



O papel do distúrbio na regeneração natural dos ecossistemas florestais

Felipe de Carvalho Araújo¹; Rubens Manoel dos Santos¹ e Polyanne Aparecida Coelho¹

¹Universidade Federal de Lavras, Lavras, MG. E-mail: carvalhoaraujo_f@yahoo.com.br (Autor correspondente).

Palavras-chave:

diversidade
dinâmica
estados alternativos
estáveis
hipótese do distúrbio
intermediário
grupos funcionais

RESUMO

Este trabalho apresenta uma revisão acerca do papel do distúrbio na regeneração dos ecossistemas florestais. Várias hipóteses são atualmente levantadas para explicar a diversidade dos trópicos e entre elas está a ação do distúrbio. Assim, o presente trabalho aborda o conceito de distúrbio e a importância da sua escala para a observação dos fenômenos espaciais e temporais, mecanismos que promovem a coexistência entre as espécies na regeneração desses ecossistemas e por fim, o papel do fogo como distúrbio e agente modificador das comunidades vegetais. A revisão busca entrelaçar conceitos antigos com aplicações atuais e divergentes em seu desenvolvimento, com uma discussão extensa sobre o assunto. Conclui-se sobre uma nova forma de buscar compreender a grande diversidade nos trópicos, sendo o papel fundamental do distúrbio na resposta da regeneração natural.

Key words:

diversity
dynamic
alternative stable states
intermediary
disturbance hypothesis
functional groups

The role of disturbance in the regeneration of the forest ecosystems

ABSTRACT

This paper shows a review about the role of disturbance in the regeneration of the forest ecosystems. Several hypotheses are actually raised to explain the diversity in the tropics, and the role of disturbance is one them. Thus, the present work addresses the concept of disturbance and the importance of the scale to find spacial and temporal patterns, mechanisms that account species coexistence in the regeneration of these ecosystems and finally, the role of fire as a disturbance agent changing the vegetation communities. The review seeks to interlink old concepts with current and divergent applications in development, with an extensive discussion about the central theme. It concludes of a new way to try to understand the great diversity in the tropics, the key role of natural regeneration in response to disturbance.

Introdução

A biodiversidade nas florestas tropicais tem chamado a atenção principalmente de ecólogos vegetais, que buscam compreender padrões de distribuição e organização estrutural das suas comunidades. As florestas tropicais, consistem em um sistema natural com entrada e saída de energia como qualquer outro sistema. A sua peculiaridade é a diversidade que está inserida em sua dinâmica, as interações entre espécies e a heterogeneidade do meio ao qual estão estabelecidas. Como exemplo, as Florestas Tropicais Ombrófilas, classificadas em quatro grupos florísticos com qualidades distintas: Florestas Ombrófilas da América Central e Sul, Florestas Ombrófilas da África Tropical e as Florestas Ombrófilas da Índia, China e Nova Guiné, além do

nordeste da Austrália. Distribuídas globalmente na linha equatorial, são caracterizadas com estratificação que permitem diversas formas de vida de se estabelecerem nos vários estratos, abrangendo uma riqueza de 60 à 150 espécies por hectare (plantas \geq 30 cm diâmetro à altura do peito), excedendo até 200 ou 300 espécies por hectare como América do Sul e regiões da Malásia (RICHARDS, 1996). Além da sua riqueza, a abundância conhecida é distribuída com poucos indivíduos em várias espécies e vários indivíduos em principalmente uma ou duas espécies (STEEGE et al, 2013).

Duas perguntas os pesquisadores buscam responder: qual a causa desta diversidade? O que mantém essa diversidade nestes sistemas tropicais? As condições ótimas de temperatura, intervalo o qual

os organismos possuem maior eficiência na utilização da energia para crescimento e reprodução, e disponibilidade de recursos, como água, são fatores reconhecidos pela alta produtividade nos trópicos e velocidade de ciclagem de nutrientes (WANNER, 1970; PHILLIPS et al, 1998; MALHI; GRACE, 2000; CLEVELAND et al, 2011). Uma vez que todos os organismos estão submetidos a tais condições ótimas e disponibilidade de água, como é possível a coexistência entre as espécies? Várias hipóteses têm sido propostas para explicar a riqueza de espécies encontradas nas regiões tropicais; como poderia ser evitado a exclusão competitiva entre as espécies. As hipóteses variam desde a diferenciação de subdivisões no habitat (nicho ecológico e filtro ecológico) até alterações constantes nas condições do ambiente (distúrbios) (CONNEL, 1978), o que faz com que as interações existentes entre essas espécies sejam afetadas no espaço e no tempo, consequentemente influenciando a composição, abundância e o número de espécies nas florestas tropicais.

Dentro dos principais fatores que buscam explicar tamanha coexistência de diversidade nas florestas tropicais, os distúrbios são eventos que afetam toda organização biológica e a sua dinâmica, ocorrendo de forma natural ou antrópica em vários níveis e tipos de sistemas ecológicos (CHAZDON, 2003; LIMA, 2005; BAE; PARK, 2014; HORN al, 2015). A compreensão do seu efeito na vegetação se faz importante, principalmente porque a variedade, intensidade, tamanho e frequência do distúrbio ocasiona diferentes respostas na diversidade, parâmetros intimamente relacionado com a regeneração natural de florestas tropicais (CHAZDON, 2003; BALCH et al, 2008; PEIXOTO et al, 2012). Em ecótonos, áreas de transição entre duas fitofisionomias, florestas e cerrado, a supressão de um distúrbio pode favorecer grupos de espécies, fazendo com que a regeneração florestal prevaleça sobre o cerrado (HOFFMAN, 2000; GEIGER et al, 2011). A regeneração de florestas tropicais são influenciadas também pela intensidade do distúrbio delimitando uma sucessão secundária ou sucessão primária conforme a presença de resíduos e fontes de

propágulos (TURNER et al, 1998; CHAZDON, 2003).

Os distúrbios antrópicos, por sua vez, possui um histórico de degradação de ecossistemas naturais. A alteração da paisagem principalmente devido à pastagens e extração de madeira, cria-se um mosaico vegetacional com remanescentes de florestas secundárias, incluído florestas regenerantes de áreas abandonadas, e uma matriz de monoculturas, pastagens ou algum outro uso da terra pelo homem (GUARIGUATA; OSTERTAG, 2001; CHAZDON, 2003). O legado de ocupação do homem e o novo contexto das florestas tropicais imerso à história de uso da terra e os distúrbios como agente causador das modificações ecológicas na regeneração dessas florestas compõe uma área de interesse científico principalmente na busca por compreender os mecanismos ecológicos que mantém a diversidade em florestas tropicais, a fim de preservá-la.

O presente trabalho objetivou-se aprofundar com uma revisão do papel do distúrbio na regeneração de florestas tropicais; na sua composição, estrutura e diversidade. Uma abordagem das hipóteses ecológicas que permeiam o tema central da revisão é discutida, além de outras formas de explicarem a coexistência da diversidade também serão apresentadas. Para isso, a revisão consta de três subtópicos: (1) o papel do distúrbio na manutenção de sistemas vegetais, (2) Distúrbios e padrões de grupos funcionais na regeneração de florestas tropicais: mecanismos que promovem a coexistência de espécies e a diversidade em comunidades e (3) O efeito do fogo na vegetação e o comportamento da regeneração natural. O fogo, dentre outros distúrbios, foi escolhido para explorar seus efeitos na vegetação, por ser um distúrbio com amplitude natural e antrópica, além de fazer parte de um histórico nas florestas tropicais (COCHRANE, 2009).

Desenvolvimento

O papel do distúrbio na manutenção de sistemas vegetais

As espécies coexistem no espaço e tempo por meio de interações entre si e com os fatores abióticos

(CONNELL; SLATYER, 1977). Uma das formas dessas redes de interações sofrerem modificações é através de distúrbios que podem afetar toda organização biológica, causando alterações nos ecossistemas (COLLINS; GLEEN, 1997). Tais distúrbios podem ser definidos como um evento abrupto que causa modificações na estrutura física do ambiente como a vegetação e a superfície do solo (CLARK, 1990), o que pode causar uma realocação dos recursos de um sistema (SHEIL; BURSLEY, 2003). Clark (1990) infere que, para ser um distúrbio, o evento necessita ser abrupto, repentino, uma vez que mudanças graduais existem, como a sazonalidade em regiões temperadas. A ideia de realocação dos recursos por Sheil e Bursley (2003) elucidada que um distúrbio não necessariamente altera um ecossistema, mas pode prejudicar ou beneficiar uma dada espécie; pode incrementar temporariamente a quantidade de nutrientes de um dado local ou removê-lo. Assim, ocorrendo um distúrbio, o ecossistema pode responder pela complementaridade do nicho, ou seja, ao modificar a disponibilidade de recurso, um grupo dominante no ecossistema vem a sofrer redução, mas outro grupo é beneficiado com as novas condições, aumentando sua expressão no sistema promovendo sua estabilidade funcional (WALKER; KINZING; LANGRIDGE, 1999; WHITE; JENTSCH, 2001).

Na regeneração de florestas tropicais, interações bióticas como polinização e dispersão são importantes para manter a integridade dos ecossistemas, para definir o estabelecimento de plântulas e o distúrbio exerce um papel fundamental na regeneração (CLARK, 1990; GRUBB, 1977). Algumas interações como predação, herbivoria e ação de patógenos são consideradas como distúrbios bióticos (CLARK, 1986). A importância do impacto de distúrbios nos primeiros estágios de vida de uma planta é devido à sua ampla ocorrência e variações espaço temporais, em diferentes escalas; presente em todos os ecossistemas e todos os níveis ecológicos (WHITE; JENTSCH, 2001). Exemplos de distúrbios variam desde terremotos, furacões, inundações, erupções vulcânicas e fogo até aberturas de clareiras por quedas de árvores, queda de galhos e folhas (CHAZDON, 2003; DRAKE; PRATT, 2001). Além

dos distúrbios naturais, podem ocorrer os distúrbios antrópicos através de impactos ambientais de pastagens, extração de madeira, alta fertilização dos solos, entre outros (CHAZDON, 2003). O fogo é uma das principais causas da heterogeneidade dos ecossistemas, pois influencia na formação de mosaicos temporais durante a sucessão primária e secundária (CHAZDON, 2008; CLARK, 1986; WHITE; JENTSCH, 2001) e mosaicos espaciais como variedade nas interações, disponibilidade de substrato e recursos (WHITE; JENTSCH, 2001).

Os estudos sobre distúrbios na comunidade variam conforme a escala. Connell e Grenn (2000) abordaram que as escalas são importantes na observação de fenômenos biológicos. De acordo com o esses autores, uma observação em curto período e em pequenas áreas refletirá uma insuficiência na determinação de eventos raros ou processos longos. Por outro lado, uma observação em intervalos maiores pode perder processos curtos, que ocorrem pontualmente. Embora as consequências de um distúrbio possam ser observadas rapidamente, seu efeito repercute em longo prazo (CONNEL; GRENN, 2000). Segundo Kariuki e Kooyman (2005), quarenta anos após a extração madeireira, uma floresta ombrófila subtropical no nordeste australiano, em estágio sucessional avançado, ainda sofria os efeitos do distúrbio que refletia no aumento da densidade de espécies pioneiras e de indivíduos acima de 10 cm de diâmetro.

Distúrbios de maiores escalas, como o fogo, furacões, terremotos, inundações e erupções vulcânicas são peculiares e diferentes modelos de dinâmica têm sido propostos comparados aos modelos para dinâmica de clareiras ou outros distúrbios de menores escalas (TURNER et al., 1998). Modelos para distúrbios de largas escalas consideram três fatores cruciais: intensidade, tamanho e frequência (TURNER et al., 1998), (1) - a intensidade define a abundância dos remanescentes que juntamente com as características do solo (umidade, textura e nutrientes), definirá a rota sucessional; (2) - o tamanho do distúrbio- escala espacial -quanto maior a área afetada menor será a

colonização por propágulos que dependem da distância de áreas vizinhas não perturbadas, além da presença de indivíduos remanescentes mais espaçados e em menores quantidades em grandes áreas atingidas; e (3) - frequência - escala temporal - que pode alterar a composição de espécies e a rota sucessional devido ao tempo de intervalo entre dois eventos de distúrbio (TURNER et al., 1998). A frequência do distúrbio é uma realidade em sistemas com precedentes históricos de ocorrência de fogo, como o mosaico floresta-savana, em que a frequência de queimadas determina a predominância de um tipo de vegetação, que podem se alternar se a frequência é modificada, tratados adiante (WARMAN; MOLES, 2009; WOOD; BOWMAN, 2012).

Dentro dos modelos propostos levando em consideração a variação espacial e temporal, a precedência histórica de um distúrbio merece uma atenção especial (TURNER et al., 1998; WOOD; BOWMAN, 2012), porque pode produzir respostas diferentes dos distúrbios sem precedente histórico. Quando o distúrbio frequente ocorre, as espécies respondem com respostas adaptadas (DESLOW, 1980). Uma das diferenças de respostas é na mudança da trajetória sucessional (MESQUITA et al., 2001; WHITE; JENTSCH, 2001). Esse é o caso de duas florestas secundárias, áreas historicamente abandonadas na Amazônia, Brasil, com histórico de diferentes distúrbios, corte-raso e pastagem que foram dominadas por espécies pioneiras do gênero *Vismia* (HYPERICACEAE) e do gênero *Cecropia* (URTICACEAE), respectivamente (MESQUITA et al., 2001). A regeneração nas duas florestas com dominância no dossel de *Vismia* e *Cecropia* foram diferentes, relacionado às suas características como relações alométricas e alocação de biomassa, criando diferenças estruturais a qual traçaram diferentes rotas sucessionais em riqueza, abundância e composição florística (MESQUITA et al., 2001).

A princípio, existe diferentes formas do distúrbio atuar como agente modificador da vegetação. Depende da sua identidade, ser um distúrbio ou não; da escala, em que sua ocorrência afeta a vegetação em diferentes níveis de escala influenciando em processos longos e curtos; nos seus parâmetros

variando seu efeito na vegetação conforme sua frequência, intensidade e tamanho e por fim, sua precedência histórica o que pode causar respostas diferentes nas espécies que compõe determinada vegetação afetada (Figura 1).

A complexidade do papel do distúrbio na vegetação revela o quão criterioso precisa ser o objetivo do trabalho ao propor estudar o efeito de um distúrbio na vegetação, dentro do nosso contexto, na regeneração natural em ecossistemas florestais tropicais. Outros fatores existem que não estão incluídos no modelo simplificado como a diversidade, que em florestas tropicais, pode influenciar na resposta de vegetação, dentre outros fatores.

Distúrbios e padrões de grupos funcionais na regeneração de florestas tropicais: mecanismos que promovem a coexistência de espécies e a diversidade em comunidades

Existem várias hipóteses para explicar a distribuição da riqueza de espécies e o padrão de diversidade de florestas tropicais (SHEIL, 2001; SHEIL; BURSLEY, 2003). Estas hipóteses estão diferenciadas em dois grupos principais: hipóteses do equilíbrio e não-equilíbrio (CONNEL, 1978). Segundo a hipótese que assume equilíbrio, a diversidade é maior em comunidades com estágio de sucessão avançado, onde a maior diversidade ocorreria em um estado clímax, ou fase de equilíbrio; e a visão do não equilíbrio compreende que a diversidade não será encontrada em estado clímax, devido a dominância de algumas poucas espécies e as condições criadas por elas, mas a maior diversidade ocorrerá em algum momento da sucessão onde o distúrbio possui um papel fundamental (COLLINS; GLENN, 1997; CONNELL, 1978). A hipótese do distúrbio intermediário (HDI) trata-se de uma hipótese de não-equilíbrio, segundo a qual a maior diversidade é encontrada em níveis intermediários da ação do distúrbio, e que, na ausência ou alta frequência de distúrbios, grupos funcionais serão beneficiadas em algum momento e prevalecerão dominantes sobre outros, levando a diminuição da diversidade de espécies devido a competição

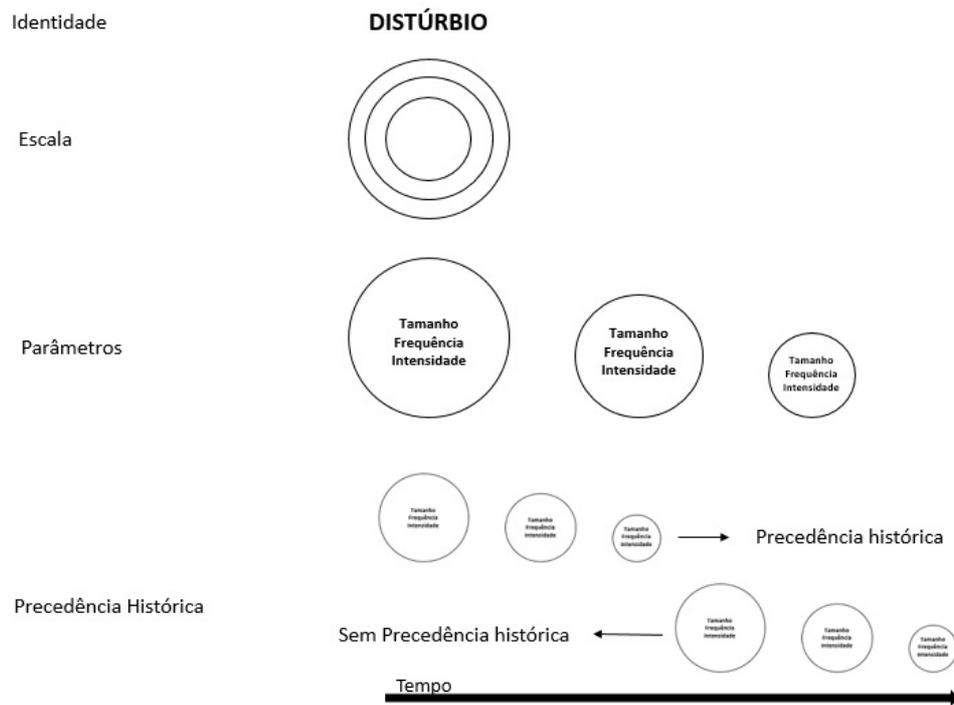


Figura 1. Modelo simplificado do papel do distúrbio na vegetação mostrando os vários caminhos possíveis para se observar um efeito do distúrbio. Por exemplo distúrbios com tamanho, frequência e intensidade em escalas maiores com precedência histórica implica em uma resposta diferente da vegetação comparado a distúrbios com tamanho, frequência e intensidade em escalas menores sem precedência histórica. Existem várias outras combinações que podem promover uma resposta diferente da vegetação, como por exemplo, a variação dos parâmetros dentro de uma mesma escala.

(COLLINS; GLENN, 1997). Ao longo do processo de sucessão vegetal podem ser encontrados grupos funcionais distintos na forma de investimento de energia. Alguns grupos funcionais investem sua energia na competição por recursos enquanto outros grupos na capacidade de tolerar distúrbios (COLLINS; GLENN, 1997).

Enggeling (1947) foi o primeiro a observar e descrever mudanças na composição florística durante a sucessão florestal, e Connel (1978), o primeiro autor a propor um modelo sobre diversidade e distúrbio. O modelo é um resumo da HDI, onde três parâmetros do distúrbio - frequência, tamanho e tempo – são apresentados no eixo x em função da diversidade, eixo y. A diversidade, segundo o modelo, será maior em um tempo intermediário após a ocorrência do distúrbio, frequência e tamanho intermediários. Esse modelo de diversidade em sucessão vegetal é abordado por Sheil (2001) e citado por Kariuki e Kooyman (2005) como modelo “rise

and fall” em que a riqueza de espécies aumenta após um distúrbio que leva a dispersão e ocupação das espécies. Na ausência de distúrbios, a riqueza diminui devido à competição. O modelo “rise-and-fall” é proposto não só para riqueza, como também densidade de indivíduos arbóreos. Inicialmente, há um ganho de indivíduos de espécies oportunistas devido ao espaço criado pelo distúrbio, onde essa densidade aumenta acima da capacidade de suporte da área, quando começa a diminuir, como por exemplo, pela mortalidade dependente da densidade e competição intraespecífica por recurso (DESLOW, 1995; KARIUKI; KOOYMAN, 2005; SHEIL, 2001).

Na visão Sheil e Bursley (2003), o modelo “rise and fall” para riqueza e densidade e o modelo de diversidade de Connel (1978), a HDI busca elucidar como as espécies evitam a exclusão competitiva através da coexistência em nichos temporais. Nesse caso, as espécies possuem diferentes faixas de

exigências e tolerâncias em relações às condições e aos recursos no tempo. Dessa forma, as espécies competidoras fracas “desviam” da competição por meio de estratégias como, por exemplo, dormência em bancos de sementes e baixa longevidade dos adultos (SHEIL; BURSLEY, 2003).

Os exemplos acima se referem a eventos que ocorrem temporalmente após distúrbio. Collins, Glenn e Gibson (1995) testaram dois aspectos da HDI em relação a diversidade: a frequência do fogo e o estado da comunidade em períodos diferentes após a ocorrência do fogo na vegetação. Os autores encontraram maior diversidade em um tempo intermediário após o distúrbio do fogo, mas o mesmo resultado não foi encontrado para a frequência, ou seja, em níveis intermediários de ocorrência de fogo.

Reiterando a HDI, a hipótese leva em consideração conceitos ecológicos consolidados como a ideia da espécie fugitiva (HUTCHINSON, 1959) e das espécies $r-k$ estrategistas (MACARTHUR; WILSON, 1967). As estratégias $r-k$ se enquadram no modelo “rise-and-fall” abordado por Sheil (2001). Espécies colonizadoras como as pioneiras estrategistas r (apresentam grande produção de sementes e crescimento rápido) na fase regenerativa após distúrbio ganham espaço aumentando a diversidade até um ponto em que começam perder por competição ao longo da sucessão por espécies tolerantes à sombra (estrategistas k , baixa produção de sementes e crescimento lento) decaindo a diversidade (DESLOW, 1995; TILMAN, 1994). Assim, há um “trade-off” entre as habilidades de dispersão (pioneiras) e habilidades de competição (tolerantes à sombra), o que promoveria a coexistência entre as espécies (MACARTHUR; WILSON, 1967; TILMAN, 1994).

Hubbel (1997), ao testar a HDI não encontrou correlação de maior diversidade com distúrbios intermediários em aberturas de clareiras em uma floresta na Ilha de Barro Colorado. Sua explicação é que outros fatores que não os distúrbios afetaram a diversidade, como a limitação da dispersão e limitação do recrutamento das espécies. Segundo

Hubbel (1997), uma vez que há limitação de recrutamento e dispersão, o distúrbio não influencia na regulação da diversidade. Seu argumento é que a HDI pode explicar a coexistência de guildas de regeneração (TILMAN, 1994), o que reflete na história de vida, porém, não no aumento da diversidade. A abertura de clareira, por exemplo, permite a chegada de espécies pioneiras (SCHNITZER; CARSON, 2001), mas não interfere na riqueza de espécies (HUBBEL, 1997). Fica claro que não só distúrbios explicam a coexistência das espécies ao evitar a exclusão competitiva, mas outros processos que também interferem na propagação e estabelecimento das espécies nas comunidades vegetais (HUBBEL, 1997; HURT; PACCALA, 1995).

Em uma floresta tropical úmida na Guiana Francesa, semelhante à floresta de Barro Colorado, América Central, Molino e Sabatier (2001) encontraram resultados diferentes quanto ao distúrbio em clareiras e na diversidade de espécies durante a regeneração. Os autores apontaram que o tamanho intermediário de clareiras foi o responsável pela diversidade da regeneração da floresta (MOLINO; SABATIER, 2001), diferente do encontrado em Barro Colorado (HUBBEL, 1997). Tal diferença nos resultados das florestas poderia ser explicada pela menor riqueza de espécies heliófitas, maior número de espécies tolerantes à sombra e maior riqueza geral encontrada nas florestas de Guiana Francesa (MOLINO; SABATIER, 2001). Assim, a floresta de Barro Colorado por ter sofrido uma mudança na riqueza, com maior número de espécies heliófitas, devido ao regime intensivo de distúrbio de longa duração, a abertura de uma clareira influenciaria na riqueza de espécies entendido *a priori* como limitação no recrutamento, devido à maior distância da fonte de propágulo causado pelo agravante distúrbio de longa duração (CHAZDON, 2003; MOLINO; SABATIER, 2001). Schnitzer e Carson (2001) não encontraram relação entre o tamanho das clareiras com a diversidade de guildas de espécies climáticas. Contudo, a manutenção da diversidade de espécies pioneiras e lianas foi fortemente relacionada com o tamanho das clareiras.

Nas florestas de Gana, Bongers et al. (2009) realizaram um estudo em uma grande escala sobre o gradiente de precipitação e observaram que a resposta ao distúrbio variou entre as florestas tropicais úmidas e secas, onde a HDI não influenciou as florestas ombrófilas como o esperado, mas sim as florestas tropicais sazonalmente secas. Deslow (1995), estudando na floresta tropical úmida da Costa Rica avaliou o efeito do distúrbio na diversidade por meio da densidade de indivíduos arbóreos em uma relação positiva entre abundância e riqueza de espécies. Após o distúrbio, esses autores concluíram que a densidade de espécies aumentou e que isso levou a um aumento da diversidade. Nesse sentido, florestas com alta rotatividade de indivíduos causada por distúrbios frequentes, podem sofrer um aumento na heterogeneidade ambiental e conseqüentemente, um incremento na densidade de indivíduos e na diversidade de espécies (DELSOW, 1995).

Além de distúrbios e processos que influenciam a propagação e o estabelecimento de espécies (limitação de recrutamento e limitação de dispersão), mecanismos dependentes da densidade podem promover a coexistência entre as espécies e o aumento da diversidade nas florestas tropicais (WARNER; CHESSON, 1985; WEBB; PEART, 1999). Tais mecanismos podem ajudar a explicar a razão pela qual as espécies raras não se extinguem e as espécies dominantes possuem limitação em seu crescimento (WEBB; PEART, 1999). Webb e Peart (1999) estudaram indivíduos regenerantes em diferentes escalas e observaram tendências compensatórias, como mortalidade dependente da densidade, na sobrevivência das plântulas em que espécies mais abundantes obtiveram maior mortalidade de plântula. A flutuação no recrutamento de espécies, segundo Warner e Chesson (1985), também pode promover a coexistência, pois períodos de alta reprodução compensam os períodos de baixa reprodução. Uma vez que a fase de elevado recrutamento possui maior probabilidade de sobrevivência, os adultos sobreviventes sobrepõem várias gerações, fenômeno chamado de efeito do armazenamento (WARNER; CHESSON, 1985).

Existe forte embasamento científico para que o distúrbio influencie na diversidade e coexistência das espécies em florestas tropicais. Por si mesmo, não explica todo o processo. A HDI em vários trabalhos, apesar de existir resultados robustos à sua influência na vegetação, não houve correlação do seu efeito com maior diversidade quando um distúrbio histórico de longa duração influenciou a floresta (HUBBEL, 1997), ou a resposta de grupos funcionais foram diferentes em relação a HDI (SCHNITZER; CARSON, 2001) e as condições climáticas mostraram maior efeito na diversidade e grupos funcionais do que a HDI (BONGERS et al, 2009). Fox (2013) sugere o abandono da HDI por refutações empíricas e teóricas, e embora seja bem consolidada no campo científico, apresenta subjeções como qualquer outra teoria ou hipótese. Mais importante é compreender quando o distúrbio intermediário promove maior diversidade e quando ele não promove buscando a explicação para isso. Também é importante elucidar se o distúrbio está envolvido no processo ou não, ou seja, quando um distúrbio é a causa do aumento ou diminuição da diversidade ou quando outro processo está envolvido e se ambos complementam um ao outro na explicação do padrão de diversidade. Estudos que apontam essas características tenderão a nortear a discussão a respeito da diversidade nas florestas tropicais.

O efeito do fogo na vegetação e o comportamento da regeneração natural

O regime do fogo, nome criado para uma série de características como, intensidade, severidade, frequência, extensão, sazonalidade e intervalo (COCHRANE, 2009), determinam e influenciam o sucesso da regeneração. Por exemplo, em ambientes queimados com alta severidade, a regeneração após fogo envolve processos mais longos de recuperação com um menor número de indivíduos regenerantes (CROTTEAU; VARNER; RITCHIE, 2013). Já a frequência do fogo ao longo do tempo está relacionada com a ocorrência de espécies com comportamentos diferentes, como as espécies

exigentes de luz e tolerantes à sombra (HUTCHINSON et al., 2012).

Os atributos que compõem o regime do fogo podem variar entre si, por exemplo, Balch et al. (2008) estudando as florestas amazônicas, observaram que aumentando a frequência de queimadas poderiam diminuir sua intensidade, ao analisar a quantidade de combustível, biomassa seca propensa a incêndios. Em áreas onde ocorreram queimadas com maior frequência, houve menor intensidade devido a menor quantidade de combustível ao fogo (BALCH et al, 2008). Portanto, essa variação até pode levar a um aumento da riqueza de espécies e da diversidade diminuindo a intensidade do fogo e aumentando sua frequência, o que pode ser explicado pela HDI (PEIXOTO et al., 2012). Estes autores encontraram maior riqueza e diversidade em uma área com maior frequência e menos intensidade de fogo, mas, ressaltando que a continuidade das queimadas poderiam causar alterações florísticas expressivas na região (PEIXOTO et al., 2012).

Após a ocorrência de fogo, espécies vegetais utilizam estratégias diferentes como rebrotas vegetativas ou reprodução sexual e formação de sementes, mudando a composição florística da comunidade (MARTINI et al, 2007; OTILIA; MERCEDES, 2008). Estas estratégias são consequências de um “trade-off” entre habilidade de aumentar a biomassa e produção de sementes (OTILIA; MERCEDES, 2008). Conforme a intensidade, exemplos de respostas são as espécies dependentes do fogo que germinam e rebrotam após queimadas e as sensíveis ao fogo, às quais não sofrem nenhum estímulo tanto para germinar quanto para rebrotar (OTILIA; MERCEDES, 2008).

Existe um paradigma na ecologia do fogo (COCHRANE, 2009; DONATO et al., 2006), no qual a exclusão deste pode permitir a expansão da formação florestal sobre savanas (HOFFMAN, 2012; SCHOLLES; HARCHER, 1997) ao mesmo tempo que o acúmulo de biomassa gerado pela supressão do fogo pode desencadear subsequentes queimadas com maiores intensidades, prejudicando essas florestas em expansão (PINHEIRO; DURIGAN, 2009). Em uma

área na Estação Ecológica de Assis, no estado de São Paulo, Pinheiro e Durigan (2009), mostraram que ao longo de 44 anos a supressão do fogo influenciou a transição entre as fitofisionomias do cerrado brasileiro. A formação savânica, com predominância de indivíduos herbáceos, arbustos e árvores espaçadas, ao longo do tempo foi substituída pela formação florestal, o Cerradão, com predominância de indivíduos e espécies arbóreas (PINHEIRO; DURIGAN, 2009). Geiger et al. (2011) apontaram avanço significativo de espécies florestais após 35 anos de supressão do fogo, principalmente na fase regenerante. Os autores demonstraram um declínio da riqueza de espécies na ausência do fogo. Tal supressão, pode até mesmo diminuir a diversidade com o aumento de espécies dominantes (COOP; MASSATI; SCHOETTLE, 2010). Com a supressão das queimadas a luminosidade diminui e aumenta o sombreamento, as espécies adaptadas à vegetação campestre e *stricto sensu* do cerrado são impossibilitadas de se estabelecerem na regeneração pela baixa habilidade de sobreviver em condições sombreadas (HOFFMAN, 2000). Assim, as plântulas em fase de estabelecimento adaptadas ao cerrado são prejudicadas pela falta de luz na fitofisionomia florestal com baixo recrutamento (GEIGER et al, 2011; HOFFMAN, 2000).

Enquanto a supressão do fogo favorece o estabelecimento de um grupo de espécies determinando fitofisionomias florestais, o mesmo acontece com o aumento da frequência de queimadas (COCHRANE, 2003). Quanto maior a frequência de queimadas, mais as florestas se diferenciam da composição e estrutura original, podendo chegar até à fitofisionomias savânicas (BARLOW; PERES, 2008). Barlow e Peres (2008), realizaram um estudo na Floresta Amazônica e observaram um efeito cascata que provoca a “savanização” do ecossistema em contato frequente com o fogo. O processo envolve cinco mecanismos relacionados segundo Barlow e Peres (2008): 1 – perda da composição florística característica de florestas primárias, a qual não possui tolerância ao fogo; 2 – mudança nos padrões da regeneração florestal com a presença de espécies pioneiras mais expressivas conforme a

frequência de queimadas; 3 – suscetibilidade das espécies pioneiras para o fogo devido à retroalimentação positiva causada pelo aumento de espécies pioneiras com maior frequência de queimadas, maior taxa de mortalidade e maior combustível para sucessivas queimadas; 4 – vulnerabilidade de perfilhamento em relação ao fogo, estratégia eficaz após distúrbio, mas que em sucessivas queimadas perde seu potencial de regeneração das florestas primárias; e 5 – mudanças na disponibilidade de agentes dispersores de sementes e diminuição do sombreamento, afetando a população de animais limitando a dispersão e o recrutamento. Este processo pode modificar o ambiente de tal forma que a capacidade de resiliência e o consequente processo de sucessão do bioma afetado são interrompidos e novas características ambientais conseguem se formar no tempo e espaço, substituindo o anterior, como um “estado estável alternativo” (WARMAN; MOLES, 2009; WOOD; BOWMAN, 2012).

Além dos eventos externos como as queimadas, os atributos internos como as características das espécies, suas adaptações e tolerância ao fogo, contribuem para moldar os biomas em um processo de retroalimentação positiva (WARMAN; MOLES, 2009). Quanto mais frequente é o fogo, mais espécies pirofíticas ganham espaço e tornam o ambiente cada vez mais favorável a novas ocorrências de queimadas (WARMAN; MOLES, 2009). O inverso ocorre com a supressão do fogo e aumento da umidade. Tais condições ambientais tornam mais favorável a ocorrência de espécies pirofóbicas, levando ao aumento da umidade e consequentemente dificulta a ocorrência de um novo incêndio (WARMAN; MOLES, 2009). Quando o distúrbio não é suficiente para provocar a transição entre formações, a capacidade de resiliência da formação vegetal predominante permitirá a recuperação através do processo sucessional (CAMARGOS et al., 2010; MARTINS et al., 2002). A regeneração após o fogo será mais efetiva na fitofisionomia predominante quanto mais indivíduos sobreviventes adaptados à ela estiverem presentes para servir como fonte de propágulos, além da capacidade de alguns rebrotarem

(CAMARGOS et al., 2010; CHAZDON, 2003; MARTINS et al., 2002).

Enxergar os dois lados da moeda, o efeito de mais ou menos fogo, trouxe à luz os mecanismos de causa e efeito na vegetação conforme às queimadas. Longe de encarar isso como uma defesa à HDI, porém, fica claro que os extremos, em relação ao fogo, são prejudiciais à diversidade, independente de qual fitofisionomia ou qual "estado alternativo" vai predominar. A resposta da regeneração após o fogo avança no estudo em ecologia, o mais importante para futuros trabalhos seria a aplicação destas respostas em modelos para recuperação e manejo de áreas em risco de degradação ecológica e florística.

Conclusões

O distúrbio exerce um grande papel na manutenção da biodiversidade e sua ocorrência afeta a regeneração de florestas tropicais, implicando em diferentes tipos de respostas da regeneração após o regime do distúrbio. Embora existam várias hipóteses que explicam de forma concisa e coesa a diversidade em florestas tropicais, o trabalho focou nos distúrbios principalmente por dois motivos básicos: sua relação com os sistemas vegetais no tempo (precedência histórica) e espaço (regime). Nos dois aspectos, o distúrbio demonstrou influenciar a diversidade e o comportamento das florestas tropicais e sua regeneração natural.

O fogo, um distúrbio com precedentes históricos em florestas tropicais, exemplificou o efeito de um distúrbio sobre a regeneração natural, determinando a prevalência de diferentes tipos de fitofisionomias e afetando sua diversidade, estrutura e composição.

O efeito do distúrbio sobre a diversidade de florestas tropicais é cientificamente esclarecido, mas se o distúrbio nas florestas tropicais exerce grande papel na existência de tamanha diversidade, é incerto. Hipóteses que confirmam esta ideia tem sido refutada e confirmada por estudos empíricos e teóricos. Por existirem variáveis ambientais imensuráveis onde há alta heterogeneidade ambiental, como em florestas tropicais, a busca por fatores que desencadeiam o distúrbio e como o

fazem, alterando seu regime, elucidam processos determinantes das respostas da vegetação, na regeneração natural e por fim, na diversidade. Este paradoxo, que sabemos que o excesso e a escassez do distúrbio não sustenta uma diversidade nestes ambientes tropicais, mas ao mesmo tempo nem sempre o nível intermediário de seus atributos estão relacionados com maior diversidade, precisa ser melhor esclarecido. Poucas são as tentativas de explicar quando o distúrbio é a principal causa da diversidade em sistemas florestais tropicais e quando não o é. Os trabalhos apresentados que divergem nos seus resultados, embora sejam florestas tropicais, são sistemas com históricos diferentes, espécies diferentes, distúrbios diferentes o que causam respostas diferentes. A resposta da regeneração natural destes sistemas é correspondente às diferentes rotas sucessionais promovidas pelas respostas à grande variação do distúrbio e da diversidade presente, o que dificilmente levará à mesma causa de maior diversidade nestes sistemas florestais.

A pergunta do por que da maior diversidade em regiões tropicais, em específico, florestas tropicais, tem uma nova porta aberta a ser explorada, a variação das respostas na regeneração natural por meio da variação do distúrbio e os processos envolvidos que desencadeiam suas variações. A própria diversidade de respostas da regeneração natural pode estar relacionada à diversidade de espécies ou grupos funcionais em florestas tropicais e essa relação precisa ser identificada, como uma possível explicação para maior diversidade nos trópicos, o que dependerá das futuras pesquisas ecológicas.

Referências

- ASCOLI, D. et al. Post-fire restoration of beech stands in the Southern Alps by natural regeneration. **Ecological Engineering**, Oxford, v. 54, p. 210–217, 2013.
- BAE, M. J.; PARK, Y. S. Biological early warning system based on the responses of aquatic organisms to disturbance: a review. **Science of the total environment**, Barcelona, p. 635-649, 2014.
- BALCH, J. et al. Negative fire feedback in a transitional forest of southeastern Amazonia. **Global Change Biology**, Oxford, v. 14, p. 2276-2287, 2008.
- BARLOW, J.; PERES, C. A. Fire-mediated dieback and compositional cascade in a Amazonian forest. **Philosophical Transactions of The Royal Society B**, London, v. 363, p. 1787-1794, 2008.
- BONGERS, F. et al. The intermediate disturbance hypothesis applies to tropical forests, but disturbance contributes little to tree diversity. **Ecology Letters**, Oxford, v. 12, p. 798–805, 2009.
- BOWMAN, D. M. J. S. et al. Fire in the earth system. **Science**, Washington, v. 324, p. 481–484, 2009.
- CAMARGOS, V. L. et al. Avaliação do impacto do fogo no estrato de regeneração em um trecho de Floresta Estacional Semidecidual em Viçosa, MG. **Revista Árvore**, Viçosa, MG, v. 34, n. 6, p. 1055 -1063, 2010.
- CHAZDON, R. L. Chance and determinism in tropical forest succession. In: CARSON, W. P.; SCHNITZER, S. A (Ed.). **Tropical forest community ecology**. Sussex: BlackWell, 2008. p. 384-408.
- CHAZDON, R. L. et al. Rates of change in tree communities of secondary tropical forests following major disturbances. **Philosophical Transactions of The Royal Society B**, London, v. 362, p. 273-289, 2007.
- CHAZDON, R. L. Tropical forest recovery: legacies of human intervention and natural disturbances. **Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics**, Jena, v. 6, p. 51-71, 2003.
- CLARK, D. A. Regeneration of canopy trees in Tropical Wet Forests. **Tree**, Amsterdam, v. 1, n. 6, p. 150-154, 1986.
- CLARK, D. B. The role of disturbance in the regeneration Neotropical Moist Forest. In: BAWA, K. S.; HADLEY, M. (Ed.). **Reproductive ecology of tropical forest plants**. Paris: Unesco, 1990. p. 291-315.
- CLEVELAND, C. C.; et al. Relationships among net primary productivity, nutrients and climate in tropical rain forest: a pan-tropical analysis. **Ecology Letters**, Oxford, v. 14, p. 939-947, 2011.
- COCHRANE, M. Fire science for rainforests. **Nature**, London, v. 421, p. 913-919, 2003.
- COCHRANE, M. **Tropical fire ecology: climate change, land use and ecosystem dynamics**. New York: Springer, 2009. 682 p.
- COLLINS, S. L.; GLENN, S. M.; GIBSON, D. J. Experimental analysis of intermediate disturbance and initial floristic composition: decoupling cause and effect. **Ecology**, Durham, v. 76, n. 2, p. 486-492, 1995.
- COLLINS, S. L.; GLENN, S. M. Intermediate Disturbance and its relationship to within- and between- patch dynamics. **New Zealand Journal of Ecology**, Christchurch, v. 21, n. 1, p. 103-110, 1997.
- CONNEL, J. H. Diversity in tropical rain forests and coral reefs. **Science**, Washington, v. 199, p. 1302-1310, 1978.

- CONNEL, J. H.; GRENN, P. T. Seedling Dynamics over Thirty-Two Years in a Tropical Rain Forest Tree. **Ecology**, Durham, v. 81, n. 2, p. 568-584, 2000.
- CONNEL, J. H.; SLATYER, R.O. Mechanisms of Succession in Natural Communities and Their Role in Community Stability and Organization. **The American Naturalist**, Chicago, v. 111, n. 982, p. 1119-1144, Nov./Dec. 1977.
- COOP, J. D.; MASSATTI, R. T.; SCHOETTLE, A. W. Subalpine vegetation pattern three decades after stand-replacing fire: effects of landscape context and topography on plant community composition, tree regeneration, and diversity. **Journal of Vegetation Science**, Knivsta, v. 21, p. 472-487, 2010.
- CROTTEAU, J. S.; VARNER, J. M.; RITCHIE, M. W. Post-fire regeneration across a fire severity gradient in the southern Cascades. **Forest Ecology and Management**, Amsterdam, v. 287, p.103-112, 2013.
- D'ANTÔNIO, C. M.; VITOUSEK, P. M. Biological Invasions by Exotic Grasses, the Grass/Fire Cycle, and Global Change. **Annual Review of Ecology and Systematics**, Palo Alto, v. 23, p. 63-87, 1992.
- DEL MORAL, R.; BLISS, L. C. Mechanisms of primary succession: insights resulting from the eruption of Mount St. Helens. **Advances in Ecological Research**, London, v. 24, p. 1-66, 1993.
- DESLOW, J. S. Patterns of plant species diversity during succession under different disturbances regimes. **Oecologia**, New York, v. 46, n. 1, p. 18-21, 1980.
- DESLOW, J. S. Disturbance and diversity in tropical rain forests: the density effect. **Ecological Applications**, Tempe, v. 5, n. 4, p. 962-968, 1995.
- DONATO, D. C. et al. Post-Wildfire logging hinders regeneration and increases fire risk. **Science**, Washington, v. 311, p. 352, 2006.
- DRAKE, D. R.; PRATT, L. H. Seedling mortality in hawaiian rain forest: the role of small-scale physical disturbance. **Biotropica**, Washington, v. 33, n. 2, p. 319-323, 2001.
- EGGELING, W. J. Observations on the ecology of the Budongo Rain Forest, Uganda. **Journal of Ecology**, Oxford, v. 34, p. 20-87, 1947.
- FOX, J. W. The Intermediate disturbance hypothesis should be abandoned. **Trends in Ecology and Evolution**, Amsterdam, v. 28, n. 2, 2013.
- GEIGER, E. L. et al. Distinct roles of savanna and forest tree species in regeneration under fire suppression in a Brazilian savanna. **Journal of Vegetation Science**, Knivsta, v. 22, p. 312-321, 2011.
- GRUBB, P. J. The Maintenance of species richness in plant communities: the importance of the regeneration niche. **Biological Reviews**, Cambridge, v. 52, p. 107-145, 1977.
- GUARIAGUATA, M. R.; OSTERTAG, R. Neotropical secondary forest succession: changes in structural and functional characteristics. **Forest Ecology and Management**, Amsterdam, v. 148, p. 185-206, 2001.
- HOFFMAN, W. A. Post-Establishment seedling success in the Brazilian Cerrado: a comparison of Savanna and Forest Species. **Biotropica**, Washington, v. 32, n. 1, p. 62-69, 2000.
- HORN, J.; BECHER, M. A.; KENNEDY, P. J.; OSBORNE, J. L.; GRIMM, V. Multiple stressors: using the honeybee model BEEHAVE to explore how spatial and temporal forage stress affects colony resilience. **Oikos**, Lund, p. 01-16, 2015.
- HUBBEL, S. P. Niche assembly, dispersal limitation and the maintenance of the diversity in tropical communities and coral reefs. In: INTERNATIONAL CORAL REEF SYMPOSIUM, 1., 1997, Panama. **Proceedings...** Panama: University of Panama, 1997. p. 387-396.
- HURT, J. C.; PACALA, S. W. The Consequences of recruitment limitation: reconciling chance, history and competitive differences between. **Plants Journal of Theoretical Biology**, London, v. 176, p. 1-12, 1995.
- HUTCHINSON, G. E. Homage to Santa Rosalia or why are there so many kinds of animals? **American Naturalist**, Chicago, v. 93, n. 870, p. 145-159, may/June 1959.
- HUTCHINSON, T. F. et al. Long-term (13-year) effects of repeated prescribed fires on stand structure and tree regeneration in mixed-oak forests. **Forest Ecology and Management**, Amsterdam, v. 286, p. 87-100, 2012.
- KARIUKI, M.; KOOYMAN, R. M. Floristic changes and regeneration patterns for a 12-year period during the 3rd and 4th decades following selection logging in a subtropical rainforest. **Austral Ecology**, Carlton, v. 30, p. 844-855, 2005.
- LIMA, R. A. F. Estrutura e regeneração de clareiras em Florestas Tropicais Pluviais. **Revista Brasileira de Botânica**, São Paulo, v. 28, n. 4, p. 651-670, 2005.
- MAC ARTHUR, R. H.; WILSON, E. O. **The theory of island biogeography**. Princeton: Princeton University, 1967. 201 p.
- MALHI, Y.; GRACE, J. Tropical forests and atmospheric carbon dioxide. **Tree**, Amsterdam, v. 15, n. 8, 2000.
- MARTINI, A. M. Z. et al. Community structure of vascular plants in treefall gaps and fire-disturbed habitats in the Atlantic rainforest, southern Bahia, Brazil. **Revista Brasileira de Botânica**, São Paulo, v. 30, n. 2, p. 303-313, 2007.
- MARTINS, S. V. et al. Regeneração pós-fogo em um fragmento de Floresta Estacional Semidecidual no município de Viçosa, MG. **Ciência Florestal**, Santa Maria, v. 12, n. 1, p. 11-19, 2002.
- MESQUITA, R. C. G. et al. Alternative successional pathways in the Amazon Basin. **Journal of Ecology**, Oxford, v. 89, p. 528-537, 2001.
- MOLINO, J. F.; SABATIER, D. Tree diversity in tropical rain forests: a validation of the intermediate disturbance hypothesis. **Science**, Washington, v. 294, p. 1702-1704, 2001.

- OTILIA, R.; MERCEDES, C. Regeneration models and plant regenerative types related to the intensity of fire in Atlantic shrubland and woodland species. **Journal of Vegetation Science**, Knivsta, v. 19, p. 575-583, 2008.
- PEIXOTO, K, S. et al. Dinâmica da comunidade arbórea em uma floresta estacional semidecidual sob queimadas recorrentes. **Acta Botanica Brasilica**, Porto Alegre, v. 26, n. 3, p. 697-708, 2012.
- PHILLIPS, O. L.; MALHI, Y.; HIGUCHI, N.; LAURANCE, W. F.; PERCY NUNES, V.; RODOLFO VASQUEZ, M.; LAURANCE, S. G.; FERREIRA, L. V.; STERN, M.; BROWN, S.; GRACE, J. Changes in the carbon balance of tropical forests: Evidence from Long-term plots. **Science**, Washington, v. 282, p. 439-442, 1998.
- PINHEIRO, E. S.; DURIGAN, G. Dinâmica espaço-temporal (1962-2006) das fitofisionomias em unidade de conservação do Cerrado no sudeste do Brasil. **Revista Brasileira de Botânica**, São Paulo, v. 32, n. 3, p. 441-454, 2009.
- RICHARDS, F. W. **The Tropical Rain Forest: An ecological study**. Cambridge University Press, New York, 559 p., 1996.
- SCHINITZER, S. A.; CARSON, W. P. Treefall gaps and the Maintenance of species diversity in a Tropical Forest. **Ecology**, Durham, v. 82, n. 4, p. 913-919, 2001.
- SCHOLES, R. J.; ARCHER, S. R. Tree-Grass Interactions in Savannas. **Annual Review of Ecology and Systematics**, Palo Alto, v. 28, p. 517-544, 1997.
- SHEIL, D.; BURSLEM, D. F. R. P. Disturbing hypotheses in tropical forests. **Trends in Ecology and Evolution**, Amsterdam, v.18, n.1, p. 18-26, Jan. 2003.
- SHEIL, D. Long-term observations of rain forest succession, tree diversity and responses to disturbance. **Plant Ecology**, Dordrecht, v. 155, p. 183-199, 2001.
- Ter STEEGE, H.; et al. Hyperdominance in the Amazonian tree flora. **Science**, Washington, v. 342, 2013.
- TILMAN, D. Competition and Biodiversity in Spatially Structured Habitats. **Ecology**, Durham, v. 75, n. 1, p. 2-16, Jan. 1994.
- TURNER, M. G. et al. Factors Influencing Succession: Lessons from Large, Infrequent Natural Disturbances. **Ecosystems**, New York, v. 1, p. 511-523, 1998.
- WALKER, B.; KINZING, A.; LANGRIDGE, J. Plant attribute diversity, resilience, and ecosystem function: the nature and significance of dominant and minor species. **Ecosystems**, New York, v. 2, p. 95-113, 1999.
- WALKER, L. R.; NERIS, L. E. Post hurricane seed rain dynamics in Puerto Rico. **Biotropica**, Washington, v. 25, p.408-418, 1993.
- WANNER, H. Soil respiration, litter fall and productivity of tropical rain forest. **Journal of Ecology**, Oxford, v. 58, n. 2, p. 543-547, 1970.
- WARMAN, L.; MOLES, A. T. Alternative stable states in Australia's Wet Tropics: a theoretical framework for the field data and a field-case for the theory. **Landscape Ecology**, Dordrecht, v. 24, p. 1-13, 2009.
- WARNER, R. R.; CHESSON, P. L. Coexistence Mediated by Recruitment Fluctuations: A Field Guide to the Storage Effect. **The American Naturalist**, Chicago, v. 125, n. 6, p. 769-787, 1985.
- WEBB, C. O.; PEART, D. R. Seedling Dense Dependence Promotes Coexistence of Bornean Rain Forest. **Ecology**, Durham, v. 80, n. 6, p. 2006-2017, 1999.
- WHITE, P. S.; JENTSCH, A. The Search for Generality in Studies of Disturbance and Ecosystem Dynamics. **Ecology**, Durham, v. 62, p. 399-450, 2001.
- WOOD, S. W.; BOWMAN, D. M. J. S. Alternative stable states and the role of fire-vegetation-soil feedbacks in the temperate wilderness of southwest Tasmania. **Landscape Ecology**, Dordrecht, v. 27, p. 13-28, 2012.
- XAVIER, A.; ANSELM, R.; JAVIER, R. Post-fire regeneration of Mediterranean plant communities at a regional scale is dependent on vegetation type and dryness. **Journal of Vegetation Science**, Knivsta, v. 18, p. 111-122, 2007.