmore 1988, Whitmore 1989, 1996). Assim, segundo alguns autores, as dimensões e a distribuição de classes de tamanho de clareiras seriam fundamentais para o entendimento da composição e dinâmica de qualquer floresta (Brokaw 1985b, Martínez-Ramos *et al.* 1989).

A distribuição em diferentes classes de tamanho possui tendência semelhante, em florestas pluviais

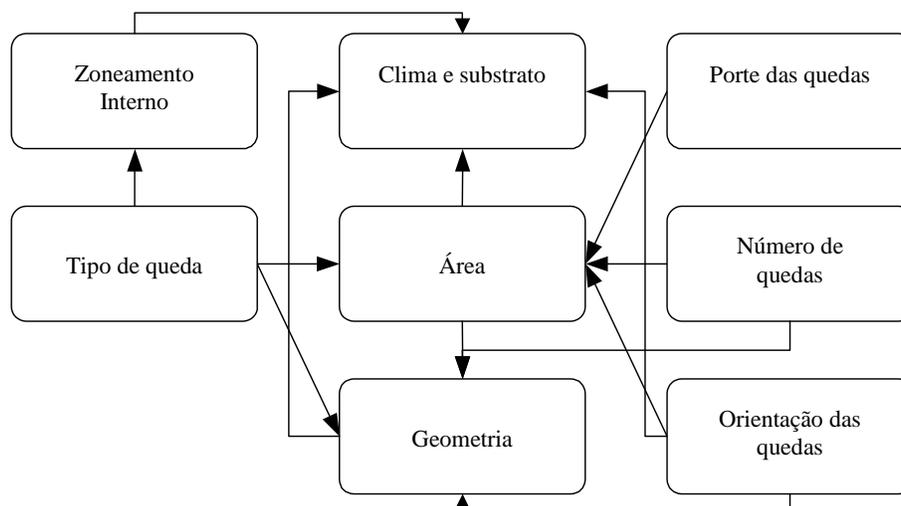


Figura 1. Esquema básico indicando as inter-relações existentes entre os componentes da estrutura de clareiras naturais.

Figure 1. Basic scheme, indicating the interconnections of the components of natural canopy gap structure.

tropicais (FPTs) e em florestas temperadas. A maioria das clareiras é pequena, representando as menores porções de área coberta por clareiras na floresta. Clareiras grandes, ao contrário, contribuem com a maior parte da área total de clareiras, apesar de serem pouco freqüentes. Em florestas onde não é freqüente a ocorrência de distúrbios de grande magnitude, clareiras muito grandes (> 400 m²) são raras (Denslow 1980, Runkle 1982, Brokaw 1985b, Hubbell & Foster 1986, Sanford Junior *et al.* 1986, Arriaga 1988, Jans *et al.* 1993).

O tamanho da clareira varia de acordo com o porte da árvore que caiu, o tipo de queda, sua orientação e o número de árvores derrubadas conseqüentemente (Brokaw 1982a, Runkle 1990). Clareiras pequenas são conseqüências da queda de emaranhados de lianas e/ou cipós, da queda de galhos ou da desintegração gradual da copa de uma árvore morta em pé. Geralmente, a queda isolada de árvores não gera grandes clareiras, que comumente são formadas a partir de deslizamentos em encostas, furacões, ou mesmo na queda associada de várias árvores (Orians 1982, Brokaw 1985a). Naturalmente, a área de uma clareira tende a crescer com o porte da árvore ou das árvores caídas. A morte de moitas de bambu também pode formar clareiras na floresta, cujo tamanho irá depender do espaço originalmente ocupado pela moita (Martins *et al.* 2004).

A área de uma clareira não depende apenas da intensidade do distúrbio. A determinação de sua área também depende da definição de clareira utilizada (Van Der Meer *et al.* 1994, Green 1996), de modo que uma mesma clareira pode possuir mais de uma área. Em trabalho realizado por Popma *et al.* (1988), os autores encontraram variação de até 515% entre as áreas calculadas através de dois métodos distintos. A definição utilizada influenciará, conseqüentemente, as inferências sobre a colonização de clareiras e sobre a dinâmica florestal (Van Der Meer *et al.* 1994, Armelin & Mantovani 2001). Para Brown (1993), como estas influências não estão restritas à área imediatamente abaixo do 'buraco' no dossel, o limite ideal da clareira deve acompanhar as particularidades de cada abertura do dossel, evitando uma delimitação arbitrária.

Antes de Brokaw (1982a), poucos foram os autores que atribuíram uma definição clara do que seria uma clareira e quais seriam seus limites, talvez pela própria variedade de expressões das clareiras no campo (Popma *et al.* 1988). A definição de Brokaw (1982a), apesar de ter sofrido severas críticas (Lieberman *et al.* 1989, Brown 1993), foi e continua sendo a mais utilizada. As principais críticas a esta definição estão relacionadas à falta de realismo ao delimitar as influências microclimáticas da

abertura no dossel e à incapacidade do método em expressar diferenças no regime de luz em clareiras cercadas por dosséis com diferentes alturas (Whitmore 1996). Esta e outras definições encontradas na literatura consultada são apresentadas na tabela 1.

Um fator adicional que interfere no valor de área obtido é o método com que é calculada a área da clareira após sua delimitação. Green (1996), em uma análise pertinente de como o método de cálculo pode interferir na área total, encontrou uma variação média de 10% a 20% de diferença entre dois métodos distintos a partir de clareiras com os mesmos limites. Nesta mesma linha, Lima (2005) observou diferenças significativas entre os valores de área gerados por quatro diferentes métodos de cálculo, valores estes que variaram, em média, entre 12% e 60%, e que variaram em até 173% para uma mesma clareira. Uma síntese dos diferentes métodos de cálculo de área de clareiras é oferecida na tabela 2.

A aplicação de métodos claros e precisos, tanto de delimitação quanto de cálculo de área de clareira, permite a comparação dos resultados entre diferentes florestas. Tais definições, bem como a área mínima de clareira, têm influência sobre a distribuição de classes de tamanho (Denslow & Hartshorn 1994) e sobre o cálculo da taxa de recorrência (Clark 1990). Considerando a importância destes dois parâmetros em ecossistemas florestais (Denslow 1987), a padronização dos métodos de definição, delimitação e cálculo de área de clareiras traria grandes benefícios para a ecologia florestal (Clark 1990, Lima 2005).

Tipos de queda – Na literatura são registrados quatro tipos principais de eventos de queda que originam clareiras: (1) queda de galhos, (2) árvores mortas em pé (queda contínua de partes da copa), (3) árvores com tronco quebrado e (4) árvores desenraizadas (Orians 1982, Hubbell & Foster 1986). Os demais tipos de queda são associações entre elas, resultantes da queda de mais de um indivíduo por clareira ou da morte de um mesmo indivíduo envolvendo dois tipos de queda sucessivos, como a morte em pé seguida, meses depois, pela quebra do tronco (R.A.F. Lima, dados não publicados). Há também casos em que o indivíduo cai, mas não chega a tocar o solo, escorando-se em outras árvores (Almeida 1989, Clark 1990), o que não chegaria a ser um tipo de queda propriamente dito. Adicionalmente, reconhecer os limites entre os quatro tipos principais de queda pode não ser tão óbvio. Por exemplo, existem árvores que quebram próximo à sua copa e continuam vivas. Nestes casos, pode ser difícil enquadrar o evento como árvore com tronco quebrado ou de uma árvore morta em pé, especialmente quando se procura determinar a magnitude

Tabela 1. Síntese de algumas das principais definições de limite de clareira encontradas na literatura especializada. Consultar os artigos originais para maiores detalhes e explicações sobre as definições citadas.

Table 1. Summary of some of the main gap limit definitions found in the specialized literature. See the original articles for more details and explanation on the cited definitions.

Descrição	Detalhes	Citação
Área sob a abertura do dossel estendida até a bases das árvores de dossel adjacente.	Seus limites correspondem ao polígono que une as bases das árvores de dossel adjacentes.	Runkle (1981)
Projeção vertical da abertura do dossel estendida até a altura média de 2 m acima do solo.	Os limites da clareira coincidem com as projeções verticais da folhagem em qualquer nível.	Brokaw (1982a)
Parcelas ou conjunto de parcelas com altura do dossel medida em diferentes classes de altura.	Não estabelece uma altura mínima de dossel para definir os limites da clareira que é medida em diferentes alturas. Cada parcela tem 5×5 m.	Hubbell & Foster (1986)
Área onde a maiores plantas são < 3m e < 50% da altura das árvores do dossel adjacente.	É a definição, segundo os autores, que melhor delimita a extensão da abertura no dossel na área de estudo.	Lawton & Putz (1988)
Área indicada pela presença de plantas pioneiras > 0,5 m de altura.	Os limites correspondem ao polígono que une os pontos, em transectos centro-borda, até onde há presença de pioneiras.	Popma <i>et al.</i> (1988)
Áreas formadas pela morte (ausência do dossel) de pelo menos metade de uma árvore.	As bordas da clareira são definidas pela projeção vertical da folhas de árvores de dossel adjacente à clareira. Não há altura máxima necessária.	Runkle (1992)
Parcelas ou conjunto de parcelas com valor menor ou igual a um desvio padrão da densidade de dossel média na área estudada.	Não define os limites em campo. Cada parcela tem 5×5 m e a densidade de dossel foi obtida através de densiômetro.	Lundquist & Beatty (2002)

do evento de distúrbio. Em outros casos, pode-se simplesmente confundir uma árvore morta em pé com uma simples queda de galho caso o pesquisador não possa determinar se a árvore está realmente morta.

Cada tipo de queda gera situações distintas de entrada de luz, de estrago do sub-bosque e de exposição do solo (Clark 1990, Brokaw 1985b). Em ordem teórica crescente de intensidade, os tipos de queda podem ser classificados como segue: 1) queda de galhos, que gera menor abertura no dossel e destruição do sub-bosque; 2) árvores mortas em pé, que têm suas copas fragmentadas aos poucos; 3) árvores quebradas; e 4) árvores desenraizadas, que além de gerarem destruição no sub-bosque, causam revolvimento do solo na região da raiz.

Espécies de árvores podem apresentar uma tendência quanto ao modo como morrem (Hubbell & Foster 1986). Essa tendência depende de fatores como longevidade, porte médio dos indivíduos adultos, arquitetura de copa e características da madeira (Clark 1990). Densidade, resistência e flexibilidade da madeira influenciam o tipo de queda de uma árvore, de modo

que madeiras mais densas, resistentes e com menor flexibilidade tendem a desenraizar (Putz *et al.* 1983, Arriaga 1988). A probabilidade de desenraizar aumenta com o tamanho da árvore (Putz *et al.* 1983). Espécies com sistema radicular forte e profundo (maior estabilidade física) seriam mais difíceis de desenraizar. Entretanto, mesmo que a espécie apresente tendência em seu tipo de queda, uma árvore está sujeita a fatores externos, que poderão se tornar o principal condicionante da morte do indivíduo (Lundquist & Beatty 2002). Uma combinação de chuva, solo encharcado e vento (Brokaw 1985b), bem como a textura e estrutura do solo (Arriaga 1988, Ashton 1992a), podem facilitar o desenraizamento, independentemente da espécie considerada. Na Costa do Marfim, Jans *et al.* (1993) encontraram grande diferenciação no tipo de queda em áreas florestais distintas, característica esta, possivelmente causada pelas distintas condições de solo, fisionomia da vegetação e composição florística.

Visto que cada tipo de queda gera condições ambientais distintas, outro importante aspecto sobre o

Tabela 2. Síntese dos principais métodos de cálculo de área de clareira encontradas na literatura especializada. Consultar os artigos originais para maiores detalhes e explicações sobre os métodos citados.

Table 2. Summary of the main gap size measurement methods found in the specialized literature. See the original articles for more details and explanation on the cited methods.

Descrição	Detalhes	Citação
Usa o maior comprimento entre de uma borda a outra da clareira e a maior distância perpendicular ao comprimento, adequados a formula de área da elipse.	Clareiras devem ter um formato próximo ao de uma elipse e não há necessidade de usar um mapa em escala.	Runkle (1981)
Mínimo de oito coordenadas de direção e distância tomadas a partir do centro da clareira em direção aos seus limites.	A área é obtida posteriormente através de um mapa em escala.	Brokaw (1982a)
Usa quatro diferentes métodos: proporção de passos, área basal de árvores mortas e pontos quadrantes em clareiras, e um quarto estimado através do comprimento de transectos sobre clareiras.	Todos os métodos estão associados a amostragens ao longo de transectos e através do método de pontos quadrantes.	Runkle (1985)
Área percentual de céu hemisférico não obscurecido (“percent canopy gap”).	A medição requer a tomada e análise de fotos hemisféricas.	Brown (1993)
Usa várias medidas que estimam a abertura do dossel (“canopy openness”) baseada na análise de fotos hemisféricas tiradas ao centro da clareira.	A medição requer a tomada e análise de fotos hemisféricas.	Whitmore <i>et al.</i> (1993)
Semelhante ao método de Brokaw (1982a), porém usando 16 coordenadas de direção a partir de um ponto próximo ao centro.	A área é obtida posteriormente através de um mapa em escala.	Green (1996)
A área é estimada através de cálculos geométricos usando fotografias verticais tiradas sobre a clareira.	A área é obtida a partir de fórmulas que consideram a altura da foto e o ângulo de visão da câmera.	Yamamoto (2000)
Consiste na divisão dos limites da clareira em triângulos e na mensuração dos lados de cada triângulo formado.	A área total é a soma da área dos triângulos, obtida através da fórmula de cálculo de área do triângulo por seus lados e não há necessidade de usar um mapa em escala.	Lima (2005)

tipo de queda se refere à sua interferência nos caminhos da regeneração (Orians 1982, Brandani *et al.* 1988). Ou seja, tanto a magnitude do distúrbio quanto as alterações climáticas geradas por ele, possuem considerável influência sobre a regeneração da clareira. Grande destruição do sub-bosque gera morte de um número maior de indivíduos pré-estabelecidos que poderiam vir a dominar na regeneração da clareira. Um outro exemplo: duas árvores de mesmo volume e arquitetura de copa formarão clareiras com distintas entradas de luz, se uma for desenraizada e a outra morrer em pé, influenciando a própria germinação e crescimento das espécies. Geometria de clareiras – Na literatura, vários autores buscaram descrever o ambiente de clareira e sua

geometria. Oldeman (1978) utilizou a palavra francesa “chablis”, para se referir ao conjunto: árvore caída, seu impacto na floresta e a destruição gerada. Durante sua descrição, o autor define um formato idealizado da clareira que seria semelhante a um haltere (“dumbbell”). Uma de suas extremidades corresponde ao espaço deixado pela copa caída; a outra, seria a área de impacto da copa no chão da mata (Oldeman 1978). Hubbell & Foster (1986) propuseram uma geometria alternativa para descrever a forma de uma clareira: um cone invertido. Dentro desta proposta, próximo ao dossel (base do cone), a área da clareira seria maior em comparação à área próxima ao solo (ápice do cone). Diferentemente da definição de Brokaw (1982a), esta geometria confere às

clareiras diferentes tamanhos conforme a altura vertical considerada. Para esses autores, algumas clareiras podem formar um cilindro, porém representariam uma minoria.

Na prática, entretanto, uma definição não é tão simples, pois a queda de árvores não gera uma geometria de delimitação fácil ou previsível (Brokaw 1985a). Em muitos casos, alguma parte do haltere proposto por Oldeman (1978) simplesmente não é formada, ou é formada em dimensões diferenciadas. Adicionalmente, outros autores encontraram em suas áreas de estudo que a maioria das clareiras possuía o formato de uma elipse (Runkle 1982, Almeida 1989, Barton *et al.* 1989, Tabarelli & Mantovani 1999). Porém, o formato da clareira varia de acordo com o tipo de queda, com a orientação e com as características fisionômicas das árvores/espécies caídas (Brokaw 1985a). A queda de galhos ou morte em pé, por exemplo, forma clareiras semelhantes a um círculo (Howe 1990). Copas pequenas ou cilíndricas formam clareiras mais lineares; copas grandes ou bem ramificadas tendem a formar clareiras mais circulares. Dessa forma, o ideal seria considerar cada clareira dentro das particularidades que a formaram (Lundquist & Beatty 2002) evitando a generalização de uma só geometria.

Em outro contexto, autores têm citado o formato como um determinante do microclima de clareiras (Canham 1988, Howe 1990, Brown 1993, Eysenrode *et al.* 1998, Veblen 1992). Parece óbvio crer que clareiras lineares e clareiras circulares de mesma área, não terão as mesmas características climáticas. Mesmo assim, durante a revisão realizada, nenhum trabalho que abordasse diretamente tal temática foi encontrado. Howe (1990) e Eysenrode *et al.* (1998) apesar de terem estudado o efeito da geometria sobre o microclima, abordaram apenas a influência da área da clareira, não considerando possíveis influências de seu formato. Sendo assim, as relações existentes entre o formato das clareiras e seu microclima continuam em aberto.

Zoneamento interno – Primeiramente descrito por Oldeman (1978), o zoneamento interno considera que a clareira apresentaria uma divisão interna em zonas: uma logo abaixo da área ocupada pela antiga copa, outra à volta do tronco caído e uma terceira na área de impacto da copa. Posteriormente, Orians (1982) definiu a nomenclatura que é utilizada ainda hoje: zona da raiz (“root zone”), zona do tronco (“trunk or bole zone”) e zona da copa (“crown zone”). Este zoneamento de clareiras fornece habitats ainda mais diversificados na floresta e funcionaria como palco para a especialização do nicho de espécies tropicais (Bazzaz 1983, Vitousek & Denslow 1986). Contudo, esta representação hipotética não se ajusta a todas as clareiras, de modo

que a presença ou ausência de cada uma das zonas depende do tipo de queda. As zonas da copa e da raiz, por exemplo, são coincidentes quando uma árvore morre em pé. Independentemente, as zonas são descritas a seguir.

Zona da raiz: corresponde à área ao redor da base do tronco caído, com maior distúrbio do solo e incidência de luz solar (Hubbell & Foster 1986). Normalmente, mostra pequeno distúrbio da vegetação circundante (Orians 1982, Clark 1990). É a área, na clareira, com menor disponibilidade de nutrientes (Vitousek & Denslow 1986) e possui reduzida biomassa radicular em relação ao seu entorno (Sanford Junior 1989). A magnitude dos distúrbios no solo varia de 0,1 m² até mais que 4 m², dependendo do tamanho da árvore desenraizada (Lawton & Putz 1988).

Zona do tronco: zona de pequeno distúrbio do solo e baixa mortalidade da vegetação, exceto pela região imediatamente abaixo do tronco (Orians 1982, Hubbell & Foster 1986). A biomassa radicular não é praticamente afetada (Sanford Junior 1989). Nesta área a luminosidade é variável, pois depende das características da vegetação sobrevivente. Possui baixo aporte da matéria orgânica que, apesar de estar presente em grande quantidade, é de decomposição relativamente lenta (Clark 1990). Sua extensão e largura dependem do comprimento e da largura do tronco caído.

Zona da copa: corresponde aos destroços causados pela queda da copa da árvore e é a zona de maior destruição da vegetação pré-existente. É uma zona com pouco distúrbio do solo, e grande quantidade de matéria orgânica com rápida conversão em nutrientes disponíveis (Hubbell & Foster 1986, Vitousek & Denslow 1986, Clark 1990). Para Sanford Junior (1989) a biomassa de raízes é menor em relação à floresta intacta, podendo variar ao longo do tempo. Sua dimensão é proporcional ao tamanho e à forma da copa caída.

Há também uma segunda possibilidade de zoneamento que corresponde ao centro e à borda da clareira. A zona de borda é definida pela região transicional entre a clareira e o interior de mata, com extensão variando de acordo com o autor [ver Hubbell & Foster (1986), Popma *et al.* (1988) e Brown (1993)]. Como há diferenças microclimáticas e estruturais entre o centro e a borda da clareira, estas zonas influenciam de maneira distinta a regeneração das espécies (Devoe 1992). Geralmente o desenvolvimento dos regenerantes é maior no centro da clareira do que em sua borda (Brown 1993).

Quando a clareira está dividida em zonas, pode haver colonização diferenciada em cada uma delas (Brandani

et al. 1988, Whitmore 1996, porém ver Uhl *et al.* 1988). A zona da raiz, por exemplo, apesar de representar uma pequena parte da clareira, é preferencialmente colonizada por espécies pioneiras (Putz 1983, Lawton & Putz 1988), pois suas sementes que permaneciam enterradas e ainda viáveis poderão ser trazidas à superfície e germinar (Vázquez-Yanes & Orozco-Segovia 1993, Dalling *et al.* 1997). Esta colonização diferenciada resulta em maior similaridade florística entre as mesmas zonas de diferentes clareiras, do que entre as zonas de uma mesma clareira (Brandani *et al.* 1988, Núñez-Farfán & Dirzo 1988).

Uma clareira natural, portanto, não é homogênea. A presença de subzonas dentro dela, bem como as características de cobertura do solo (George & Bazzaz 1999, Dalling & Hubbell 2002), devem ser consideradas para avaliar a composição e desenvolvimento das espécies. Não se deve, no entanto, desconsiderar a situação ambiental anterior à formação da clareira, pois ao longo da floresta já existem variações nas condições ambientais (Lieberman *et al.* 1989, Oliveira Filho *et al.* 1998, Carvalho *et al.* 2000). Indivíduos pré-estabelecidos, condições prévias do substrato, manchas de espécies herbáceas, entre outras características, podem fazer com que a colonização diferenciada entre zonas não ocorra ou ocorra de maneira diferente da descrita acima.

Ambiente de clareira: clima, nutrientes e substrato – A queda de uma ou mais árvores, sem dúvida, gera condições ambientais distintas e funciona como um fator importante no aumento da heterogeneidade florestal (Orians 1982). A intensidade luminosa e a insolação diária são maiores em clareiras e a luz incidente possui qualidade espectral diferente daquela sob o dossel fechado (Hubbell & Foster 1986, Denslow & Hartshorn 1994). Na clareira, há maior quantidade de radiação fotossinteticamente ativa, que tem importância vital no desenvolvimento de plantas. Assim, Whitmore (1978, 1996) e Brown (1993) defendem a intensidade de radiação incidente na clareira como a principal variável, controlando as demais variáveis microclimáticas.

A temperatura do ar e do solo é geralmente maior na clareira e varia mais amplamente ao longo do dia se comparada à das áreas sob dossel fechado (Brokaw 1985b, Hubbell & Foster 1986). Essa variação é mais pronunciada junto à superfície do solo (Denslow 1980). Ambas são variáveis que dependem da radiação total incidente e, por isso, variam de acordo com a área da clareira. Além disso, os valores máximos e mínimos de temperatura podem ser influenciados pela vegetação circundante (Collins *et al.* 1985, Brown 1993), especialmente em clareiras pequenas. A umidade do ar é

comparativamente baixa, enquanto a evapotranspiração é maior (Brokaw 1985a). Porém, a alguns centímetros abaixo do solo a umidade seria maior que no interior da floresta, segundo alguns autores (Vitousek & Denslow 1986, Uhl *et al.* 1988). Becker *et al.* (1988) encontraram um gradiente decrescente de umidade em subsuperfície partindo do centro da clareira para o interior da floresta. A maior precipitação (Collins *et al.* 1985) e a menor densidade de raízes no solo (menor evapotranspiração) seriam os principais responsáveis pelo aumento da umidade do solo subsuperficial em clareiras (Becker *et al.* 1988, Ostertag 1998). Porém, cabe ressaltar que outros autores não encontraram tal padrão em clareiras de florestas tropicais (Ashton 1992b).

Clareiras, entretanto, não possuem um microclima interno uniforme (Devoe 1992, Brown 1993, Whitmore 1996): existe variação temporal e espacial de seu clima. O crescimento de galhos no dossel, de lianas e ervas, além dos próprios colonizadores, gradualmente diminui a insolação diária na clareira (Smith *et al.* 1992, Denslow & Hartshorn 1994, Denslow *et al.* 1998). Variações climáticas entre estações secas e chuvosas são comuns (Smith *et al.* 1992, Brown 1993, mas ver Chazdon & Fetcher 1984). Brown (1993) encontrou, além de variações sazonais, variações diárias no clima. Barton *et al.* (1989) também encontraram uma variação diária de fluxo luminoso no centro de clareiras, resultante de variações na cobertura por nuvens. Tais aspectos climáticos podem variar espacialmente criando um gradiente que acompanha um eixo centro-borda (Brokaw 1987, Brown 1993). Em regiões não equatoriais, a incidência luminosa em clareiras é diferente, de modo que, no hemisfério norte, as porções ao norte recebem maior quantidade de radiação (Canham 1988, Canham *et al.* 1990) enquanto no hemisfério sul ocorre o inverso.

Geralmente, clareiras maiores assemelham-se à região imediatamente acima do dossel da floresta, enquanto as pequenas se comportam mais como o interior da mata (Brown 1993, Whitmore 1990). Via de regra, o contraste do microclima cresce de acordo com o tamanho da clareira (Barton *et al.* 1989), pois em clareiras pequenas o sol só atinge o chão da floresta durante parte do dia. Entretanto, a área da clareira não deve ser considerada como o único fator a influenciar respostas climáticas (Denslow & Hartshorn 1994). Outros fatores como a exposição da vertente, o contexto topográfico e as características da vegetação circundante (altura e espessura da folhagem), devem ser considerados ao se comparar variações microclimáticas entre clareiras (Brokaw 1985b, Collins

et al. 1985, Eysenrode *et al.* 1998, Lima & Moura 2006). Combinações entre tais aspectos fazem com que as respostas microclimáticas não sejam lineares em relação à área, intensificando o contraste entre clareiras com tamanho, forma e contexto diferentes (Brown 1993, Whitmore 1996).

A morte e conseqüente decomposição da árvore ocasionaria um aporte de nutrientes no interior de clareiras, principalmente sob a copa e o tronco do indivíduo caído (Brokaw 1985b). Exceto pelos danos físicos, o aporte nutritivo favoreceria o estabelecimento de plantas em clareiras. Parker (1985 *apud* Denslow & Hartshorn 1994) encontrou um pulso de maiores concentrações de nitrato, cálcio e magnésio durante o primeiro ano após a formação da clareira. Contudo, em estudos realizados na Costa Rica, Vitousek & Denslow (1986) não encontraram diferenças significativas entre clareiras e floresta intacta; esta última já possuiria grande capacidade de mineralização de nutrientes. Para Denslow & Hartshorn (1994) talvez haja um real aporte nutritivo em clareiras, que seria mascarado pelo aumento da área das raízes das árvores sobreviventes e, conseqüentemente, pela absorção dos nutrientes disponibilizados. Enfim, Denslow *et al.* (1998) constataram aumentos significativos de fósforo e nitrogênio disponíveis no solo no período inicial após a abertura da clareira.

Independentemente da contribuição nutricional das clareiras em relação às demais partes da floresta, autores têm sugerido diferenças espaciais na disponibilidade de nutrientes dentro da própria clareira (Orians 1982, Bazzaz 1983, Brokaw 1985b, Hubbell & Foster 1986). A área da raiz, onde há revolvimento do solo, possuiria menor concentração de nutrientes disponíveis, devido às próprias características do solo subsuperficial, além de menor competição radicular (Orians 1982). O solo abaixo da copa caída possuiria características nutricionais semelhantes àquele sob a floresta intacta, porém com concentrações levemente maiores (Vitousek & Denslow 1986). Por outro lado, as condições do substrato também podem variar dentro de uma mesma clareira, de modo que a área de raiz, em uma queda por desenraizamento, certamente traz condições físicas diferentes da área impactada pela copa, especialmente para o estabelecimento de plântulas (Hartshorn 1978). Da mesma maneira, a distribuição e a abundância de plantas de sub-bosque, como ervas e arbustos (Brokaw 1985a, George & Bazzaz 1999), podem influenciar o estabelecimento de plântulas de espécies arbóreas. Assim, as condições e a cobertura do substrato devem ser computadas nos estudos da regeneração de clareiras.

Regeneração de clareiras

Ao longo das décadas, o processo de manutenção de florestas vem sendo atribuído ao processo de abertura e fechamento de clareiras (Denslow 1980, Brokaw 1985b, Hubbell & Foster 1986, Whitmore 1996). Aplicado tanto a florestas tropicais quanto a temperadas, o conceito de regeneração via clareiras (“gap-phase regeneration”) consiste, basicamente, na renovação florestal através de um processo contínuo de crescimento e morte que tem a clareira como o início de novos ciclos de crescimento (Watt 1947, Whitmore 1990, Devoe 1992). Este é, atualmente, o paradigma de regeneração florestal mais bem aceito e difundido no meio científico. Nesse contexto vale lembrar que pesquisas mais recentes têm destacado mecanismos de regeneração sem a influência de clareiras (Lieberman *et al.* 1989, Montgomery & Chazdon 2002) ou maneiras complementares na determinação da colonização e composição de clareiras (Dalling *et al.* 1998a, Hubbell *et al.* 1999). Não que as atuais tendências venham a desmentir aquilo que já havia sido encontrado, mas sim acrescentam novas problemáticas e caminhos alternativos da regeneração florestal (Dalling *et al.* 2002, Brokaw & Busing 2000).

O processo que envolve a regeneração de clareiras é complexo e controlado por diferentes variáveis (Brokaw 1985b). Conforme visto ao longo do item anterior vários são os componentes da estrutura de clareiras que mantêm uma relação direta com o processo de regeneração das mesmas. Fatores como a área e os tipos de queda envolvidos, por exemplo, podem influenciar tanto a velocidade quanto os rumos do processo de regeneração. Neste item da revisão outros aspectos relacionados à regeneração em clareiras são apresentados, como os diferentes caminhos seguidos pela regeneração e as etapas de desenvolvimento e fechamento de uma clareira. Também são exploradas questões relacionadas à ocupação de clareiras pelos diferentes grupos ecológicos de espécies e os fatores que determinam o sucesso de colonização de clareiras por espécies vegetais. Apesar de não estar relacionada diretamente ao processo de regeneração, a periodicidade de abertura de clareiras é um importante componente no regime de distúrbio em florestas tropicais e possui considerável influência sobre o sucesso de colonização de clareiras. Por tais razões, este subitem da revisão é apresentado junto aos aspectos da regeneração de clareiras.

Periodicidade – Em FPTs é comum haver um pico de frequência na formação de clareiras, relacionado a algum

período do ano ou à ocorrência de algum fenômeno natural. Em La Selva, Costa Rica, assim como em Barro Colorado Island (BCI), Panamá, o pico de formação de novas clareiras coincide com a época mais úmida (Brokaw 1982b, Brandani *et al.* 1988). Resultado semelhante foi encontrado em Los Tuxtlas, México (Sarukhán 1978, Núñez-Fárfan & Dirzo 1988). Na Floresta de Nelliampathy, Índia, onde o clima é tipicamente de monções, a relação entre queda de árvores e época chuvosa é marcante, de modo que 82% das clareiras observadas foram abertas nesse período (Chandrashekara & Ramakrishnam 1994). Fenômenos naturais, como tempestades ou terremotos, também ocasionam a formação de picos de queda de árvores. Uhl *et al.* (1988), na Amazônia Peruana, verificaram que tempestades ocasionais aumentam o número de quedas de árvores maiores. Terremotos podem causar vários deslizamentos de terra e, conseqüentemente, a abertura de enormes clareiras (Garwood *et al.* 1979). O mesmo ocorre em florestas dentro da rota de ciclones ou furacões (Van Der Meer *et al.* 1995).

O período no qual a clareira é aberta está ligado ao estabelecimento de plântulas, pois ele determina qual será a composição do banco de sementes e plântulas disponível para a colonização da clareira (Bazzaz 1983, Dalling *et al.* 1997, 2002). Isso porque a grande maioria das espécies tropicais florestais não produz sementes continuamente ao longo do ano (Garwood 1983, Van Schaik *et al.* 1993). As sementes que chegam antes ou logo após a formação da clareira têm maiores chances de germinação e estabelecimento se comparadas àquelas envoltas pela serapilheira ou sob o solo (Denslow & Hartshorn 1994). Brokaw (1985b) levantou outras importantes questões relacionadas à periodicidade de ocorrência de clareiras. Elas poderiam estar atuando como fatores de seleção no “timing” de dispersão e germinação de sementes, principalmente daquelas que dependem de luz para se estabelecer.

Espécies de FPTs possuem certos mecanismos que permitem que seus descendentes colonizem uma clareira quando esta se abre (Hartshorn 1978). Tais mecanismos são, no nível individual: a dormência de sementes, a tolerância de plântulas a ambientes sombreados, a produção contínua de frutos/sementes e o tamanho (reserva nutritiva) da semente (Dalling *et al.* 1997, Dalling & Hubbell 2002, Paz & Martínez-Ramos 2003). Algumas sementes da FPT possuem dormência, fato comum entre espécies tipicamente pioneiras (Hartshorn 1978, Vázquez-Yanes & Orozco-Segovia 1993). Exemplos de sementes tropicais que permanecem dormentes no solo à espera de um aporte de luz solar são: *Cecropia obtusifolia*

Bertol. (México - Vázquez-Yanes & Smith 1982), *Cecropia sciadophylla* Mart. e *C. obtusa* Trécul (Suriname - Holthuijzen & Boerboom 1982), *Trema orientalis* (L.) Blume (Gana - Hall & Swaine 1980) e *T. micrantha* (L.) Blume (Panamá - Dalling *et al.* 1997).

Contudo, a maioria das espécies de FPTs possui germinação ‘instantânea’ ou atrasada por curtos períodos (Garwood 1983, Vázquez-Yanes & Orozco-Segovia 1993), fato que diminuiria a riqueza do banco de sementes. Ao mesmo tempo, as atividades de patógenos em solos florestais aumentam em muito a mortalidade de sementes (Dalling *et al.* 1998b). Nesses casos, a colonização de clareiras via chuva contínua de sementes, comum entre espécies pioneiras (Swaine & Whitmore 1988), e via banco de plântulas, parecem ser as estratégias mais eficientes (Brokaw 1986).

Fontes de regeneração – Os caminhos a serem seguidos pela regeneração de uma clareira, bem como sua duração, são determinados pelas características do distúrbio e da vegetação pré-existente (White 1979, Denslow 1980, Dalling *et al.* 1998a). A severidade e o tamanho do evento são as principais características do distúrbio que influenciam sua regeneração (Runkle 1985). Apesar da variedade de situações possíveis, clareiras têm, basicamente, três caminhos ou fontes de regeneração. Estas fontes não são mutuamente exclusivas e, normalmente, ocorrem simultaneamente. São elas: (1) regeneração via sementes; (2) regeneração via plântulas ou jovens pré-estabelecidos; e (3) regeneração por meio da rebrota de indivíduos sobreviventes ou daqueles no dossel adjacente (Brokaw 1985a, Hubbell & Foster 1986).

A primeira fonte de regeneração ocorre de duas maneiras: através da germinação de indivíduos do banco de sementes do solo, como resposta às novas condições ambientais (Brokaw 1986, Denslow 1987, Chandrashekara & Ramakrishnan 1993), e através da chuva de sementes, dispersas por vento ou animais até o local recém aberto (Whitmore 1978, Martínez-Ramos & Alvarez-Buylla 1986).

A dormência de sementes, comum entre espécies pioneiras, é uma estratégia que permite que sementes permaneçam viáveis no solo à espera de uma clareira (Hartshorn 1978, Dalling *et al.* 1997). Porém, segundo Garwood (1983) e Vázquez-Yanes & Orozco-Segovia (1993) a dormência de sementes não é comum em FPTs e a viabilidade delas no solo seria relativamente pequena (até quatro semanas). Por outro lado, a frequência de clareiras pequenas, que não proporciona contraste ambiental suficiente (Sanford Junior *et al.* 1986, Jans *et al.* 1993), faz com que a regeneração em clareiras via

banco de sementes seja menos intensa (Young *et al.* 1987, Murray 1988, Loiselle *et al.* 1996, ver também Lawton & Putz 1988). O banco de sementes possuiria, assim, maior importância durante a sucessão inicial de FPTs (Hall & Swaine 1980, Putz 1983, Young *et al.* 1987), como em áreas desmatadas ou queimadas.

Em FPTs, existe grande variação na chuva de sementes, tanto em composição quanto em quantidade. A dispersão total em clareiras é obviamente menor quando comparada ao restante da floresta, exatamente pela área proporcionalmente reduzida ocupada por clareiras. Porém, pode haver similaridade florística da chuva de sementes entre clareiras, sugerindo dispersão não-aleatória neste tipo de habitat. Augspurger & Franson (1988) e Loiselle *et al.* (1996) constataram que a dispersão de sementes por vento é maior em clareiras do que no restante da floresta [ver também Dalling *et al.* (2002)]. Este padrão foi mais evidente entre lianas, que tinham maior frequência e fecundidade próximo a clareiras (Augspurger & Franson 1988). Porém, tal padrão de dispersão pode não ser o mesmo se considerarmos sementes não dispersas por vento.

A segunda fonte de regeneração de clareiras decorre das plântulas e/ou jovens pré-estabelecidos que sobreviveram à queda da árvore. Estes indivíduos pertencem a espécies que normalmente não apresentam qualquer dormência (Garwood 1983, Brokaw 1986) e, após sua germinação, são capazes de permanecer sob o dossel, onde apresentam baixo, se algum, crescimento vegetativo (Augspurger 1984). Caso sobrevivam à queda de uma árvore, receberão maior quantidade de luz o que permitirá maior desenvolvimento. Este tipo de regeneração é particularmente comum em clareiras ou em zonas de clareiras nas quais o estrago dos estratos inferiores é pequeno, assim como em tipos de queda menos severos.

A regeneração de clareiras via rebrota se dá através do preenchimento parcial ou total do espaço no dossel por galhos do dossel circundante (Bazzaz 1983, Runkle 1985) ou através de ramos novos produzidos pelas árvores quebradas. Nesses casos, como geralmente não há perda nos sistemas radiculares (Negrelle 1995), os indivíduos que sofreram danos durante o evento poderão rebrotar intensamente. Clark (1990), baseando-se nos dados de Hubbell & Foster (1986), estimou que a perda em área via rebrota esteja em torno de 30% ou mais; mesmo assim não foram encontrados trabalhos que a tenham quantificado diretamente ao longo do tempo. A importância da perda de área por esta via de regeneração, entretanto, varia de acordo com o tamanho da clareira aberta (Runkle 1985, Howe 1990). Clareiras pequenas

podem ser inteiramente fechadas pela rebrota de indivíduos de dossel (Brokaw 1985b), interrompendo quase totalmente a entrada de luz proporcionada pela abertura. Segundo Howe (1990), para se determinar os efeitos da rebrota de dossel sobre a colonização é necessário estabelecer, primeiramente, as influências da rebrota sobre o microclima da clareira.

Concomitantemente, poderá haver produção de novos ramos junto ao solo, através de raízes gemíferas (raízes capazes de formar gemas caulinares) ou através de rebrota das árvores quebradas ou desenraizadas (Van Der Meer *et al.* 1995). Estes indivíduos poderão ter vantagem competitiva sobre árvores menores, caso seu sistema radicular avantajado não seja atingido, o que permite um desenvolvimento mais rápido que o das demais plantas (Putz & Brokaw 1989). Porém, é necessário que a espécie possua esta habilidade específica. No Panamá, alguns indivíduos que têm seus troncos quebrados chegam a produzir novos galhos, mas estes não perduram e a planta morre (Putz & Brokaw 1989). Na Floresta Atlântica Brasileira, Negrelle (1995) constatou que a rebrota em árvores desenraizadas é comum entre 15% das espécies [*e.g.*, *Tapirira guianensis* Aubl. e *Ocotea aciphylla* (Nees) Mez] e mostrou que os ramos produzidos podem ser eficientes no fechamento de pequenas clareiras. A grande habilidade de rebrota de algumas espécies pode fazer com que a clareira seja fechada pela própria árvore caída (Putz & Brokaw 1989, Negrelle 1995).

Entre todas as fontes de regeneração, aquela através de plântulas e jovens pré-estabelecidos talvez seja a mais comum em FPTs (Brokaw 1986, Denslow & Hartshorn 1994). Estima-se que grande parte dos indivíduos tolerantes à sombra sobreviva após a formação da clareira (Uhl *et al.* 1988, Fraver *et al.* 1998, Carvalho *et al.* 2000, Martins & Rodrigues 2002). Alguns fatores, como a sincronia entre dispersão e abertura da clareira, distância entre a árvore matriz e a clareira, e também a área da mesma, fazem com que a estratégia de colonização mais eficiente seja germinar sob o dossel e esperar pelo maior aporte luminoso (Garwood 1983, Loiselle *et al.* 1996, Whitmore 1989). Clareiras seriam, portanto, colonizadas em grande parte por indivíduos que germinaram em condições independentes do tamanho da clareira e de suas características. Apesar de existirem evidências de que esta linha de raciocínio está correta (Hubbell *et al.* 1999), estudos específicos que envolvam tanto a dispersão de sementes quanto as exigências de estabelecimento (Dalling *et al.* 1998a), devem ser realizados com o maior número de espécies possível.

da clareira, um estrato herbáceo composto por ervas e por plântulas de espécies arbóreas, além dos indivíduos sobreviventes. A duração estimada para esta fase, em florestas tropicais, é de quatro a seis anos (Fraver *et al.* 1998).

Fase construção ou edificação – Já apresenta alguns indivíduos regenerantes atingindo estratos mais altos e os destroços da queda em estado mais avançado de decomposição. O recrutamento ainda existe e seria predominantemente de espécies não-pioneiras (Brokaw 1985a). Há maior mortalidade entre as espécies de ciclo de vida mais curto, seja pela idade seja por dificuldades em competir (Brokaw 1987). O contraste microclimático gerado pela abertura do dossel é menor, principalmente junto ao solo (Smith *et al.* 1992, Denslow *et al.* 1998). A duração da fase construção, portanto, dependerá do crescimento e longevidade dos indivíduos pioneiros (Hubbell & Foster 1986).

Fase madura – A última fase possui pouco contraste ambiental com a vegetação adjacente, sendo a fase mais difícil de reconhecer em campo. É a mais estável das fases, e corresponde ao final da substituição florística das espécies e de seu crescimento. O dossel já apresenta certa continuidade e a estratificação vertical torna-se mais visível. Os regenerantes estão no dossel ou próximos dele, e apresentam incremento diamétrico e expansão lateral da copa predominando sobre o crescimento em altura (Hubbell & Foster 1986). À altura do estrato herbáceo, a clareira já possui comportamento microclimático semelhante ao dos trechos mais antigos da floresta (Dirzo *et al.* 1992).

Grupos ecológicos – Em FPTs, muitas denominações têm sido usadas para classificar e agrupar espécies quanto às suas exigências de colonização (ver tabela 1 em Swaine & Whitmore 1988). Essa separação em guildas ou grupos ecológicos tem o intuito de facilitar a comunicação entre pesquisadores e permitir generalizações. Tais denominações têm se baseado nas características de germinação e estabelecimento das espécies, porte, expectativa de vida, síndromes de dispersão, características da madeira e outras (Hubbell & Foster 1986, Whitmore 1989). Três das principais classificações existentes para espécies de árvores e arbustos são apresentadas a seguir. Apesar de não ser apresentada em detalhes nesta revisão, vale citar a divisão em grupos funcionais proposta por Denslow (1996), que difere nos critérios de divisão e que inclui formas de vida além de árvores e arbustos.

A partir de estratégias reprodutivas de árvores de florestas tropicais chuvosas, Denslow (1980) separou três grupos principais de colonização. No primeiro grupo,

‘especialistas de grandes clareiras’, as espécies são raras e estão associadas às clareiras grandes. Possuem rápido crescimento em altura e baixa densidade de madeira, a qual apresenta coloração clara (Martínez-Ramos & Alvarez-Buylla 1986). Suas espécies possuem longevidade e estatura relativamente pequenas, além da alocação de recursos à reprodução ainda em estaturas pequenas. Suas espécies demandam luz nos estágios iniciais de vida e, normalmente, possuem sementes pequenas, produzidas anualmente em grande quantidade (Whitmore 1978, Denslow 1996). Dentro deste grupo estão enquadradas algumas espécies emergentes e de dossel, apesar da estatura e da idade em que atingem a maturidade (Denslow 1980).

Dentro do grupo ‘especialistas de pequenas clareiras’, as espécies freqüentemente possuem sementes grandes (reserva nutricional) com dispersão limitada. Possuem maior longevidade, crescimento relativamente lento e não dependem de clareiras para a germinação de suas sementes (Martínez-Ramos & Alvarez-Buylla 1986). Apesar de apresentarem dormência breve ou nenhuma para germinar, suas plântulas podem ficar à sombra por anos, dormentes ou com crescimento mínimo (Hartshorn 1978). Sua madeira é de alta densidade e de coloração predominantemente escura (Whitmore 1978). Sobre as espécies deste grupo, há pouca informação quanto às suas exigências para germinar ou atingir a maturidade. Normalmente suas espécies possuem pequena estatura e baixa velocidade de crescimento. Suas sementes são geralmente pequenas e dispersas por animais, e usualmente são produzidas por períodos mais prolongados (Denslow 1980).

Para Hubbell & Foster (1986) as espécies arbóreas seriam divididas de maneira mais correta, em pelo menos três guildas de colonização. Tal divisão também se baseia na história de vida das espécies e suas exigências durante seu ciclo de vida. Porém, dentro desta proposta existem três grupos prioritários: (1) a guilda primária ou madura; (2) a guilda das pioneiras iniciais; e (3) a guilda das secundárias tardias. O grupo das secundárias tardias, proposto por Hubbell & Foster (1986), seria um subgrupo das ‘especialistas de grandes clareiras’ (*sensu* Denslow 1980) cuja distinção das espécies não-pioneiras é menos clara (Brokaw 1985a). Os caracteres principais para esta diferenciação seriam a estatura do indivíduo, sua esperança de vida, e a dormência e dispersão de sementes. Esse conjunto de caracteres é comum entre as espécies emergentes de dossel (Hubbell & Foster 1986). Entretanto, para Whitmore (1989), esta separação seria desnecessária visto que um estudo mais detalhado da auto-ecologia da espécie certamente permitiria

encaixá-la em um dos dois grupos maiores de espécies (pioneiras e não-pioneiras).

Em uma classificação alternativa, Swaine & Whitmore (1988) propuseram que as espécies devem ser subdivididas, quanto à sua auto-ecologia, somente em dois grupos: o grupo clímax (não-pioneiro) que compreende as espécies que podem germinar e se estabelecer à sombra; e o grupo pioneiro cujas espécies só germinam em grandes clareiras e áreas abertas. Esses autores não acreditam na existência das espécies chamadas 'secundárias tardias'. Esta separação representaria uma divisão natural em grupos de diferente importância ecológica, evitando excessiva subdivisão. Entretanto, Whitmore (1996) reconheceu que a classificação proposta por Swaine & Whitmore (1988) é necessária, porém insuficiente para descrever a variedade de estratégias existentes na natureza. Esta constatação do autor veio após a realização de estudos (e.g., Alvarez-Buylla & Martínez-Ramos 1992) que comprovaram a divisão de espécies baseada apenas em germinação e estabelecimento fornece informações pouco conclusivas.

Apesar de não contribuírem diretamente para o fechamento do dossel, espécies herbáceas também são importantes colonizadoras de clareiras (Chandrashekara & Ramakrishnan 1994, Denslow 1996, Mulkey & Wright 1996). Por esse motivo, vale destacar algumas características desta forma de vida, que geralmente não é incluída dentro das classificações formais de grupos ecológicos, mas possui considerável influência sobre a regeneração das demais formas de vida. Assim como as espécies lenhosas, as ervas respondem ao tamanho da clareira e aos destroços das árvores caídas, e sua germinação e crescimento podem ser influenciados pela temperatura e pela umidade (Collins *et al.* 1985, Horvitz & Schemske 1994). Seu ciclo de vida possui alta dependência do estrato dominante (dossel), de modo que algumas espécies florestais herbáceas dependem de clareiras para manter suas populações (Horvitz & Schemske 1994). Por tais razões e pela habilidade de reproduzir-se vegetativamente por clones, muitas ervas florestais formam manchas densas que permanecem por longos períodos indicando a presença pretérita de distúrbios (George & Bazzaz 1999). Isto porque, ao contrário do que se pode pensar, a longevidade de ervas ou moitas é alta, podendo chegar a décadas (Mulkey & Wright 1996).

O estrato herbáceo e seus componentes representam uma das primeiras barreiras potenciais para a regeneração de espécies arbóreas, tanto dentro como fora de clareiras, conforme postulado por George & Bazzaz (1999). Esses

autores perceberam que as influências de espécies de samambaias sobre as características do solo (e.g., luminosidade e densidade de serapilheira) reduzem a emergência e estabelecimento de espécies arbóreas em florestas temperadas nos EUA. Como algumas espécies aumentam suas taxas de crescimento em clareiras (Collins *et al.* 1985, Chandrashekara & Ramakrishnan 1994), a cobertura intensa por ervas certamente influenciará a regeneração da clareira.

Apesar da importância e da utilidade das classificações em grupos sucessionais, algumas restrições deste tipo de abordagem devem ser consideradas. As subdivisões dos grupos ecológicos são arbitrárias dentro de um contínuo de caracteres, formando grupos sem limites bem definidos (Denslow 1980, Swaine & Whitmore 1988). Mesmo a espécie mais tolerante à sombra é beneficiada pelas clareiras e, por vezes, necessita delas (Howe 1990). Por isso, a existência de diversas histórias de vida das espécies de FPTs extrapola o número de classes propostas em quaisquer classificações [e.g., *Alseis blackiana* Hemsl. em Dalling *et al.* (2001)] que desconsiderem estratégias de regeneração independentes de clareiras (Lieberman *et al.* 1989). A plasticidade fenotípica intra-específica, que possui alta significância para a manutenção de populações (Martínez-Ramos *et al.* 1989), também não é considerada. Por estes motivos, deve-se estar atento para que as classificações não se tornem meras simplificações da diversidade funcional da FPT, que desconsiderem a importância ecológica e evolucionária das histórias de vida de cada espécie (Martínez-Ramos *et al.* 1989).

Sucesso de colonização – Apenas o estabelecimento em determinado sítio não assegura a chegada de um indivíduo à idade madura. Por isso, o sucesso na colonização de clareiras deve ser analisado com base no desempenho do indivíduo em se estabelecer, crescer e se reproduzir de maneira diferenciada (Martínez-Ramos *et al.* 1989). Mais uma vez, trata-se de um assunto que não deve ser analisado sob a dicotomia clareira e 'não clareira' (Popma & Bongers 1988, Montgomery & Chazdon 2002). Isso porque espécies de plantas não respondem a essa dicotomia, mas sim a um espectro de variações ambientais que vai muito além de dois habitats opostos em sua disponibilidade por luz (Brokaw 1987, Lieberman *et al.* 1989, Smith *et al.* 1992, Brown 1993, Carvalho *et al.* 2000, Lima & Moura 2006). Mesmo assim, a clareira pode ser usada como exemplo para simplificar a exposição dos aspectos relacionados ao sucesso de colonização na floresta.

O sucesso da colonização em clareiras está relacionado, segundo Hartshorn (1980), aos seguintes

fatores: (1) período de abertura da clareira; (2) proximidade entre a fonte de propágulos e a clareira; (3) diferenças nas condições do substrato; (4) tamanho da clareira; e (5) relações planta-herbívoro. O número de espécies e a abundância dos propágulos variam ao longo dos anos (Young *et al.* 1987) e nos diferentes pontos da floresta (Augspurger & Franson 1988). Assim, o período de abertura pode excluir muitos indivíduos (sementes e plântulas) da corrida para colonizar uma clareira (Garwood 1983, Dalling *et al.* 1998a). Isso porque os indivíduos que chegam nos primeiros anos após a abertura têm maior chance de obter sucesso na colonização da clareira (Denslow & Hartshorn 1994).

A proximidade entre uma árvore em frutificação e a clareira recém aberta, além do mecanismo de dispersão dos propágulos, é importante para o sucesso da colonização (Brokaw 1986, Dalling *et al.* 1998b). Em muitos casos, a clareira mais próxima pode estar além da distância máxima de dispersão de um indivíduo (Augspurger 1983). Apesar de propágulos dispersos por vento normalmente possuem maior eficiência de dispersão (Dalling *et al.* 1997), grande parte das espécies de FPTs são zoocóricas. A variação existente na dispersão de sementes em FPTs, portanto, está relacionada aos padrões de atividade dos dispersores (Loiselle *et al.* 1996). A dispersão de sementes por animais é influenciada pelo comportamento de cada dispersor em relação a áreas abertas e pelas características do animal ao manusear e dispersar propágulos (Levey 1985, Murray 1988).

Como as modificações climáticas da abertura no dossel variam, principalmente, com o tamanho da clareira, espécies com diferentes exigências microclimáticas apresentam respostas fisiológicas diferenciadas em clareiras grandes e pequenas (Denslow & Guzman 2000, Pearson *et al.* 2003). Em alguns casos, quando o 'stress' climático é intenso, espécies típicas de ambiente sombreado podem ter seu desenvolvimento prejudicado (Newell *et al.* 1993). Para espécies exigentes em luz, ao contrário, uma clareira grande possibilita a germinação e rápido crescimento de seus indivíduos. Simulando as distâncias de dispersão, Hubbell & Foster (1986) calcularam a distância entre um ponto qualquer na floresta e clareiras de diferentes tamanhos. O resultado foi que para encontrar o mesmo número de clareiras de 25 e 100 m² partindo de um mesmo ponto, a distância média para o maior tamanho foi três vezes maior. Portanto, como o número de grandes clareiras é reduzido, há menos oportunidade de regeneração para espécies pioneiras, que devem dispersar suas sementes por distâncias bem maiores que espécies tolerantes ao sombreado (Murray 1986, Brokaw & Scheiner 1989).

As relações planta-herbívoro também atuam sobre o sucesso de colonização de plantas (Brokaw 1986). Tal relação se expressa em diferentes intensidades e conseqüências dependendo do estágio de vida da planta. A predação da semente é sempre fatal, mas a predação de um único cotilédono, por exemplo, pode não ser. Em outro contexto, a quantidade de energia despendida na defesa contra herbívoros, normalmente, varia de acordo com a história de vida da espécie (Coley 1983), de modo que espécies de início de sucessão são mais palatáveis aos herbívoros (Peñaloza & Farji-Brener 2003). Como a herbivoria é maior em folhas jovens e em espécies de início de sucessão, a atuação de herbívoros em clareiras provavelmente também é maior (Denslow & Hartshorn 1994, Dalling & Hubbell 2002, Peñaloza & Farji-Brener 2003). Além disso, temperaturas e intensidades luminosas em clareiras, sendo maiores, podem gerar maior taxa de herbivoria na medida em que favorecem o desenvolvimento de herbívoros (Harrison 1987), principalmente invertebrados.

Há evidências de que indivíduos de uma mesma espécie possuam maior capacidade de produzir compostos secundários de defesa em ambientes abertos do que à sombra (Coley 1993). Essa capacidade seria proporcional ao tamanho da clareira (Shure & Wilson 1993 *apud* Coley 1993). Apesar de representar um fator importante na determinação do desempenho dos indivíduos, poucos estudos abordando herbivoria em clareiras foram encontrados [*e.g.*, Pearson *et al.* (2003)]. Em um trabalho realizado em clareiras artificiais, o ataque de herbívoros ao meristema de certas espécies levou seus indivíduos a taxas negativas de crescimento ou à morte (Dalling & Hubbell 2002).

Lacunas de conhecimento na pesquisa em clareiras

Apesar de mais de três décadas de estudo e do grande número de trabalhos envolvendo a estrutura e regeneração de clareiras², a pesquisa científica no tema está longe de preencher as lacunas de conhecimento existentes. Se considerarmos a importância do tema para o entendimento da manutenção e dinâmica de florestas tropicais, estudos direcionados para suprir algumas dessas lacunas deveriam ser encorajados. Entretanto, após o grande número de trabalhos publicados (principalmente na década de 80),

2. Mais de 170 trabalhos foram encontrados em busca realizada na base de dados Web of Science contendo no título as palavras "canopy gap(s)" ou "treefall(s)", entre os períodos de 1945 e 2005.

poucos trabalhos recentes foram desenvolvidos com a finalidade de estudar tais lacunas de maneira mais completa e não-repetitiva. Talvez, esse desinteresse atual no estudo de clareiras esteja relacionado à dificuldade metodológica ao estudar tamanha complexidade dos componentes da estrutura e regeneração de clareiras, e de suas inter-relações. Ou talvez estejamos vivenciando uma fase de transição entre paradigmas de regeneração florestal, de maneira que novos conceitos e teorias [e.g., Hubbell *et al.* (1999), Brokaw & Busing (2000), Dalling *et al.* (2002)] estão sendo incorporados para fundamentar futuros projetos de pesquisa. Mesmo assim, as principais lacunas de conhecimento percebidas ao longo desta revisão são apontadas abaixo.

Em relação à estrutura de clareiras, não foram encontrados estudos que avaliem e quantifiquem a relação entre microclima da clareira e seus fatores determinantes (clima regional, posição topográfica da clareira e características da vegetação adjacente à clareira). Também não existe uma definição clara de qual é a influência do tipo de queda sobre seu microclima interno, se é que ela existe. Ainda em relação aos diferentes tipos de queda, faltam informações que permitam prever tendências no tipo de queda preferencial baseado em características das espécies (e.g., porte médio, arquitetura de copa, características da madeira), e que permitam avaliar como as condições ambientais (e.g., propriedades do solo, chuva e ventos) influenciam a queda de árvores. Estudos que enfocassem simultaneamente a influência de diferentes componentes da estrutura de clareiras (área, geometria, zoneamento interno e tipo, número e porte das quedas envolvidas) sobre a colonização de espécies de plantas seriam especialmente importantes.

Quanto à regeneração de clareiras, a grande maioria das informações é meramente descritiva e conceitual. Faltam dados conclusivos sobre a contribuição relativa de cada via de regeneração (regeneração via sementes, via indivíduos pré-estabelecidos e via rebrota) no processo de fechamento de clareiras e sobre a influência da dominância de diferentes tipos de plantas (e.g., lianas e bambus) na evolução da clareira. Também é importante estabelecer qual é a duração média em anos das diferentes fases sucessionais de clareiras e qual é a percentagem de clareiras que sofre reativação do processo de regeneração em consequência de novas quedas. Além desses aspectos, é necessário um maior volume de informação e uma compilação sobre as informações existentes a respeito da influência de clareiras sobre populações de plantas (germinação, crescimento, reprodução, herbivoria). Novos estudos,

por exemplo, poderiam ser direcionados para entender o comportamento das espécies em diferentes zonas de clareiras. Por fim, há carência de informações ecofisiológicas que permitam uma divisão confiável de muitas populações florestais nos diferentes grupos ecológicos. Ainda existe divergência entre autores na classificação ecológica de muitas espécies florestais e a maioria das divisões propostas até hoje está baseada principalmente no conhecimento empírico dos autores.

Por um outro lado, grande parte dos estudos disponíveis na literatura caracteriza-se pela curta duração, o que dificulta a compreensão dos processos envolvidos na regeneração de clareiras a longo prazo. Nesse contexto, os projetos de pesquisa com média ou longa duração que estão em andamento no Brasil e no mundo, certamente trarão um entendimento mais completo destes processos e, conseqüentemente, da dinâmica de florestas pluviais tropicais. Também não se deve pressupor que as diferentes florestas pluviais tropicais estejam submetidas a um mesmo modelo de regeneração. É preciso adaptar os modelos de regeneração e dinâmica de clareiras existentes para cada formação florestal (e.g., florestas ombrófilas e estacionais, floresta densas e abertas) e quantificar a influência da abertura de clareiras em cada uma delas.

No Brasil, a pesquisa científica envolvendo clareiras é escassa e pontual. Não se pode dizer ainda, se as florestas brasileiras possuem mecanismos de regeneração de clareiras semelhantes àqueles das florestas do Panamá, Costa Rica, México ou Equador. Sobre a ecologia de populações de plantas e suas relações com os processos de abertura e fechamento de clareiras, sabemos ainda menos no Brasil. Entre os trabalhos envolvendo aspectos relacionados à estrutura e regeneração em clareiras realizados em nosso país, pode-se citar Almeida (1989), Negrelle (1995), Tabarelli & Mantovani (1999, 2000), Oliveira Filho *et al.* (1998), Carvalho *et al.* (2000), Martins & Rodrigues (2002), Martins *et al.* (2004) e Lima & Moura (2006). Considerando o pequeno número de trabalhos produzidos e o grau de ameaça ao qual nossas florestas estão submetidas, mais trabalhos devem ser estimulados no Brasil visando fornecer bases mais sólidas aos programas de conservação e de recuperação de áreas florestais degradadas.

Além das lacunas de conhecimento, algumas questões metodológicas trazem outras limitações ao estudo de clareiras. A diversidade de métodos utilizados (e.g., delimitação de clareira, cálculo de sua área e delimitação de zonas internas) dificulta a comparação entre as diferentes florestas do mundo. Outra dificuldade é a falta de consenso sobre quais são as variáveis de

estrutura de clareiras que devem ser consideradas. Variáveis de luz, cobertura e características do solo, vegetação do entorno, posição topográfica e até a própria área da clareira, são algumas das variáveis que estão presentes em alguns trabalhos e não em outros. Visto a importância dos inúmeros componentes da estrutura de clareiras, novos estudos devem considerar tais componentes em seus planejamentos experimentais, especialmente em estudos que envolvam a colonização e regeneração em clareiras. Apesar da existência de um documento que propõe uma padronização de uso dos métodos mais apropriados e de escolha de variáveis para a pesquisa com clareiras (Runkle 1992), tal proposta ainda não foi totalmente incorporada pela comunidade científica. Possivelmente, este documento não teve a divulgação ou circulação necessária. Mesmo assim, é imprescindível que se adotem padronizações metodológicas que orientem pesquisas futuras e promovam a discussão, a comparação e a replicação de trabalhos.

Conclusão

Apesar dos atuais questionamentos sobre seu papel na manutenção da riqueza e diversidade de espécies em florestas tropicais, a abertura de clareiras é uma fonte de distúrbio que possui incontestável influência sobre espécies de plantas e sobre a manutenção da estrutura florestal. Além disso, por ser um fenômeno comum a todas as florestas, essa influência pode ser estendida para diferentes florestas do planeta, sejam elas tropicais, subtropicais ou temperadas. Como exposto, a estrutura de clareiras e as inter-relações de seus componentes promovem grande heterogeneidade ambiental que de certa forma controla a distribuição espacial e alguns componentes da ecologia de muitas populações de espécies florestais, como o crescimento e a reprodução. Assim, a existência de ambientes diferenciados na floresta deve permear os objetivos e desenhos experimentais de estudos que pretendam entender a dinâmica de populações de espécies florestais. Da mesma maneira, estudos sobre composição florística e regeneração de clareiras devem considerar e, se possível avaliar, as particularidades e contribuições dos principais componentes da estrutura de clareiras.

Após anos de pesquisa, o entendimento da estrutura e regeneração de clareiras encontra-se em fase de refinamento teórico. Apesar das inúmeras lacunas de conhecimento, fato comum aos diversos ramos da pesquisa em ecologia, já existe uma base sólida de fatos e conceitos e a maior parte das lacunas refere-se a

questões de caráter específico. Fazendo uma analogia à própria evolução de uma clareira, pode-se dizer que a pesquisa sobre a estrutura e regeneração de clareiras encontra-se em fase de construção. Após passar pela fase de maior incremento de informações e instabilidade de conhecimentos, a pesquisa no tema desenvolveu-se e visões 'pioneiras' foram substituídas em um longo processo de estabelecimento conceitual. Pequenos ajustes aos conceitos estabelecidos estão sendo feitos, apesar da calma científica que a pesquisa no tema experimenta atualmente. Certamente, o mais importante resultado desse processo será a aplicação prática dos conhecimentos adquiridos; existem poucas iniciativas que procuraram estabelecer de maneira aplicada uma ponte técnica entre a pesquisa em regeneração de clareiras e programas de manejo, restauração ou conservação florestal [e.g., Hartshorn (1989)]. O sucesso desses programas será um importante passo no sentido de esclarecer se o modelo de regeneração florestal via clareiras é ou não adequado para explicar a complexa dinâmica de florestas pluviais tropicais.

Agradecimentos – Aos pesquisadores Marcos Antonio de Assis, Leila Cunha de Moura, Sérgio Gandolfi e Adriana Maria Z. Martini pelo incentivo em publicar esta revisão e por sugestões em versões prévias da mesma.

Referências bibliográficas

- ALMEIDA, S.S. 1989. Clareiras naturais na Amazônia Central: abundância, distribuição, estrutura e aspectos da colonização vegetal. Dissertação de mestrado, Inpa/Ufam, Manaus.
- ALVAREZ-BUYLLA, E.R. & MARTÍNEZ-RAMOS, M. 1992. Demography and allometry of *Cecropia obtusifolia*, a neotropical pioneer tree - an evaluation of the climax-pioneer paradigm for tropical rain forest. *Journal of Ecology* 80:275-290.
- ARMELIN, R.S. & MANTOVANI, W. 2001. Definição de clareira natural e suas implicações no estudo da dinâmica sucessional das florestas. *Rodriguésia* 52:5-15.
- ARRIAGA, L. 1988. Gap dynamics of a tropical cloud forest in Northeastern Mexico. *Biotropica* 20:178-184.
- ASHTON, P.M.S. 1992a. The structure and dynamics of tropical rain forest in relation to tree species richness. *In* The Ecology and Silviculture of Mixed-Species Forests (M.J. Kelly, ed.). Kluwer Academic Publishers, Netherlands, p.53-64.
- ASHTON, P.M.S. 1992b. Some measures of the microclimate within a Sri Lanka tropical rain forest. *Agriculture and Forest Meteorology* 59:217-235.
- AUGSPURGER, C.K. 1983. Seed dispersal of the tropical tree, *Platipodium elegans*, and the escape of its seedlings from fungal pathogens. *Journal of Ecology* 71:759-771.

- AUGSPURGER, C.K. 1984. Light requirements of neotropical tree seedlings: a comparative study of growth and survival. *Journal of Ecology* 72:777-795.
- AUGSPURGER, C.K. & FRANSON, S.E. 1988. Input of wind-dispersed seeds into light-gaps and forest sites in a Neotropical forest. *Journal of Tropical Ecology* 4:239-252.
- BARTON, A.M., FETCHER, N. & REDHEAD, S. 1989. The relationship between treefall gap size and light flux in a Neotropical rain forest in Costa Rica. *Journal of Tropical Ecology* 5:437-439.
- BAZZAZ, F.A. 1983. Characteristics of populations in relation to disturbance in natural and man-modified ecosystems. *In* *Disturbance and Ecosystems: components of response* (H.A. Mooney & M. Godron, eds.). Springer-Verlag, Berlin, p.259-275.
- BECKER, P., RABENOLD, P.E., IDOL, J.R. & SMITH, A.P. 1988. Water potential gradients for gaps and slopes in a Panamanian tropical moist forest's dry season. *Journal of Tropical Ecology* 4:173-184.
- BRANDANI, A., HARTSHORN, G.S. & ORIANI, G.H. 1988. Internal heterogeneity of gaps and species richness in a Costa Rican wet forest. *Journal of Tropical Ecology* 4:99-119.
- BROKAW, N.V.L. 1982a. The definition of treefall gap and its effect on measures of forest dynamics. *Biotropica* 14:158-160.
- BROKAW, N.V.L. 1982b. Treefalls: frequency, timing and consequences. *In* *The ecology of a tropical forest: seasonal rhythms and long-term changes* (E.G. Leigh Jr., A.S. Rand & D.M. Windsor, eds.). Smithsonian Institution Press, Washington, p.101-108.
- BROKAW, N.V.L. 1985a. Treefalls, regrowth, and community structure in tropical forests. *In* *The ecology of natural disturbance and patch dynamics* (S.T.A. Pickett & P.S. White, eds.). Academic Press, San Diego, p.53-69.
- BROKAW, N.V.L. 1985b. Gap-phase regeneration in a tropical forest. *Ecology* 66:682-687.
- BROKAW, N.V.L. 1986. Seed dispersal, gap colonization, and the case of *Cecropia insignis*. *In* *Frugivores and seed dispersal* (A. Estrada & T.H. Fleming, eds.). Dr W. Junk Publishers, Dordrecht, p.323-331.
- BROKAW, N.V.L. 1987. Gap-phase regeneration of three pioneer tree species in a tropical forest. *Journal of Ecology* 75:9-19.
- BROKAW, N.V.L. & BUSING, R.T. 2000. Niche versus chance and tree diversity in forest gaps. *Trends in Ecology and Evolution* 15:183-188.
- BROKAW, N.V.L. & SCHEINER, S.M. 1989. Species composition in gaps and structure of a tropical forest. *Ecology* 70:538-541.
- BROWN, N. 1993. The implications of climate and gap microclimate for seedling growth conditions in a Bornean lowland forest. *Journal of Tropical Ecology* 9:153-168.
- CANHAM, C.D. 1988. An index for understory light levels in and around canopy gaps. *Ecology* 69:1634-1638.
- CANHAM, C.D., DENSLOW, J.S., PLATT, W.J., RUNKLE, J.R., SPIES, T.A. & WHITE, P.S. 1990. Light regimes beneath closed canopies and tree-fall gaps in temperate and tropical forests. *Canadian Journal of Forest Research* 20:620-631.
- CARVALHO, L.M.T., FONTES, M.A.L. & OLIVEIRA FILHO, A.T. 2000. Tree species distribution in canopy gaps and mature forest in an area of cloud forest of the Ibitipoca Range, south-eastern Brazil. *Plant Ecology* 149:9-22.
- CHANDRASHEKARA, U.M. & RAMAKRISHNAN, P.S. 1993. Germinable soil seed bank dynamics during the gap phase of a humid tropical forest in the Western Ghats of Kerala, India. *Journal of Tropical Ecology* 9:455-467.
- CHANDRASHEKARA, U.M. & RAMAKRISHNAN, P.S. 1994. Vegetation and gap dynamics of a tropical wet evergreen forest in the Western Ghats of Kerala, India. *Journal of Tropical Ecology* 10:337-354.
- CHAZDON, R.L. & FETCHER, N. 1984. Photosynthetic light environments in a lowland tropical rain forest in Costa Rica. *Journal of Ecology* 72:553-564.
- CLARK, D.B. 1990. The role of disturbance in the regeneration of neotropical moist forest. *In* *Reproductive ecology of tropical forest plants* (K.S. Bawa & M. Hadley, eds.). Unesco, Paris, p.291-315.
- COLEY, P.D. 1983. Herbivory and defensive characteristics of tree species in a lowland tropical forest. *Ecological Monographs* 53:209-233.
- COLEY, P.D. 1993. Gap size and plant defenses. *Trends in Ecology and Evolution* 8:1-2.
- COLLINS, B.S., DUNNE, K.P. & PICKETT, S.T.A. 1985. Responses of forest herbs to canopy gaps. *In* *The ecology of natural disturbance and patch dynamics* (S.T.A. Pickett & P.S. White, eds.). Academic Press, San Diego, p.217-234.
- DALLING, J.W. & HUBBELL, S.P. 2002. Seed size, growth rate and gap microsites conditions as determinants of recruitment success for pioneer species. *Journal of Ecology* 90:557-569.
- DALLING, J.W., SWAINE, M.D. & GARWOOD, N.C. 1997. Soil seed bank dynamics in seasonally moist lowland tropical forest, Panama. *Journal of Tropical Ecology* 13:659-680.
- DALLING, J.W., HUBBELL, S.P. & SILVERA, K. 1998a. Seed dispersal, seedling establishment and gap partitioning among tropical pioneer trees. *Journal of Ecology* 86:674-689.
- DALLING, J.W., SWAINE, M.D., GARWOOD, N.C. 1998b. Dispersal patterns and seed bank dynamics of pioneer trees in moist tropical forest. *Ecology* 79:564-578.
- DALLING, J.W., WINTER, K., NASON, J.D., HUBBELL, S.P., MURAWSKI, D.A. & HAMRICK, J.L. 2001. The unusual life history of *Alseis blackiana*: a shade-persistent pioneer tree? *Ecology* 82:933-945.

- DALLING, J.W., MULLER-LANDAU, H.C., WRIGHT, S.J., HUBBELL, S.P. 2002. Role of dispersal in the recruitment limitation of neotropical pioneer species. *Journal of Ecology* 90:714-27.
- DENSLOW, J.S. 1980. Gap partitioning among tropical rainforest trees. *Biotropica* 12:47-51.
- DENSLOW, J.S. 1987. Tropical rainforest gaps and tree species diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics* 18:431-451.
- DENSLOW, J.S. 1995. Disturbance and diversity in tropical rain forests: the density effect. *Ecological Application* 5:962-968.
- DENSLOW, J.S. 1996. Functional group diversity and responses to disturbance. *In Biodiversity and Ecosystem Processes in Tropical Forests* (G.H. Orians, R. Dirzo & J.H. Cushman, eds.). Springer-Verlag, Berlin, p.127-151.
- DENSLOW, J.S. & GUZMAN, G.S. 2000. Variation in stand structure, light and seedling abundance across a tropical moist forest chronosequence, Panama. *Journal of Vegetation Science* 11:201-212.
- DENSLOW, J.S. & HARTSHORN, G.S. 1994. Tree-fall Gap Environments and Forest Dynamics Processes. *In La Selva: Ecology and Natural History of a Neotropical Rain Forest* (L.A. Mcdade, K.S. Bawa, H.A. Hespeneide & G.S. Hartshorn, eds.). University of Chicago Press, Chicago, p.120-127.
- DENSLOW, J.S., ELLISON, A.M. & SANFORD, R.E. 1998. Treefall gap size effects on above- and below-ground processes in a tropical wet forest. *Journal of Ecology* 86:597-609.
- DEVOE, N.N. 1992. Regeneration from seed under a range of canopy conditions in tropical wet forest, Puerto Rico. *In The Ecology and Silviculture of Mixed-Species Forests* (M.J. Kelty, ed.). Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, p.81-100.
- DIRZO, R., HORVITZ, C.C., QUEVEDO, H. & LOPEZ, M.A. 1992. The effects of gap size and age on the understory herb community of a tropical Mexican rain forest. *Journal of Ecology* 80:809-822.
- EYSENRODE, D.S., BOGAERT, J., VAN HECKE, P. & IMPENS, I. 1998. Influence of tree-fall orientation on canopy gap shape in an Ecuadorian rain forest. *Journal of Tropical Ecology* 14:865-869.
- FRAVER, S., BROKAW, N.V.L. & SMITH, A.P. 1998. Delimiting the gap phase in the growth cycle of a Panamanian forest. *Journal of Tropical Ecology* 14:673-681.
- GARWOOD, N.C. 1983. Seed germination in a seasonal tropical rain forest in Panama: a community study. *Ecological Monographs* 53:159-181.
- GARWOOD, N.C., JANOS, D.P. & BROKAW, N. 1979. Earthquake-caused landslides: a major disturbance to tropical forests. *Science* 205:997-999.
- GEORGE, L.O. & BAZZAZ, F.A. 1999. The fern understory as an ecological filter: emergence and establishment of canopy-tree seedlings. *Ecology* 80:833-845.
- GREEN, P.T. 1996. Canopy gaps in rain forest on Christmas Island, Indian Ocean: size distribution and methods of measurement. *Journal of Tropical Ecology* 12:427-434.
- HALL, J.B. & SWAINE, M.D. 1980. Seed Stocks in Ghanaian forest soils. *Biotropica* 12:256-263.
- HARRISON, S. 1987. Treefall gaps versus forest understory as environments for a defoliating moth on a tropical forest shrub. *Oecologia* 72:65-68.
- HARTSHORN, G.S. 1978. Tree falls and tropical forest dynamics. *In Tropical trees as living systems* (P.B. Tomlinson & M.H. Zimmermann, eds.). Cambridge University Press, New York, p.617-637.
- HARTSHORN, G.S. 1980. Neotropical forest dynamics. *Biotropica* 12:23-30.
- HARTSHORN, G.S. 1989. Application of gap theory to tropical forest management: natural regeneration on strip clearcuts in the Peruvian Amazon. *Ecology* 70:567-569.
- HOLTHUIJZEN, A.M.A. & BOERBOOM, J.H.A. 1982. The *Cecropia* seedbank in the Surinam lowland rain forest. *Biotropica* 14:62-68.
- HORVITZ, C.C. & SCHEMSKE, D.W. 1994. Effects of dispersers, gaps, and predation on dormancy and seedling emergence in a tropical herb. *Ecology* 75:1949-1958.
- HOWE, H.F. 1990. Habitat implications of gap geometry in tropical forests. *Oikos* 59:141-144.
- HUBBELL, S.P. & FOSTER, R.B. 1986. Canopy gaps and the dynamics of a neotropical forest. *In Plant Ecology* (M.J. Crawley, ed.). Blackwell Scientific, Oxford, p.77-96.
- HUBBELL, S.P., FOSTER, R.B., O'BRIEN, S.T., HARMS, K.E., CONDIT, R. WECHSLER, B., WRIGHT, S.J. & DE LAO, S.L. 1999. Light-gap disturbances, recruitment limitation, and tree diversity in a neotropical forest. *Science* 283:554-557.
- JANS, L., POORTER, L., VAN ROMPAEY, R.S.A.R. & BONGERS, F. 1993. Gaps and forest zones in tropical moist forest in Ivory Coast. *Biotropica* 25:258-269.
- LAWTON, R.O. & PUTZ, F.E. 1988. Natural disturbance and gap-phase regeneration in a wind-exposed tropical cloud forest. *Ecology* 69:764-777.
- LEVEY, D.J. 1985. Bird and fruiting plant communities in treefall gaps and forest understory in Costa Rica. *Bulletin of the Ecological Society of America* 66:216.
- LIEBERMAN, M., LIEBERMAN, D. & PERALTA, R. 1989. Forests are not just a Swiss cheese: canopy stereogeometry of non-gap in tropical forests. *Ecology* 70:550-552.
- LIMA, R.A.F. 2005. Gap size measurement: the proposal of a new field method. *Forest Ecology and Management* 214:413-419.
- LOISELLE, B.A., RIBBENS, E. & VARGAS, O. 1996. Spatial and temporal variation of seed rain in a tropical lowland wet forest. *Biotropica* 28:82-95.
- LUNDQUIST, J.E. & BEATTY, J.S. 2002. A method for characterizing and mimicking forest canopy gaps caused by different disturbances. *Forest Science* 48:582-594.

- MARTÍNEZ-RAMOS, M. & ALVAREZ-BUYLLA, E. 1986. Seed dispersal, gap dynamics and tree recruitment: the case of *Cecropia obtusifolia* at Los Tuxtlas, Mexico. *In* Frugivores and seed dispersal (A. Estrada & T.H. Fleming, eds.). Dr W. Junk Publishers, Dordrecht, p.333-346.
- MARTÍNEZ-RAMOS, M., ALVAREZ-BUYLLA, E. & SARUKHÁN, J. 1989. Tree demography and gap dynamics in a tropical rain forest. *Ecology* 70:555-558.
- MARTINS, S.V. & RODRIGUES, R.R. 2002. Gap-phase regeneration in a semideciduous mesophytic forest, south-eastern Brazil. *Plant Ecology* 163:51-62.
- MARTINS, S.V., COLETTI JÚNIOR, R., RODRIGUES, R.R. & GANDOLFI, S. 2004. Colonization of gaps produced by death of bamboo clumps in a semideciduous mesophytic forest in south-eastern Brazil. *Plant Ecology* 172:121-131.
- MONTGOMERY, R.A. & CHAZDON, R.L. 2002. Light gradient partitioning by tropical tree seedlings in the absence of canopy gaps. *Oecologia* 131:165-174.
- MULKEY, S.S. & WRIGHT, S.J. 1996. Influence of seasonal drought on the carbon balance of tropical plants. *In* Tropical forest plant ecophysiology (S.S. Mulkey, S.J. Wright & A. Smith, eds.). Chapman & Hall, New York, p.187-216.
- MURRAY, K.G. 1986. Consequences of seed dispersal for gap-dependent plants: relationships between seed shadows, germination requirements, and forest dynamic processes. *In* Frugivores and seed dispersal (A. Estrada & T.H. Fleming, eds.). Dr W. Junk Publishers, Dordrecht, p.187-198.
- MURRAY, K.G. 1988. Avian seed dispersal of three neotropical gap-dependent plants. *Ecological Monographs* 58:271-298.
- NEGRELLE, R.R.B. 1995. Sprouting after uprooting of canopy trees in the Atlantic rain forest of Brazil. *Biotropica* 27:448-454.
- NEWELL, E.A., MCDONALD, E.P., STRAIN, B.R. & DENSLOW, J.S. 1993. Photosynthetic responses of *Miconia* species to canopy openings in a lowland tropical rainforest. *Oecologia* 94:49-56.
- NÚÑEZ-FARFÁN, J. & DIRZO, R. 1988. Within-gap spatial heterogeneity and seedling performance in a Mexican tropical forest. *Oikos* 51:274-284.
- OLDEMAN, R.A.A. 1978. Architecture and energy exchange of dicotyledonous trees in the forest. *In* Tropical trees as living systems (P.B. Tomlinson & M.H. Zimmermann, eds.). Cambridge University Press, New York, p.535-560.
- OLIVEIRA FILHO, A.T., CURI, N., VILELA, E.A. & CARVALHO, D.A. 1998. Effects of canopy gaps, topography, and soils on the distribution of woody species in a Central Brazilian deciduous forest. *Biotropica* 30:362-375.
- ORIAN, G.H. 1982. The influence of tree-falls in tropical forest in tree species richness. *Tropical Ecology* 23:255-279.
- OSTERTAG, R. 1998. Belowground effects of canopy gaps in a tropical wet forest. *Ecology* 79:1294-1304.
- PAZ, H. & MARTÍNEZ-RAMOS, M. 2003. Seed mass and seedling performance within eight species of *Psychotria* (Rubiaceae). *Ecology* 84:439-450.
- PEARSON, T.R.H., BURSLEM, D.F.R.P., GOERIZ, R.E. & DALLING, J.W. 2003. Interactions of gap size and herbivory on establishment, growth and survival of three species of neotropical pioneer trees. *Journal of Ecology* 91:785-796.
- PEÑALOZA, C. & FARJI-BRENER, A.G. 2003. The importance of treefall gaps as foraging sites for leaf-cutting ants depends on forest age. *Journal of Tropical Ecology* 19:603-605.
- POPMA, J. & BONGERS, F. 1988. The effect of canopy gaps on growth and morphology of seedlings of rain forest species. *Oecologia* 75:625-632.
- POPMA, J., BONGERS, F., MARTÍNEZ-RAMOS, M. & VENEKLAAS, E. 1988. Pioneer species distribution in treefall gaps in Neotropical rain forest, a gap definition and its consequences. *Journal of Tropical Ecology* 4:77-88.
- PUTZ, F.E. 1983. Treefall pits and mounds, buried seeds, and the importance of soil disturbance to pioneer trees on Barro Colorado Island, Panama. *Ecology* 64:1069-1074.
- PUTZ, F.E. & BROKAW, N.V.L. 1989. Sprouting of broken trees on Barro Colorado Island, Panama. *Ecology* 70:508-512.
- PUTZ, F.E., COLEY, P.D., LU, K., MONTALVO, A. & AIELLO, A. 1983. Uprooting and snapping of trees: structural determinants and ecological consequences. *Canadian Journal of Forest Research* 13:1011-1020.
- RUNKLE, J.R. 1981. Gap formation in some old-growth forests of the eastern United States. *Ecology* 62:1041-1051.
- RUNKLE, J.R. 1982. Patterns of disturbance in some old-growth mesic forests of eastern North America. *Ecology* 63:1533-1546.
- RUNKLE, J.R. 1985. Disturbance regimes in temperate forests. *In* The ecology of natural disturbance and patch dynamics (S.T.A. Pickett & P.S. White, eds.). Academic Press, San Diego, p.17-33.
- RUNKLE, J.R. 1990. Gap dynamics of Ohio-*Fagus* forest and speculations on the geography of disturbance. *Canadian Journal of Forest Research* 20:632-642.
- RUNKLE, J.R. 1992. Guidelines and sample protocol for sampling forest gaps. General Technical Report, PNW-GTR-283. Department of Agriculture, Forest Service, Pacific Northwest Research Station, Portland, USA.
- SANFORD JUNIOR, R.L. 1989. Fine root biomass under a tropical forest light gap opening in Costa Rica. *Journal of Tropical Ecology* 5:251-256.
- SANFORD JUNIOR, R.L., BRAKER, H.E. & HARTSHORN, G.S. 1986. Canopy opens in a primary neotropical lowland forest. *Journal of Tropical Ecology* 2:277-282.
- SARUKHÁN, J. 1978. Studies on the demography of tropical trees. *In* Tropical trees as living systems (P.B. Tomlinson & M.H. Zimmermann, eds.). Cambridge University Press, New York, p.163-184.

- SCHNITZER, S.A., DALLING J.W. & CARSON, W.P. 2000. The impact of lianas on tree regeneration in tropical forest canopy gaps: evidence for an alternative pathway of gap-phase regeneration. *Journal of Ecology* 88:655-666.
- SMITH, A.P., HOGAN, K.P. & IDOL, J.R. 1992. Spatial and temporal patterns of light and canopy structure in a lowland tropical moist forest. *Biotropica* 24:503-511.
- SWAINE, M.D. & WHITMORE, T.C. 1988. On the definition of ecological species groups in tropical rain forests. *Vegetatio* 75:81-86.
- TABARELLI, M. & MANTOVANI, W. 1999. Clareiras naturais e a riqueza de espécies pioneiras em uma floresta atlântica montana. *Revista Brasileira de Botânica* 59:251-261.
- TABARELLI, M. & MANTOVANI, W. 2000. Gap-phase regeneration in a tropical montane rain forest: the effects of gap structure and bamboo species. *Plant Ecology* 148:149-155.
- UHL, C., CLARK, K., DEZZEO, N. & MAQUIRINO, P. 1988. Vegetation dynamics in amazon treefall gaps. *Ecology* 69:751-763.
- VAN DER MEER, J., BONGERS, F., CHATROU, L. & RIÉRA, B. 1994. Defining canopy gaps in a tropical rain forest: effects on gap size and turnover time. *Acta Ecologica* 15:701-714.
- VAN DER MEER, J., MALLONA, M.A., BOUCHER, D., YIH, K. & PERFECTO, I. 1995. Three years of ingrowth following catastrophic hurricane damage on the Caribbean coast of Nicaragua: evidence in support of direct regeneration hypothesis. *Journal of Tropical Ecology* 11:465-471.
- VAN SCHAIK, C.P., TERBORGH, J.W. & WRIGHT, S.J. 1993. The phenology of tropical forests: adaptive significance and consequences for primary consumers. *Annual Review of Ecology and Systematics* 24:353-377.
- VÁZQUEZ-YANES, C.R. & OROZCO-SEGOVIA, A. 1993. Patterns of seed longevity and germination in the tropical rainforest. *Annual Review of Ecology and Systematics* 24:69-87.
- VÁZQUEZ-YANES, C.R. & SMITH, H. 1982. Phytochrome control of seed germination in the tropical rain forest trees *Cecropia obtusifolia* and *Piper auritum* and its ecological significance. *New Phytologist* 92:477-485.
- VEBLEN, T.T. 1992. Regeneration dynamics. *In* Plant succession: Theory and prediction (D.C. Glenn-Lewin, R.K. Peet & T.T. Veblen, eds.). Chapman & Hall, London, p.152-187.
- VITOUSEK, P.M. & DENSLOW, J.S. 1986. Nitrogen and phosphorus availability in treefall gaps of a lowland tropical rain forest. *Journal of Ecology* 74:1167-1178.
- WATT, A.S. 1947. Pattern and process in the plant community. *Journal of Ecology* 35:1-22.
- WHITE, P.S. 1979. Patterns, process, and natural disturbance in vegetation. *Botanical Review* 45:229-299.
- WHITMORE, T.C. 1978. Gaps in the forest canopy. *In* Tropical trees as living systems (P.B. Tomlinson & M.H. Zimmermann, eds.). Cambridge University Press, New York, p.639-655.
- WHITMORE, T.C. 1989. Canopy gaps and the two major groups of forest trees. *Ecology* 70:536-538.
- WHITMORE, T.C. 1990. An Introduction to tropical rain forests. Oxford University Press, New York.
- WHITMORE, T.C. 1996. A review of some aspects of tropical rain forest seedling ecology with suggestion for further enquiry. *In* The ecology of tropical forest tree seedlings (M.D. Swaine, ed.). Unesco, Paris, p.3-39.
- WHITMORE, T.C., BROWN, N.D., SWAINE, M.D., KENNEDY, D., GOODWIN-BAILEY, C.I. & GONG, W.-K. 1993. Use of hemispherical photographs in forest ecology: measurement of gap size and radiation total in a Bornean tropical rain forest. *Journal of Tropical Ecology* 9:131-151.
- YAMAMOTO, K. 2000. Estimation of the canopy-gap size using two photographs taken at different heights. *Ecological Research* 15:203-208.
- YOUNG, K.R., EWEL, J.J. & BROWN, B.J. 1987. Seed dynamics during forest succession in Costa Rica. *Vegetatio* 71:157-173.