

Capítulo 16

A Natureza da Comunidade: Padrões no Espaço e no Tempo



16.1 Introdução

Os ecofisiologistas e os ecólogos comportamentais trabalham primariamente com *organismos* individuais. Os indivíduos coexistentes de uma mesma espécie possuem características – como densidade, razão sexual, estrutura etária, taxas de natalidade e imigração, mortalidade e emigração – que são únicas para *populações*. Explicamos o comportamento de uma população em termos do comportamento dos indivíduos que a constituem. Por sua vez, atividades em nível populacional têm consequência para o próximo nível acima – o de *comunidade*. A comunidade é uma assembléia de populações de espécies que ocorrem juntas no espaço e no tempo. A ecologia de comunidades procura entender a maneira como agrupamentos de espécies são distribuídos na natureza e as formas pelas quais tais agrupamentos podem ser influenciados pelo ambiente abiótico (Parte 1 deste livro) e pelas interações entre as populações das espécies (Parte 2). Um desafio para ecólogos de comunidades é discernir e explicar padrões emergentes dessa ampla gama de influências.

a procura de regras de montagem de comunidades

Em termos bastante gerais, as espécies que se reúnem para formar uma comunidade são determinadas por: (i) restrições em dispersão; (ii) restrições ambientais; e (iii) dinâmicas internas (Figura 16.1) (Belyea e Lancaster, 1999). Os ecólogos procuram regras de montagem de comunidades. Discutiremos tais regras neste capítulo e em diversos outros (particularmente Capítulos 19 a 21).

as comunidades possuem propriedades coletivas... e propriedades emergentes não-apresentadas pelas populações individuais que a compõem

Uma comunidade é composta por indivíduos e populações e, como tal, podemos identificar e estudar propriedade *coletivas* diretas, como diversidade em espécies e biomassa da comunidade. Entretanto, já vimos que organismos da mesma espécie ou de espécies diferentes interagem entre si em processos de mutualismo, parasitismo,

predação e competição. A natureza da comunidade é obviamente mais do que a soma de suas espécies constituintes. Assim como nos casos em que estamos interessados no comportamento de misturas complexas, existem propriedades *emergentes* que aparecem quando a comunidade é o foco de atenção. Um bolo possui características emergentes de textura e sabor que não são aparentes nos ingredientes. No caso de ecologia de comunidades, os limites de similaridade entre espécies competidoras (ver Capítulo 19) e a estabilidade de teias alimentares frente à perturbação (ver Capítulo 20) são exemplos de propriedades emergentes.

A ciência em nível de comunidades impõe problemas desestimuladores, pois os bancos de dados podem ser enormes e complexos. Um primeiro passo em geral adotado é procurar

predação e competição. A natureza da comunidade é obviamente mais do que a soma de suas espécies constituintes. Assim como nos casos em que estamos interessados no comportamento de misturas complexas, existem propriedades *emergentes* que aparecem quando a comunidade é o foco de atenção. Um bolo possui características emergentes de textura e sabor que não são aparentes nos ingredientes. No caso de ecologia de comunidades, os limites de similaridade entre espécies competidoras (ver Capítulo 19) e a estabilidade de teias alimentares frente à perturbação (ver Capítulo 20) são exemplos de propriedades emergentes.

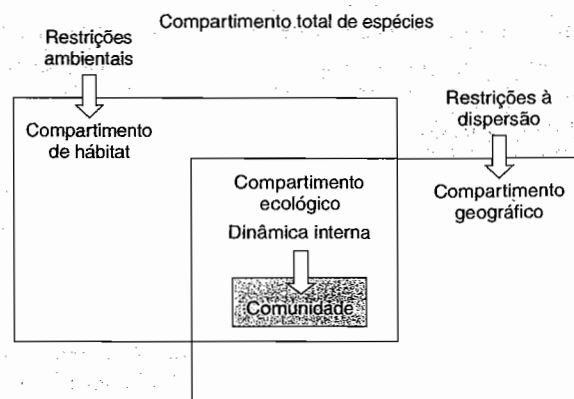


FIGURA 16.1 Relações entre cinco tipos de compartimentos de espécies: o compartimento do total de espécies em uma região, o compartimento geográfico (espécies com possibilidade de chegarem em um local), o compartimento de hábitat (espécies capazes de persistirem sob as condições abióticas do local), o compartimento ecológico (o conjunto superposto de espécies que podem tanto chegar quanto persistir) e a comunidade (o compartimento que permanece em face de interações bióticas) (adaptada de Belyea e Lancaster, 1999; Booth e Swanton, 2002).

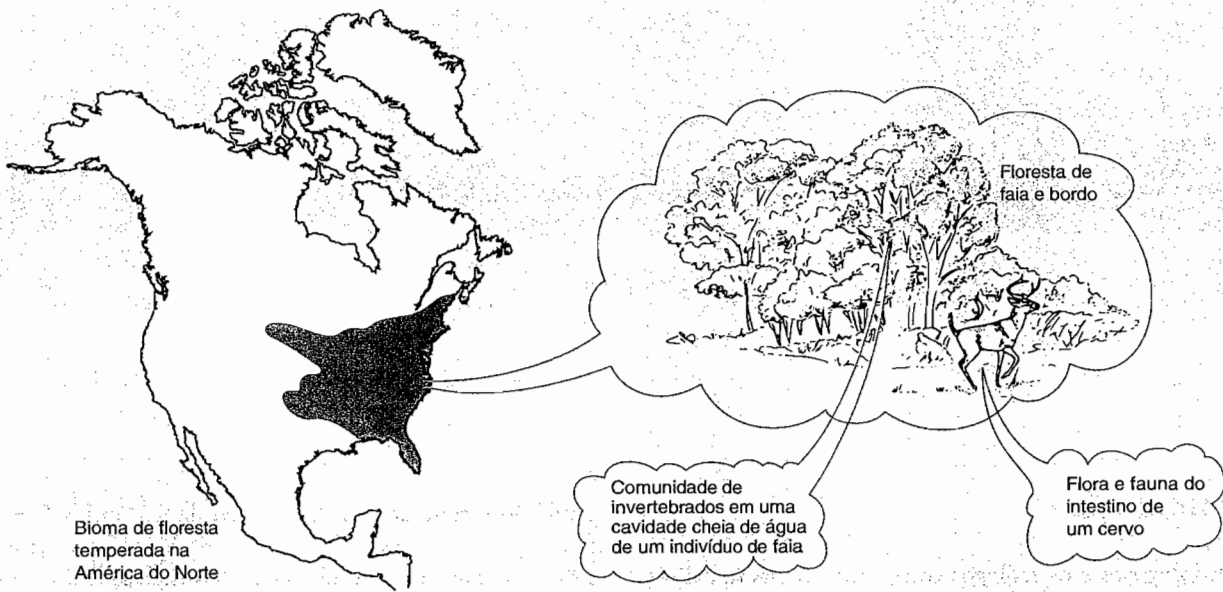


FIGURA 16.2 Podemos identificar uma hierarquia de habitats, aninhados um dentro do outro: um bioma de floresta temperada na América do Norte; uma mata de faia-bordo em New Jersey; uma cavidade em árvore contendo água; ou o intestino de um mamífero. Em qualquer uma dessas escalas, existem comunidades e compete ao ecólogo escolher qual delas estudar.

padrões nas propriedades coletivas e emergentes da comunidade. Os padrões são consistências repetitivas, como o repetido encontro de agrupamentos de formas de crescimento similares em locais diferentes, ou tendências repetidas em riqueza em espécies ao longo de diferentes gradientes ambientais. O reconhecimento de padrões leva, por sua vez, à construção de hipóteses sobre as suas causas. As hipóteses podem então ser testadas por meio de observações adicionais ou por experimentação.

Uma comunidade pode ser definida em qualquer escala dentro de uma hierarquia de habitats. Em um extremo, podem ser reconhecidos em uma escala global padrões gerais na distribuição de tipos de comunidades. O bioma de florestas temperadas é um exemplo; sua amplitude de distribuição na América do Norte é mostrada na Figura 16.2. Nessa escala, os ecólogos geralmente reconhecem que o clima é o fator mais importante na determinação dos limites de tipos de vegetação. Em uma escala mais detalhada, o bioma de floresta temperada em New Jersey é representado por comunidades de duas espécies de árvores em particular, faia e bordo, juntamente com um grande número de outras espécies menos conspícuas de plantas, animais e microrganismos. O estudo de comunidades pode ser focado nesta escala. Em uma escala ainda mais detalhada, pode-se estudar a distinta comunidade de invertebrados que habitam cavidades que contêm água em indivíduos de faia, ou ainda a flora e fauna intestinal de cervos na floresta. Entre essas diversas escalas de estudo de comunidades, nenhuma é mais legítima do que outra. A escala de investigação apropriada depende dos tipos de questões que estão sendo propostas.

Os ecólogos de comunidades às vezes consideram todos os organismos presentes em uma área, embora isso raramente seja possível sem uma equipe grande de taxonomistas. Outros restringem suas atenções a um único grupo taxonômico dentro de comunidades (p. ex., aves, insetos ou árvores) ou a um grupo com uma atividade em particular (p. ex., herbívoros ou detritívoros).

as comunidades podem ser reconhecidas em diversos níveis – todos igualmente legítimos

O restante deste capítulo contém seis seções. Iniciaremos explicando como a estrutura de comunidades pode ser medida e descrita (Seção 16.2). Após, focalizaremos os padrões de estrutura de comunidades: no espaço (Seção 16.3), no tempo (Seções 16.4 a 16.6) e finalmente em um contexto combinando espaço-tempo (Seção 16.7).

16.2 Descrição da composição de comunidades

Uma forma de caracterizar uma comunidade é simplesmente contar ou listar as espécies presentes. Parece um procedimento fácil e objetivo descrever e comparar comunidades por meio de suas 'riquezas' em espécies (isso é, o número de espécies presentes). Na prática, entretanto, isso é surpreendentemente difícil, em parte devido a problemas taxonômicos, mas também porque em geral apenas uma sub-

riqueza em espécies: número de espécies presentes em uma comunidade

F
v
ri
d

n
n
d
d
n
d
p
d
c
e
u
d
a
d
c

1

d
al
n
c
ta
ir
er
a
çã
di
te

p

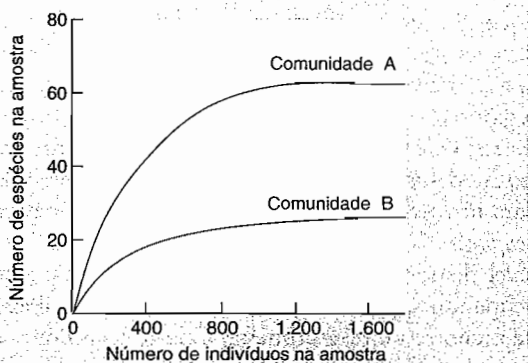


FIGURA 16.3 A relação entre riqueza em espécies e número de indivíduos em duas comunidades hipotéticas. A comunidade A possui uma riqueza total em espécies consideravelmente superior à da comunidade B.

mostra dos organismos em uma área pode ser contada. O número de espécies registradas depende, portanto, do número de amostras obtidas, ou do volume do hábitat que foi explorado. As espécies mais comuns provavelmente serão observadas nas primeiras amostras e, conforme mais amostras são obtidas, espécies mais raras vão sendo adicionadas à lista. Em que ponto deve-se cessar a amostragem? Idealmente, o investigador deve continuar com a amostragem até o número de espécies alcançar um platô (Figura 16.3). No mínimo, as riquezas em espécies de diferentes comunidades devem ser comparadas usando-se um mesmo tamanho de amostragem (em termos de área de hábitat explorado, tempo gasto na amostragem ou, a melhor situação, número de indivíduos ou módulos incluídos nas amostras). A análise de riqueza em espécies em situações contrastantes aparece de modo proeminente no Capítulo 21.

16.2.1 Índices de diversidade

a diversidade incorporará riqueza, dominância e raridade

Um aspecto importante da estrutura de comunidades é completamente ignorado quando a composição da comunidade é descrita simplesmente em termos do número de espécies presentes. Ignora-se a informação de que algumas espécies são raras e outras comuns. Considere uma comunidade de 10 espécies com número igual de indivíduos para cada uma delas. Considere também uma segunda comunidade, também consistindo em 10 espécies, mas com mais de 50% dos indivíduos pertencentes à espécie mais comum e menos de 5% em cada uma das outras nove espécies. Cada comunidade possui a mesma riqueza em espécies, mas a primeira, com uma distribuição mais 'equitativa' de abundâncias, é claramente mais *diversa* do que a segunda. Riqueza e equabilidade combinam-se para determinar a diversidade de uma comunidade.

Conhecer o número de indivíduos presentes em cada espécie pode também não ser suficiente para uma resposta com-

pleta. Se a comunidade é definida de forma bem restritiva (p. ex., a comunidade de aves canoras de uma mata), as contagens de números de indivíduos em cada espécie podem ser suficientes para muitos propósitos. Entretanto, se estamos interessados em todos os animais de matas, a enorme disparidade em tamanho significa que simples contagens podem ser enganadoras. Surgem também problemas se tentarmos contar plantas (e outros organismos modulares). Devemos contar o número de caules, folhas, ramos, rametas ou genetas? Uma forma de contornar esse problema é descrever a comunidade em termos de biomassa por espécie por unidade de área.

índice de diversidade de Simpson

A medida mais simples para caracterizar a comunidade, e que leva em consideração tanto o padrão de abundância (ou biomassa) quanto a riqueza de espécies, é o índice de diversidade de Simpson. Ele é calculado obtendo-se, para cada espécie, a proporção de indivíduos ou biomassa em relação ao total da amostra, isto é, a proporção P_i para a i -ésima espécie:

$$\text{índice de Simpson, } D = \frac{1}{\sum_{i=1}^S P_i^2}, \quad (16.1)$$

em que S é o número total de espécies na comunidade (isto é, a riqueza). Como desejado, para uma dada riqueza, D aumenta com a equabilidade, e para uma dada equabilidade, D aumenta com a riqueza.

A equabilidade também pode ser quantificada (entre 0 e 1), obtendo-se a proporção entre o índice de Simpson e o valor máximo que este assumiria caso os indivíduos fossem distribuídos uniformemente entre as espécies. De fato, $D_{\max} = S$. Portanto:

'equabilidade' ou 'uniformidade'

$$\text{equabilidade, } E = \frac{D}{D_{\max}} = \frac{1}{\sum_{i=1}^S P_i^2} \times \frac{1}{S} \quad (16.2)$$

Um outro índice frequentemente utilizado e que possui essencialmente as mesmas propriedades é o de Shannon, H . Novamente, utiliza-se o conjunto de valores de P_i . Assim,

$$\text{diversidade, } H = -\sum_{i=1}^S P_i \ln P_i \quad (16.3)$$

e:

$$\text{equabilidade, } J = \frac{H}{H_{\max}} = \frac{-\sum_{i=1}^S P_i \ln P_i}{\ln S} \quad (16.4)$$

Um exemplo de análise de diversidade é dado pelo incrível estudo de longa duração que vem sendo feito desde 1856 em

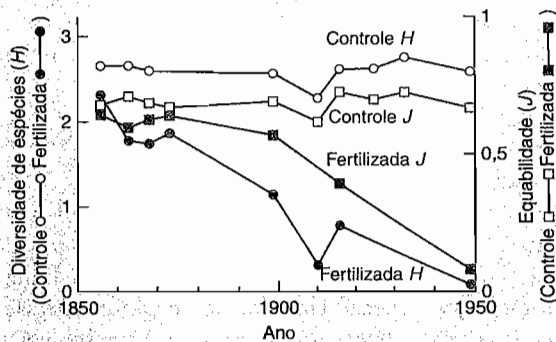


FIGURA 16.4 Diversidade de espécies (H) e equabilidade (J) de uma parcela-controle e de uma parcela que recebeu fertilizantes no experimento 'Parkgrass' em Rothamsted (segundo Tilman, 1982).

uma área de campo em Rothamsted, Inglaterra. Parcelas experimentais vêm recebendo tratamentos com fertilizantes aplicados uma vez ao ano, enquanto parcelas que não recebem fertilizantes são mantidas como controle. A Figura 16.4 mostra como a diversidade de espécies (H) e a equabilidade (J) das espécies de plantas mudaram entre 1856 e 1949. Enquanto a área sem fertilizantes permaneceu essencialmente inalterada, a área adubada mostrou um progressivo declínio em diversidade e equabilidade. Uma possível explicação seria que a alta disponibilidade de nutrientes ocasionou altas taxas de crescimento populacional, fazendo com que as espécies mais produtivas dominassem a área e, talvez, excluíssem competitivamente as outras espécies.

16.2.2 Diagramas de abundâncias relativas

Naturalmente, as tentativas de descrever a estrutura complexa de comunidades por um único atributo, como riqueza, diversidade ou equabilidade, podem ser criticadas, devido à grande perda de informações valiosas. Um quadro mais completo da distribuição de abundâncias das espécies em uma comunidade utiliza o conjunto completo de valores de P_i , por meio de diagramas nos quais se inserem os valores de P_i em relação ao posto de dominância das espécies. Assim, primeiro insere-se o valor de P_i da espécie mais comum, seguido pela segunda espécie mais comum, e assim sucessivamente até a inclusão da espécie mais rara. Diagramas de abundâncias relativas (*rank-abundance diagrams*) podem ser feitos para número de indivíduos, área coberta por indivíduos sésseis ou pela biomassa com que cada espécie contribui para a comunidade.

Algumas das diversas equações que têm sido ajustadas a diagramas de abundância relativa são mostradas na Figura 16.5. Destas, duas têm origem estatística (log-série e log-normal) e não possuem qualquer base sobre como as espécies interagem entre si.

os modelos de abundâncias relativas podem ser baseados em argumentos biológicos ou estatísticos

As demais levam em consideração aspectos das relações entre as condições, os recursos e os padrões de abundâncias das espécies (modelos nicho-orientados) e provavelmente são mais úteis em auxiliar a compreender os mecanismos envolvidos na organização de comunidades (Tokeshi, 1993). Ilustraremos a diversidade de abordagens pelas descrições das bases de quatro modelos nicho-orientados de Tokeshi (ver Tokeshi, 1993, para um tratamento completo). O *modelo de dominância por ocupação (dominance-preemption)*, que produz a menos equitável distribuição de espécies, conta com sucessivas espécies ocupando uma porção dominante (50% ou mais) do espaço de nicho restante; a primeira, espécie mais dominante, ocupa mais de 50% do espaço de nicho disponível, a seguinte mais de 50% do que restou, e assim sucessivamente. Uma distribuição um pouco mais equitativa é representada pelo *modelo fração-aleatória (random fraction model)*, em que sucessivas espécies invadem e ocupam uma porção arbitrária do espaço de nicho de qualquer espécie já presente. Neste caso, independentemente do *status* de dominância, todas as espécies estão sujeitas à divisão de nicho com igual probabilidade. O *modelo fracionário de MacArthur (MacArthur fraction model)*, por outro lado, assume que espécies com maiores nichos têm maior probabilidade de ser invadidas por novas espécies; isso resulta em uma distribuição mais equitativa do que o modelo fração-aleatória. Por último, o *modelo de decaimento de dominância (dominance-decay model)* é o inverso do modelo de dominância por ocupação, em que o maior nicho em uma dada assembléia sempre está sujeito a uma subsequente divisão (aleatória). Desse modo, neste modelo espera-se que a próxima espécie a invadir a comunidade colonize o espaço de nicho ocupado pela espécie mais abundante, produzindo a mais equitável distribuição de espécies de todos os modelos.

Os diagramas de abundâncias relativas, assim como os índices de riqueza, diversidade e equabilidade, devem ser vistos como abstrações da estrutura altamente complexa das comunidades que podem ser úteis quando fazemos comparações. Em princípio, a idéia é que, encontrando o modelo que melhor se ajusta aos dados, este poderia fornecer indícios dos processos subjacentes e, talvez, de como tais processos estes variam de uma amostra para outra. O progresso até o momento, entretanto, tem sido limitado, tanto devido aos problemas de interpretação quanto às dificuldades práticas em testar qual modelo melhor se ajusta aos dados (Tokeshi, 1993). Entretanto, alguns estudos têm tido sucesso em focar a atenção em mudanças de dominância/equabilidade em relação a mudanças ambientais. Assumindo que uma série geométrica pode ser apropriadamente aplicada, a Figura 16.5c mostra como a dominância aumenta regularmente enquanto a riqueza de espécies decresce durante o experimento de longa duração em campos de Rothamsted descrito anteriormente. A Figura 16.5d mostra como a riqueza de espécies de invertebrados e a equabilidade foram maiores em uma planta de riacho com arquitetura complexa, *Ranunculus yezoensis*, e que

os índices das comunidades são abstrações que podem ser úteis quando são feitas comparações

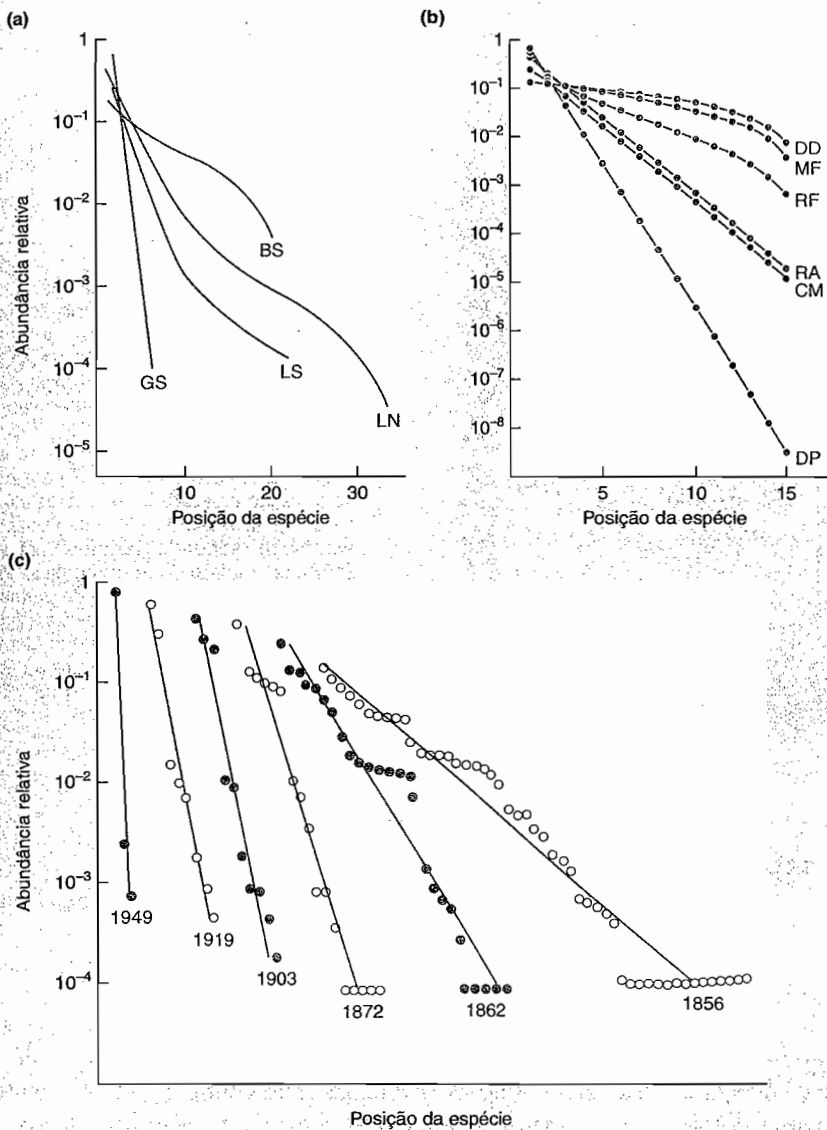


FIGURA 16.5 (a, b) Padrões de abundâncias relativas de vários modelos. Dois deles são baseados em distribuições estatísticas (LS e LN), enquanto os demais podem ser descritos como nicho-orientados. (a) BS = vara quebrada (*broken stick*); GS = série geométrica; LN = log-normal; LS = log-série. (b) CM = composto; DD = decaimento de dominância; DP = dominância por ocupação; MF = fracionário de MacArthur; RA = mistura aleatória; RF = fração aleatória. (c) Mudança no padrão de abundâncias relativas (com uma série geométrica ajustada) de espécies de plantas em um campo experimental sujeito à adição contínua de fertilizantes desde 1856 até 1949 [a-c] segundo Tokeshi, 1993). (Continua)

provê mais nichos potenciais, do que em uma planta estruturalmente simples, *Sparganium emersum*. Os diagramas de abundâncias relativas de ambas são mais próximos do modelo fração-aleatória do que do modelo fracionário de MacArthur. Por fim, a Figura 16.5e mostra como assembleias de bactérias colonizando lâminas de microscopia (biofilmes) em um lago mudam de uma distribuição log-normal para um padrão de série geométrica conforme o biofilme envelhece.

A composição taxonômica e a diversidade de espécies são apenas duas das muitas formas possíveis de descrever uma comunidade. Uma alternativa (não necessariamente a melhor, mas bem diferente) é descrever comunida-

abordagem energética: uma alternativa à descrição taxonômica

des e ecossistemas em termos de produto em pé e taxa de produção de biomassa pelas plantas, e seu uso e conversão por

microrganismos heterotróficos e animais. Estudos orientados dessa forma podem inicialmente descrever a teia alimentar e, após, definir a biomassa em cada nível trófico. Além disso, podem descrever os fluxos de energia e matéria, provindas do ambiente físico, que passam por organismos vivos e retornam para o ambiente físico. Tal abordagem pode possibilitar a detecção de padrões entre comunidades e ecossistemas que não possuem qualquer semelhança taxonômica. Essa abordagem será discutida nos Capítulos 17 e 18.

Um considerável esforço tem sido empregado para entender a ligação entre riqueza em espécies e funcionamento de ecossistemas (produtividade, decomposição e dinâmica de nutrientes). Entender o papel da riqueza em espécies nos processos ecossistêmicos é de particular importância na compreensão de como os humanos respondem à perda de biodiversidade. Discutiremos esse importante tópico na Seção 21.7.

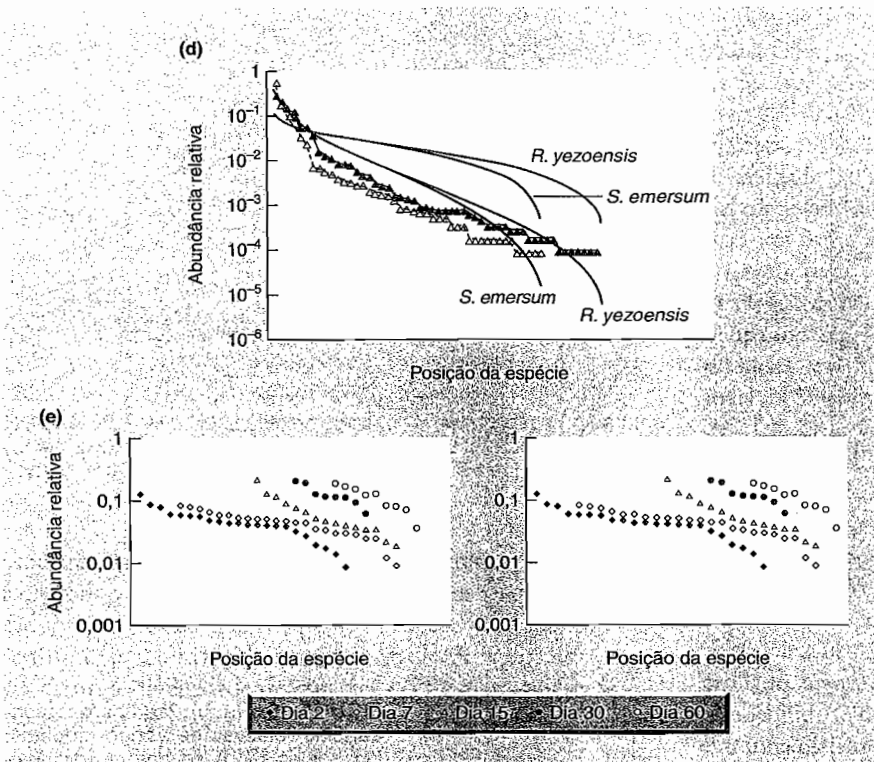


FIGURA 16.5 (continuação) (d) Comparação de padrões de abundâncias relativas de espécies de invertebrados associados à planta de riachos estruturalmente complexa *Ranunculus yezoensis* (▲) e à planta simples *Sparganium emersum* (△); linhas ajustadas representam o modelo fracionário de MacArthur (—, a de cima para *R. yezoensis* e a de baixo para *S. emersum*) e o modelo fração-aleatória (---, a de cima para *R. yezoensis* e a de baixo para *S. emersum*) (segundo Tanigushi *et al.*, 2003). (e) Padrão de abundâncias relativas (baseado em um índice de biomassa) de assembléias de bactérias em biofilmes de lagos com diferentes idades (os símbolos, da esquerda para a direita, representam os dias 2, 7, 15, 30, 60) (segundo Jackson *et al.*, 2001).

16.3. Padrões de comunidades no espaço

16.3.1. Análise de gradiente

A Figura 16.6 mostra as diversas formas de descrever a distribuição da vegetação empregadas no clássico estudo das Montanhas Great Smoky (Tennessee), EUA, onde espécies de árvores dão à vegetação sua característica principal. A Figura 16.6a mostra as características associações de árvores dominantes nas escarpas da montanha, desenhadas como se as comunidades tivessem limites bem-definidos. A escarpa da montanha na verdade provê uma ampla gama de condições para crescimento de plantas. Duas dessas condições, altitude e umidade, podem ser particularmente importantes na determinação da distribuição de várias espécies de árvores. A Figura 16.6b mostra as associações dominantes figuradas em termos dessas duas dimensões ambientais. Finalmente, a Figura 16.6c mostra a abundância individual de cada espécie de árvore (expressa como a porcentagem de todos os caules de árvores presentes) em relação a apenas um gradiente de umidade.

as distribuições de espécies ao longo de gradientes não terminam subitamente, mas lentamente

A Figura 16.6a é uma análise subjetiva indicando que a vegetação de áreas em particular difere de forma característica da de outras áreas. Isso poderia implicar que as várias comunidades são finalmente delimitadas. A Figura 16.6b dá a mesma impressão. Observe que

ambas as Figuras, 16.6a e b, são baseadas na descrição da vegetação. Entretanto, a Figura 16.6c refina o foco, concentrando-se no padrão de distribuição de cada espécie individualmente. Fica imediatamente óbvio que existe considerável sobreposição em suas distribuições – não existem limites bem-delimitados. As várias espécies de árvores são vistas agora como alinhadas ao longo do gradiente, com as caudas de suas distribuições sobrepondo-se. Os resultados dessa ‘análise de gradiente’ mostra que os limites de distribuição de cada espécie ‘não terminam subitamente, mas lentamente’. Muitos outros estudos de gradientes mostram resultados similares.

Talvez a principal crítica à análise de gradientes como um modo de detectar padrões em comunidades é que a escolha do gradiente é quase sempre subjetiva. O pesquisador procura por alguma característica do ambiente que parece ser importante para os organismos e depois organiza os dados das espécies de interesse ao longo do gradiente daquele fator. Ele não é necessariamente o fator mais apropriado para se escolher. O fato de algumas espécies de uma comunidade poderem ser arranjadas em uma seqüência ao longo de um gradiente de algum fator ambiental não prova que esse fator escolhido é correlacionado com o que realmente interessa na vida das espécies envolvidas. A análise de gradiente é apenas um pequeno passo no caminho da descrição objetiva de comunidades.

a escolha do gradiente é quase sempre subjetiva

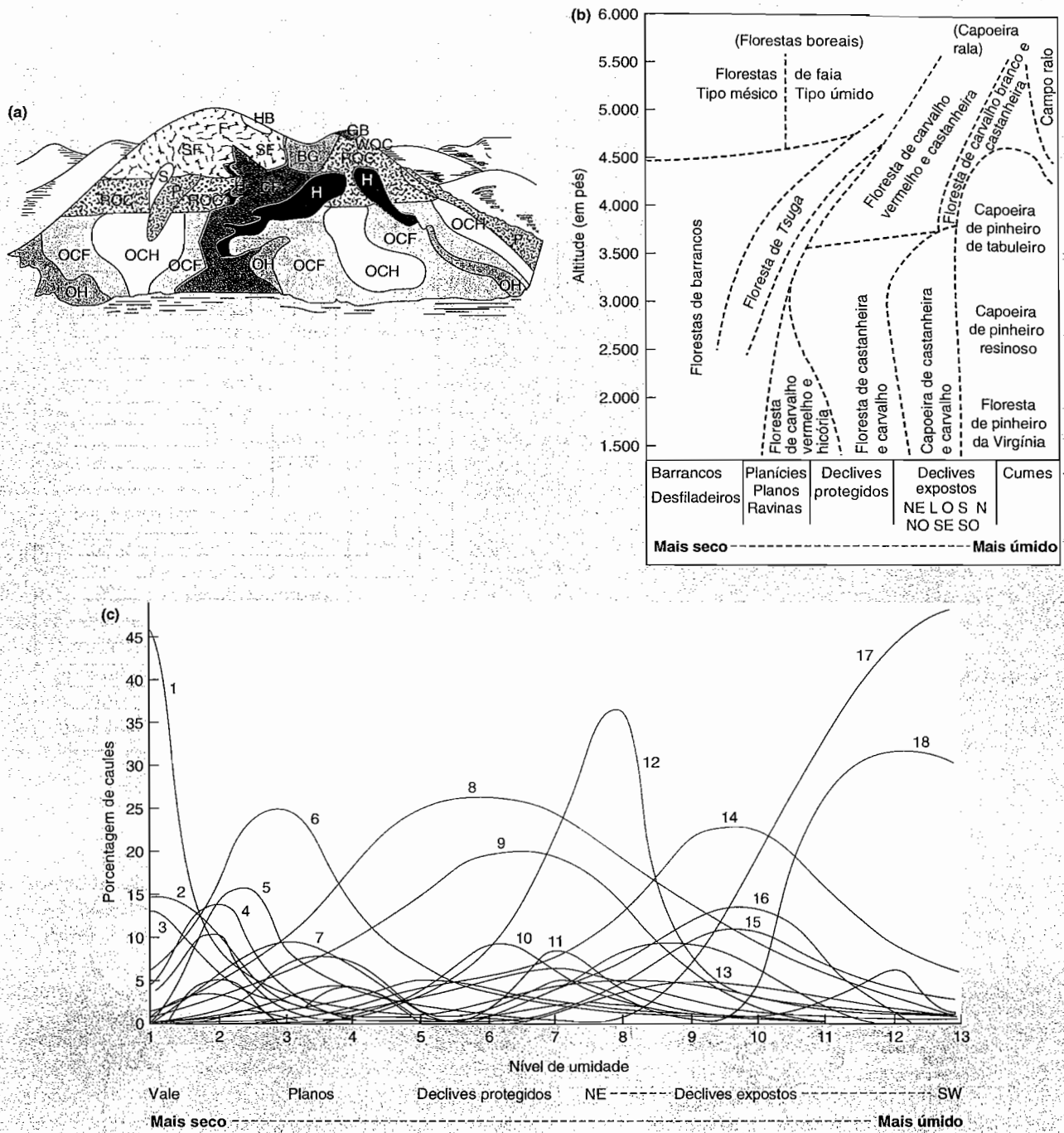


FIGURA 16.6 Três descrições contrastantes das distribuições de árvores dominantes características nas Montanhas Great Smoky, Tennessee. (a) Distribuição topográfica de tipos de vegetação sobre uma face-leste montanhosa idealizada e um vale. (b) Diagrama idealizado com o arranjo de tipos de vegetação de acordo com elevação e aspecto. (c) Distribuições de populações de árvores (porcentagem de caules presentes) ao longo de um gradiente de umidade. Tipos de vegetação: BG = clareira de faia; CF = floresta de barranco; F = floresta de abeto; GB = campo ralo; H = floresta de *Tsuga*; HB = capoeira rala; OCF = floresta de castanheira e carvalho; OCH = capoeira de castanheira e carvalho; OH = carvalho e hícórgia; P = floresta de pinheiro e urzal; ROC = floresta de carvalho vermelho e castanheira; S = floresta de espruce; SF = floresta de espruce e abeto; WOC = floresta de carvalho branco e castanheira. Espécies mais importantes: 1 = *Halesia monticola*; 2 = *Aesculus octandra*; 3 = *Tilia heterophylla*; 4 = *Betula alleghaniensis*; 5 = *Liriodendron tulipifera*; 6 = *Tsuga canadensis*; 7 = *B. lenta*; 8 = *Acer rubrum*; 9 = *Cornus florida*; 10 = *Carya alba*; 11 = *Hamamelis virginiana*; 12 = *Quercus montana*; 13 = *Q. alba*; 14 = *Oxydendrum arboreum*; 15 = *Pinus strobus*; 16 = *Q. coccinea*; 17 = *P. virginiana*; 18 = *P. rigida* (segundo Whittaker, 1956).

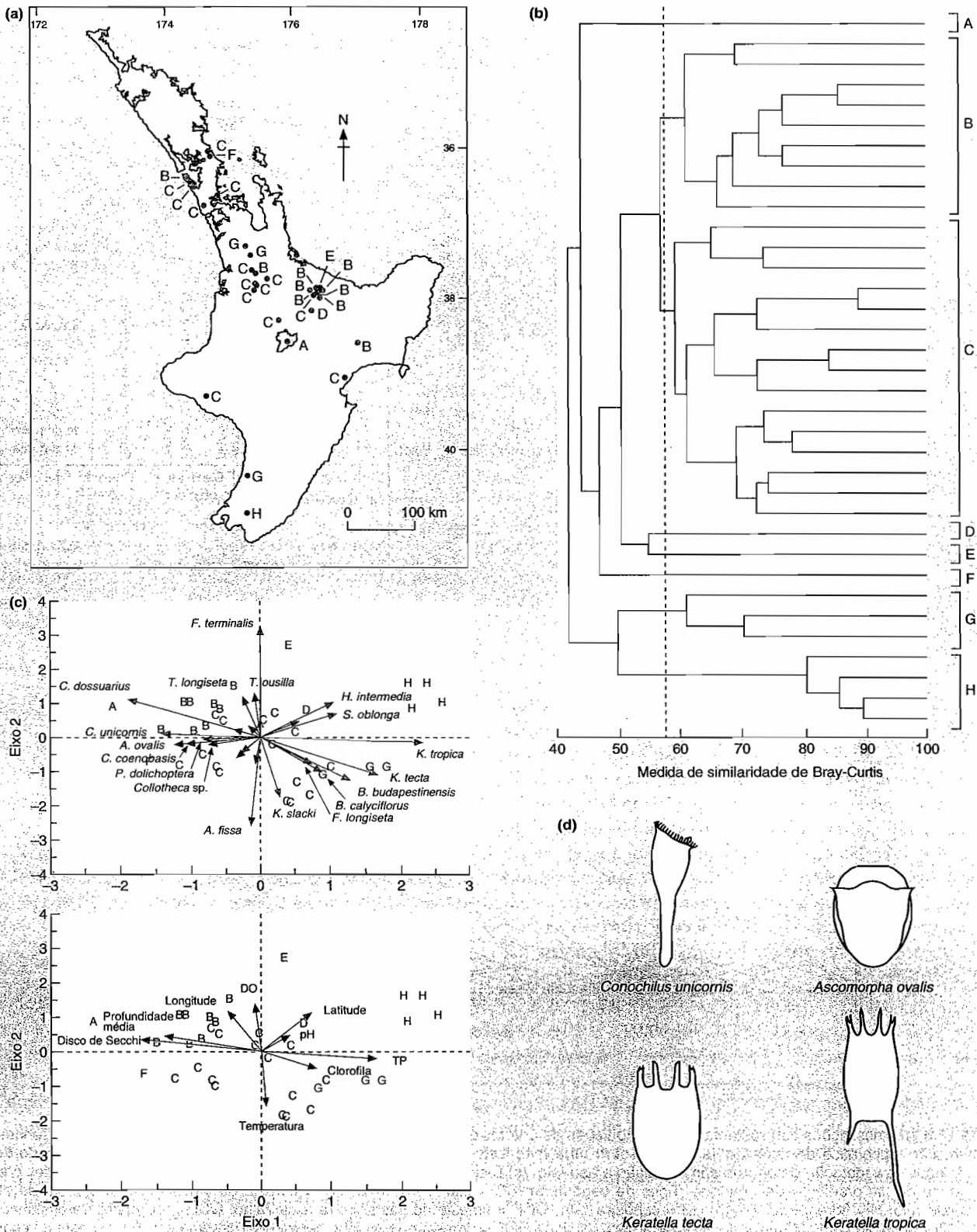


Figura 16.7. (a) Trinta e um lagos na Ilha do Norte, Nova Zelândia, onde comunidades de rotíferos (78 espécies no total) foram amostradas e descritas. (b) Resultado da análise de agrupamento (classificação) dos dados de composição de espécies dos 31 lagos (com base na medida de similaridade de Bray-Curtis); comunidades mais similares entre si são agrupadas, e oito grupos podem ser identificados (A a H). (c) Resultado da análise de correspondência canônica (ordenação). As posições no espaço de ordenação são mostradas para os lagos (indicados com as letras A a H, que correspondem ao resultado da classificação), para as espécies de rotíferos (setas laranjas no painel superior) e para os fatores ambientais (setas laranjas no painel inferior). (d) Silhuetas de quatro espécies de rotíferos (segundo Duggan *et al.*, 2002).

16.3.2 Classificação e ordenação de comunidades

Técnicas estatísticas objetivas têm sido desenvolvidas com o intuito de remover a subjetividade na descrição de comunidades. Essas técnicas permitem que os dados obtidos de estudos de comunidades identifiquem por si só padrões, sem a influência de idéias pré-concebidas do pesquisador sobre quais espécies tendem a se associar ou qual variável ambiental é mais fortemente correlacionada com as distribuições das espécies. Uma de tais técnicas é a classificação.

a classificação envolve a aglomeração de comunidades similares em grupos

A *classificação* começa com a presunção de que comunidades consistem em entidades relativamente discretas. Ela produz grupos de comunidades relacionadas por meio de um processo conceitualmente similar à classificação taxonômica. Em taxonomia, indivíduos similares são agrupados em espécies, espécies similares em gêneros, e assim sucessivamente. Na classificação de comunidades, aquelas com composição de espécies semelhantes são agrupadas em subconjuntos, estes podendo ser posteriormente combinados caso seja de interesse (ver Ter Braak e Prentice, 1988, para detalhes do procedimento).

As comunidades de rotíferos de diversos lagos na Ilha do Norte, Nova Zelândia (Figura 16.7a), foram submetidas a uma técnica de classificação chamada análise de agrupamento (Duggan *et al.*, 2002). Oito grupos ou classes foram identificados (Figura 16.7b), cada um baseado simplesmente no conjunto de espécies presentes e suas abundâncias. A distribuição espacial de cada grupo de comunidades de rotíferos dos lagos da Nova Zelândia é mostrado na Figura 16.7a. Observe que existe pouca relação espacial consistente; as comunidades em cada grupo estão dispersas por toda a ilha. Isso ilustra um ponto positivo de classificação. Os métodos de classificação mostram a estrutura dentro de uma série de comunidades sem a necessidade de indicar, *a priori*, alguma variável ambiental supostamente relevante, um procedimento necessário na análise de gradiente.

na ordenação, comunidades são posicionadas em um gráfico, de forma que aquelas mais semelhantes em composição fiquem mais próximas

Ordenação é um tratamento matemático que permite que comunidades sejam organizadas em um gráfico de modo que aquelas mais similares entre si em composição de espécies e abundância relativa apareçam em locais próximos. Por outro lado, aquelas comunidades que diferem muito na importância relativa das espécies

compartilhadas, ou que possuem composições de espécies algo distintas, serão posicionadas em locais distantes. A Figura 16.7c mostra a aplicação de uma técnica de ordenação chamada análise de correspondência canônica (*canonical correspondence analysis*, CCA) às comunidades de rotíferos (Ter Braak & Smilauer, 1998). A CCA também possibilita que padrões de comunidades sejam examinados em relação a variáveis am-

bientais. Obviamente, o sucesso do método neste caso depende da amostragem de variáveis ambientais apropriadas. Esse é um detalhe importante no procedimento – talvez não tenhamos medido os atributos do ambiente que são mais relevantes. As relações entre a comunidade de rotíferos e diversos fatores físico-químicos são mostradas na Figura 16.7c. O elo entre classificação e ordenação pode ser compreendido notando-se que comunidades aglomeradas nos grupos A a H, obtidas a partir da classificação, são separadas de forma relativamente distinta no gráfico de ordenação da CCA.

As comunidades das classes A e B tendem a associar-se a águas bastante transparentes ('profundidade do disco de Secchi'), enquanto aquelas dos grupos G e H estão associadas com altas concentrações de fósforo total e clorofila; os grupos restantes aparecem em posições intermediárias. Os lagos sujeitos a um grande aporte de fertilizantes usados na agricultura ou que recebem esgoto são descritos como eutróficos. Eles tendem a ter alta concentração de fósforo, levando a níveis mais elevados de clorofila e menor transparência (uma maior abundância de células de fitoplâncton). Evidentemente, as comunidades de rotíferos são muito influenciadas pelo nível de eutrofização ao qual o lago esta sujeito. Espécies de rotíferos características de condições particularmente eutróficas, como *Keratella tecta* e *K. tropica* (Figura 16.7d), foram fortemente representadas nos grupos G e H, enquanto aquelas associadas com condições mais naturais, como *Conochilus unicornis* e *Ascomorpha ovalis*, foram comuns nos grupos A e B.

O nível de eutrofização, entretanto, não é o único fator significativo na explicação da composição das comunidades de rotíferos. O grupo C, por exemplo, embora característico de concentrações intermediárias de fósforo, pode ser diferenciado ao longo do eixo 2 de acordo com a concentração de oxigênio dissolvido e a temperatura do lago (ambas relacionadas negativamente devido à solubilidade do oxigênio diminuir com o aumento da temperatura).

O que esses resultados indicam? Primeiro, e mais especificamente, as correlações com fatores ambientais, reveladas pelas análises, fornecem algumas hipóteses a serem testadas sobre as relações entre composição da comunidade e fatores ambientais subjacentes. (Lembre que correlação não necessariamente implica em uma relação causal. Por exemplo, oxigênio dissolvido e composição da comunidade podem variar juntos devido a uma resposta comum a outro fator ambiental. Uma ligação causal direta só pode ser provada por meio de experimentação controlada.)

Um segundo e mais genérico ponto é relevante para a discussão da natureza da comunidade. Os resultados enfatizam que, sob um conjunto particular de condições, é provável a ocorrência de uma associação previsível de espécies. Isso mostra que ecólogos de comunidades possuem mais do que um conjunto arbitrário e mal-definido de espécies para estudar.

subseqüentemente, é necessário questionar o que está variando ao longo dos eixos do gráfico

a ordenação pode gerar hipóteses para testes posteriores

16.3.3 Problemas de limites em ecologia de comunidades

comunidades são entidades discretas com limites bem definidos?

Talvez existam comunidades separadas umas das outras por limites claros e bem-definidos, em que grupos de espécies distribuem-se de forma adjacente, sem se interpretarem. Se elas existem, elas são excepcionais. O encontro do ambiente terrestre com o ambiente aquático pode parecer um limite bem-definido, mas sua artificialidade é indicada por lontras e rãs que regularmente o atravessam, e os muitos insetos aquáticos que passam sua vida larval na água, mas que o estágio alado adulto vivem na terra ou no ar. Na terra, ocorrem limites relativamente bem-delimitados entre tipos de vegetação sobre rochas ácidas e básicas onde se encontram afloramentos, ou onde estão justapostas rochas do tipo serpentina (um termo aplicado a um mineral rico em silicato de magnésio) e não-serpentina. Entretanto, mesmo em tais situações, minerais são lixiviados e ultrapassam os limites, que se tornam progressivamente mais tênues. A afirmação mais segura que podemos fazer sobre limites de comunidades é que provavelmente eles não existam, embora alguns sejam muito mais bem-delimitados que outros. Um ecólogo pode tirar mais proveito enfocando as formas pelas quais as comunidades se interpenetram do que procurando por limites cartográficos finos.

a comunidade nem tanto um superorganismo...

No primeiro quarto do século XX, houve considerável debate sobre a natureza da comunidade. Clements (1916) idealizou a comunidade como um tipo de *superorganismo*, cujas espécies componentes seriam muito unidas, tanto no presente quanto durante suas histórias evolutivas compartilhadas. Portanto, populações e comunidades individuais compartilhariam relações entre si de forma semelhante àquelas observadas entre células, tecidos e organismos.

O conceito *individualista* imaginado por Gleason (1926) e outros autores ao contrário, via as relações entre espécies coexistentes apenas como resultado de suas similaridades quanto a exigências e tolerâncias (e parcialmente devido ao acaso). Adotando essa visão, fronteiras de comunidades não precisariam ser bem-delimitadas, e associações de espécies seriam muito menos previsíveis do que poderíamos esperar do conceito de superorganismo.

A visão atual é próxima do conceito individualista. Os resultados de análises diretas de gradiente, ordenação e classificação indicam que uma dada localidade, em virtude principalmente de suas características físicas, possui uma associação de espécies razoavelmente previsível. Entretanto, uma dada espécie que ocorra em uma associação previsível, provavelmente também ocorre com outros grupos de espécies sob condições diferentes em outros locais.

Um ponto adicional deve ficar claro quando consideramos a questão da heterogeneidade e dos limites ambientais. A heterogeneidade espacial na distribuição de comunidades pode ser vista

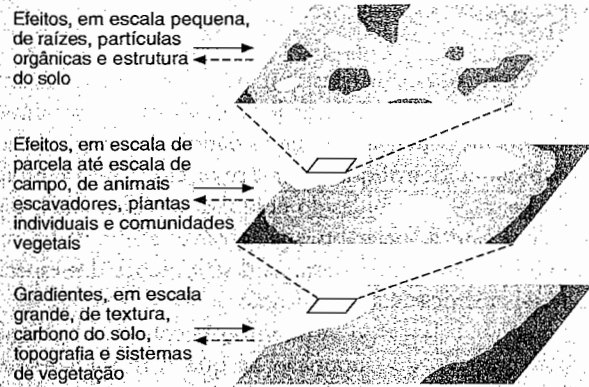


FIGURA 16.8 Determinantes de heterogeneidade espacial de comunidades de organismos de solo incluindo bactérias, fungos, nematóides, ácaros e colêmbolos (segundo Ettema e Wardle, 2002).

dentro de uma série de escalas aninhadas. A Figura 16.8, por exemplo, mostra padrões de heterogeneidade espacial em comunidades de organismos de solo acontecendo em escalas de hectares a milímetros quadrados (Ettema e Wardle, 2002). Na escala maior, esses organismos refletem padrões em fatores ambientais relacionados à topografia e à distribuição de diferentes comunidades vegetais. Porém, no outro extremo, podem estar presentes padrões em escala menor, resultantes da localização individual de raízes ou propriedades locais do solo. As fronteiras entre esses padrões das diferentes escalas provavelmente também são tênues.

Se as comunidades possuem ou não fronteiras bastante ou pouco definidas é uma questão importante, embora ela não seja a consideração fundamental.

... mais um nível de organização

Ecologia de comunidades é o estudo do *nível de organização de comunidades* e não o estudo de uma unidade espacial ou temporalmente definível. Ela trata da estrutura e atividade da assembléia de espécies, em geral em um ponto no espaço e no tempo. Não é necessário haver limites discretos entre comunidades para se estudar ecologia de comunidades.

16.4 Padrões de comunidades no tempo

Assim como as importâncias relativas das espécies variam no espaço, os padrões de abundância podem mudar no tempo. Em ambos os casos, uma espécie ocorrerá apenas onde e quando: (i) elas forem capazes de alcançar uma localidade; (ii) existirem condições e recursos apropriados; e (iii) não forem impedidas por competidores, predadores e parasitos. Uma seqüência temporal no aparecimento e desaparecimento de espécies, portanto, necessitaria que condições, recursos e/ou a influência de inimigos variassem com o tempo.

Para muitos organismos, particularmente aqueles de vida curta, suas importâncias relativas mudam com a época do ano,

visto que indivíduos passam seu ciclo de vida em um contexto de mudança sazonal. Às vezes, a composição da comunidade muda devido a uma mudança física externa, como o aterramento de um marisma que acaba sendo substituído por uma floresta. Em outros casos, padrões temporais são simplesmente reflexos de mudanças em recursos-chave, como o que ocorre na seqüência de organismos heterotróficos associados com depósitos fecais ou carcaças à medida que estas vão sendo decompostas (ver Figura 11.2). A explicação para tais padrões temporais é um tanto direta e, portanto, não nos deteremos no assunto aqui. Também não aprofundaremos a discussão sobre variações de abundância de espécies em comunidades de um ano para o outro, visto que populações individuais respondem a uma infinidade de fatores que influenciam a reprodução e a sobrevivência (abordados nos Capítulos 5, 6 e 8 a 14).

Enfocaremos os padrões de mudanças na comunidade que acontecem após uma perturbação, definida como um evento discreto que remove organismos (Townsend & Hildrew, 1994) ou interfere na comunidade por meio de influência na disponibilidade de espaço ou recursos alimentares, ou por mudanças no ambiente físico (Pickett e White, 1985). Tais perturbações são comuns em todos os tipos de comunidades. Em florestas, elas podem ser causadas por ventos fortes, terremotos, elefantes, madeireiros ou simplesmente pela morte de uma árvore devido a doenças ou idade avançada. Agentes de perturbação em campos incluem geadas, animais fossoriais e os dentes, patas, excrementos ou carcaças de animais pastadores. Em costões rochosos ou recifes de corais, as perturbações podem resultar da ação de ondas fortes durante furacões, tsunamis, batimento de troncos ou barcos ancorados, ou pelas nadadeiras de mergulhadores pouco cuidadosos.

16.4.1 Comunidades controladas por fundação e por dominância

controle por fundação: muitas espécies são equivalentes em suas capacidades de colonização

Podemos postular dois diferentes tipos fundamentais de resposta de comunidades a perturbações de acordo com as relações competitivas exibidas pelas espécies componentes – controladas por fundação ou controladas por dominância (Yodzis, 1986). As comunidades *controladas por fundação* ocorrerão se diversas espécies forem aproximadamente equivalentes em suas capacidades de colonizar uma clareira deixada por uma perturbação, forem bem-adaptadas ao ambiente abiótico e puderem se manter no local até sua morte. Nesse caso, o resultado de uma perturbação é essencialmente uma loteria. A ganhadora é a espécie que por acaso consiga chegar e se estabelecer primeiro no local perturbado. As dinâmicas de comunidades controladas por fundação são discutidas na Seção 16.7.4.

As comunidades *controladas por dominância* são aquelas em que algumas espécies são competitivamente superiores a outras, de modo que um colonizador inicial de uma clareira

aberta por uma perturbação não pode necessariamente se manter nela. Nesses casos, as perturbações podem levar a seqüências razoavelmente previsíveis de espécies, pois diferentes espécies têm diferentes estratégias de exploração de recursos – espécies iniciais são boas colonizadoras e crescem rapidamente, enquanto espécies tardias podem tolerar níveis baixos de recursos e crescer até a maturidade na presença de espécies iniciais, excluindo estas últimas competitivamente. Essas situações são conhecidas pela expressão *sucessão ecológica*, definida como um *padrão de colonização e extinção de populações de espécies não sazonal, direcionado e contínuo em um dado local*.

controle por dominância: alguns dos potenciais colonizadores são competitivamente dominantes

16.4.2 Sucessões primária e secundária

Nosso enfoque é nos padrões sucessionais que ocorrem após a exposição de novas áreas. Se a área exposta não havia sido previamente influenciada por comunidades, a seqüência de espécies é denominada de *sucessão primária*. Escorrimento de lava e planícies de pedra-pomes causadas por erupções vulcânicas (ver Seção 16.4.3), crateras criadas após o impacto de meteoros (Cockell & Lee, 2002), substratos expostos após o retraimento de geleiras (Crocker & Major, 1955) e dunas recentemente formadas (ver Seção 16.4.4) são exemplos. Nos casos em que a vegetação de uma área foi parcial ou completamente removida, mas permanecem solos bem-desenvolvidos, com sementes e esporos, a seqüência de espécies que se sucede é chamada de *sucessão secundária*. A perda localizada de árvores devido a doenças, ventos fortes, fogo ou tombamento pode ocasionar a sucessão secundária, assim como o abandono após cultivo em propriedades rurais (a chamada sucessão em campos abandonados – ver Seção 16.4.5).

sucessão primária: área exposta não influenciada previamente por uma comunidade

As sucessões em áreas recentemente expostas tipicamente levam diversas centenas de anos para atingir sua conclusão. Entretanto, um processo precisamente análogo ocorre entre animais e algas sobre paredes rochosas recém-desnudas na zona marinha do infralitoral, embora essa sucessão ocorra dentro de mais ou menos uma década (Hill *et al.*, 2002). O período de vida como pesquisador de um ecólogo é suficiente para abranger uma sucessão no infralitoral, mas não para aquela seguindo o retraimento de geleiras. Felizmente, entretanto, informações podem ser obtidas mesmo das mais longas escalas temporais. Com freqüência, estágios sucessionais no tempo podem estar representados por gradientes de comunidades no espaço. O uso de mapas históricos, datação com carbono ou outras técnicas possibilitam estimar a idade da comunidade desde a exposição da área. Uma série de comunidades presentes hoje em

sucessão secundária: vestígios de comunidades anteriores ainda estão presentes

dia, mas correspondentes a diferentes períodos de tempo desde o início da sucessão, podem ser usadas para inferir o processo de sucessão. Entretanto, deve-se julgar com cautela se as diversas comunidades dispersas no espaço realmente representam os vários estágios de sucessão. Devemos lembrar, por exemplo, que em áreas temperadas do hemisfério norte a vegetação pode ainda estar sofrendo recolonização e respondendo a mudanças climáticas da última era glacial (ver Capítulo 1).

16.4.3. Sucessão primária em lavas vulcânicas

facilitação: espécies iniciais na sucessão em lavas vulcânicas preparam o terreno para as tardias

A sucessão primária em derrames basálticos vulcânicos na Ilha Miyakejima, Japão, foi inferida a partir de uma cronossequência conhecida (16, 37, 125 e > 800 anos de idade) (Figura 16.9a). No derrame de 16 anos de idade, o solo era bem esparso e não

continha nitrogênio; a vegetação inexistia, exceto por alguns

indivíduos baixos de amieiro (*Alnus sieboldiana*). Nas parcelas mais antigas, 113 táxons foram registrados, incluindo samambaias, ervas perenes, lianas e árvores. De maior importância nessa sucessão primária foram: (i) o sucesso em colonização da lava nua por amieiro, planta fixadora de nitrogênio; (ii) a facilitação (por meio da melhora na disponibilidade de nitrogênio) de *Prunus speciosa*, intermediária na sucessão, e *Machilus thunbergii*, arbórea perenifólia sucessional tardia (iii) a formação de uma floresta mista com tendência a excluir *A. sieboldiana* e *P. speciosa*; e (iv) finalmente, a substituição de *M. thunbergii* por *Castanopsis sieboldii*, uma espécie arbórea de ciclo mais longo (Figura 16.9b).

16.4.4. Sucessão primária em dunas costeiras

Uma cronossequência extensa foi obtida a partir de dunas em topos de montes litorâneos na costa do Lago Michigan, nos EUA. Treze topos de idade conhecida (30 a 440 anos de ida-

importância da disponibilidade de sementes, em vez da facilitação durante sucessão em dunas

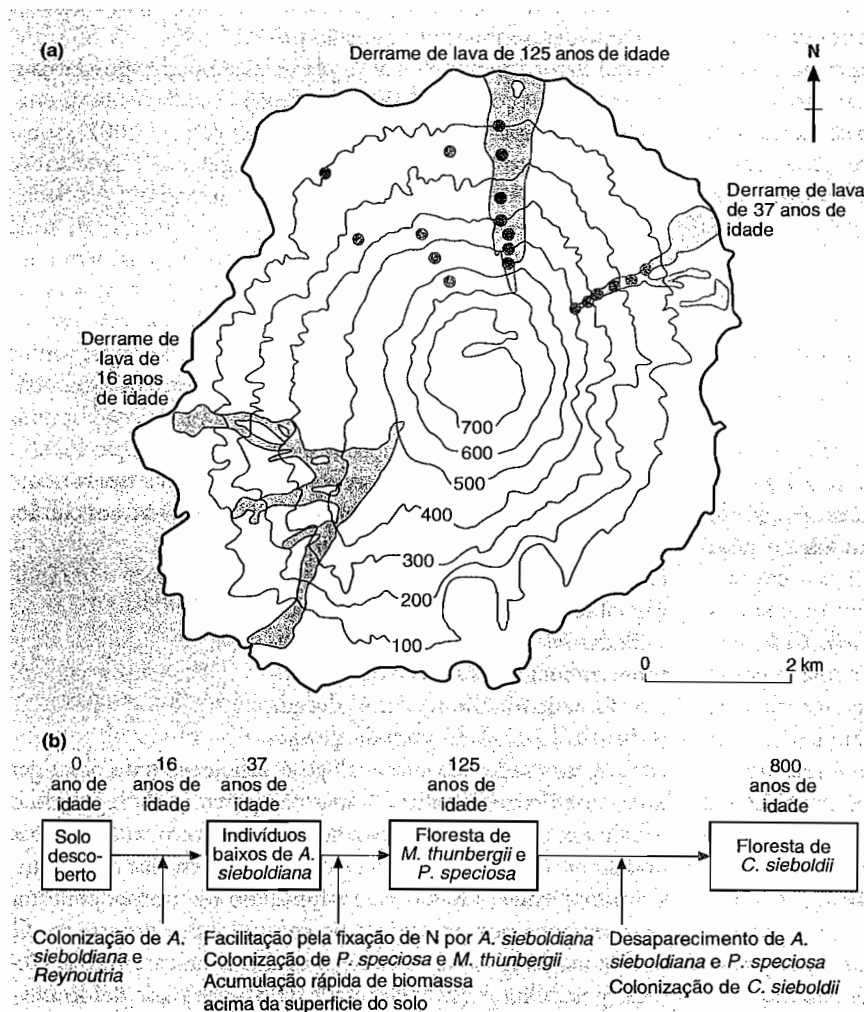


FIGURA 16.9 (a) A vegetação foi descrita para derrames de lava ocorridos há 16, 37 e 125 anos na Ilha Miyakejima, Japão. A análise do derrame de lava de 16 anos foi não-quantitativo (nenhum sítio amostral é indicado). Os locais de amostragem em outros derrames são indicados como círculos laranja. Os locais fora dos três derrames possuem pelo menos 800 anos. (b) Características principais da sucessão primária em relação ao tempo desde o derrame de lava (segundo Kamijo *et al.*, 2002).

de) mostram um padrão claro de sucessão primária em direção à floresta (Lichter, 2000). A gramínea das dunas *Ammophila breviligulata* domina os topos das dunas, mais jovens e ainda móveis, embora os arbustos *Prunus pumila* e *Salix* spp. também estejam presentes. Dentro de 100 anos, espécies são substituídas por arbustos perenifólios tais como *Juniperus communis* e pela gramínea cespitosa das pradarias *Schizachyrium scoparium*. Coníferas como *Pinus* spp., *Larix laricina*, *Picea strobus* e *Thuja occidentalis* iniciam a colonização das dunas dos topos após 150 anos, e um misto de floresta de *Pinus strobus* e *P. resinosa* desenvolve-se entre 225 e 400 anos. Árvores caducifólias como o carvalho (*Quercus rubra*) e o bordo (*Acer rubrum*) não se tornam componentes importantes da floresta antes de 440 anos.

É comum pensar que espécies sucessionais iniciais em dunas facilitam espécies tardias pela adição de matéria orgânica ao solo e pelo aumento da disponibilidade de umidade e nitrogênio (assim como na sucessão primária vulcânica). Entretanto, adições experimentais de sementes e experimentos com transplantes de plântulas têm mostrado que espécies tardias são capazes de germinar em dunas jovens (Figura 16.10a). Enquanto o solo mais desenvolvido de dunas antigas pode propiciar melhor desempenho de espécies sucessionais tardias, o sucesso de colonização em dunas jovens é restrito principalmente por limitação na dispersão de sementes e predação de sementes por roedores (Figura 16.10b). *A. breviligulata* em geral coloniza dunas jovens e ativas por meio de crescimento vegetativo horizontal. *S. scoparium*, uma das dominantes em dunas ainda abertas, precedentes ao desenvolvimento

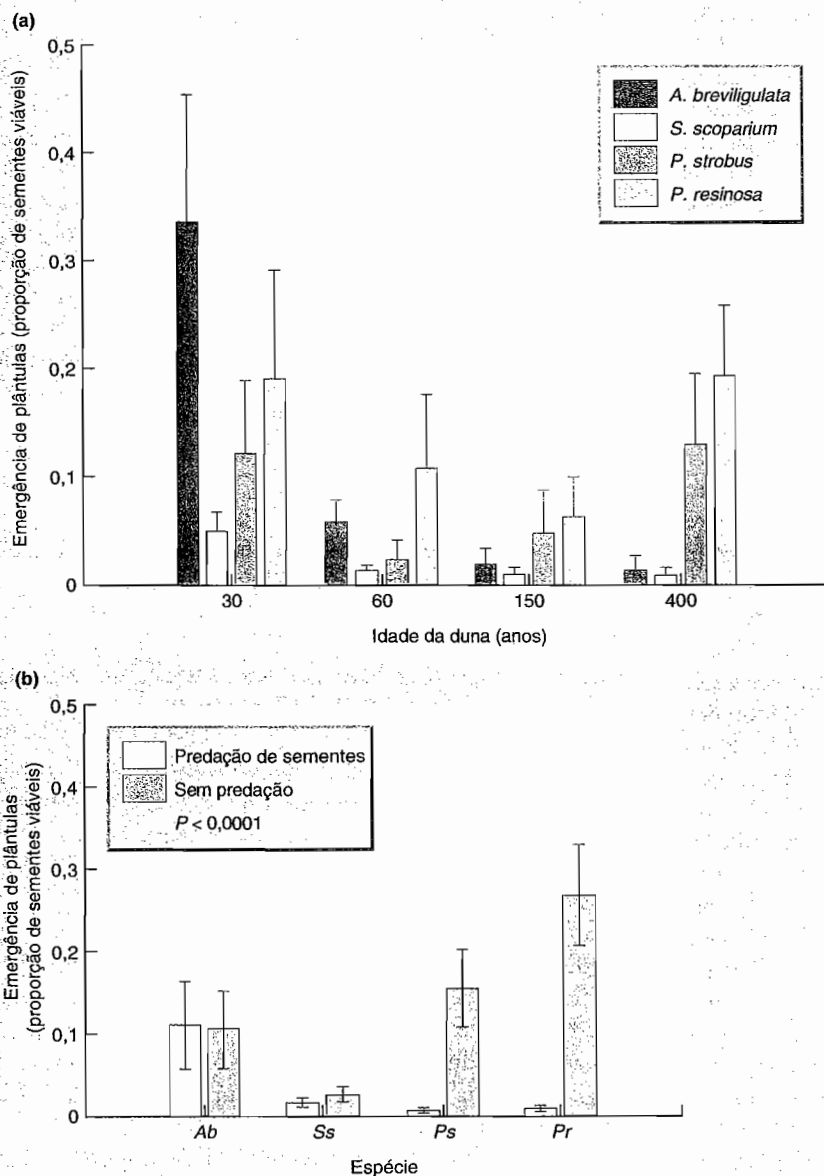


FIGURA 16.10 Plântulas emergentes (médias + EP) de sementes de espécies caracteristicas de diferentes estágios sucessionais adicionadas a dunas de quatro idades. (b) Plântulas emergentes de quatro espécies (Ab = *Ammophila breviligulata*; Ss = *Schizachyrium scoparium*; Ps = *Pinus strobus*; Pr = *Pinus resinosa*) na presença e na ausência de roedores predadores de sementes (segundo Lichter, 2000).

de floresta, possui taxas de germinação e estabelecimento de plântulas não melhores que *Pinus*, embora suas sementes não sejam predadas. Além disso, *S. scoparium* possui a vantagem de atingir rapidamente a maturidade e poder continuar a produzir sementes em uma taxa alta. Essas espécies iniciais acabam sendo excluídas competitivamente conforme árvores se estabelecem e crescem. Lichter (2000) considera que a sucessão em dunas é descrita melhor em termos de dinâmicas transitórias de colonização e deslocamento competitivo, e não como o resultado de facilitação por espécies iniciais (melhorando as condições de solo) seguidas por deslocamento competitivo.

16.4.5 Sucessão secundária em campos abandonados

campos antigos abandonados: sucessão para floresta na América do Norte...

A sucessão em campos abandonados têm sido particularmente bem-estudada ao longo da parte leste dos EUA, onde muitas propriedades foram abandonadas por fazendeiros que se mudaram para o oeste após a expansão de fronteira, no século XIX (Tilman, 1987, 1988). A maioria das florestas mistas de coníferas e latifoliadas pré-coloniais destruída, mas a regeneração foi rápida. Em muitos locais, estão disponíveis para estudo muitos sítios abandonados por diferentes períodos, e para os quais existem registros. A sequência típica de vegetação dominante é ervas anuais, plantas herbáceas perenes, arbustos, árvores sucessionais iniciais e árvores sucessionais tardias.

... mas para campos na China

A sucessão em campos abandonados também tem sido estudada no produtivo Platô Loess, na China, que durante milênios tem sido afetado por atividades humanas, de modo que restam poucas áreas com vegetação natural. O governo chinês iniciou alguns projetos de conservação focados na recuperação de ecossistemas impactados. Uma grande questão é saber se a vegetação clímax do Platô será estepe ou floresta. Wang (2002) estudou a vegetação em quatro parcelas abandonadas por fazendeiros por diferentes períodos conhecidos (3, 26, 46 e 149 anos). Ele foi capaz de avaliar a idade de suas parcelas de maneira pouco usual. Cemitérios na China são sagrados, e atividades humanas são proibidas ao seu redor – registros nas lápides indicam por quanto tempo a área deixou de ser usada para produção agrícola. De um total de 40 espécies de plantas identificadas, diversas foram consideradas dominantes em quatro estágios sucessionais (em termos de abundância relativa e cobertura relativa do solo). No primeiro estágio (fazendas abandonadas recentemente), *Artemisia scoparia* e *Seraria viridis* foram as mais características; aos 26 anos, *Lespedeza davurica* e *S. viridis* dominaram; aos 46 anos, *Stipa bungeana*, *Bothriochloa ischaemum*, *Artemisia gmelinii* e *L. davurica* foram as mais importantes; e, aos 149 anos, *B. ischaemum* e *A. gmelinii* foram dominantes (Figura 16.11). As espécies sucessionais iniciais eram

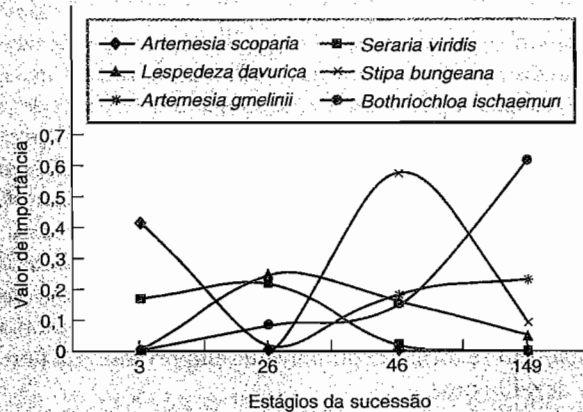


FIGURA 16.11 Variação na importância relativa de seis espécies durante sucessão em campos abandonados no Platô Loess na China (segundo Wang, 2002).

anuais e bianuais com grande produção de sementes. Após 26 anos, a erva perene *L. davurica*, com sua capacidade de se expandir lateralmente por meio de crescimento vegetativo e um bem-desenvolvido sistema de raízes, substituiu *A. scoparia*. A parcela de 46 anos de idade foi caracterizada pela maior riqueza de espécies e pela diversidade de estratégias de história de vida, sendo dominada por estilos de vida perenes. A dominância de *B. ischaemum* em 149 anos foi relacionada à sua natureza perene, à capacidade de se expandir por meio de clones e à grande capacidade competitiva. Assim como nos estudos de Tilman (1987, 1988) na América do Norte, a quantidade de nitrogênio no solo aumentou durante a sucessão e pode ter facilitado algumas espécies na sucessão. Wang concluiu que a gramínea *B. ischaemum* é a espécie clímax naqueles habitats do Platô Loess, e que, portanto, parece provável que a vegetação tenda a ser a estepe, e não a floresta.

16.5 Probabilidades de substituição de espécies durante sucessões

Um modelo de sucessão desenvolvido por Horn (1981) lançou alguma luz sobre o processo de sucessão. Esse autor percebeu que em comunidades florestais hipotéticas seria possível prever mudanças na composição de árvores, considerando dois aspectos. Primeiro, seria necessário conhecer, para cada espécie de árvore, a probabilidade de que, dentro de um intervalo de tempo em particular, um indivíduo fosse substituído por outro da mesma espécie ou de outra espécie. Segundo, uma composição inicial teria de ser assumida.

a sucessão florestal pode ser representada por um modelo de substituição de árvore-por-árvore...

Horn considerou que a representatividade proporcional das várias espécies de indivíduos jovens estabelecidas abaixo de

TABELA 16.1 Uma matriz de transição de árvore-por-árvore de 50 anos segundo Horn (1981). A tabela mostra a probabilidade de substituição de um indivíduo por outro da mesma ou de outra espécie após 50 anos

Ocupante atual	Ocupante após 50 anos			
	Bétula cinzenta	<i>Blackgum</i>	Bordo vermelho	Faia
Bétula cinzenta	0,05	0,36	0,50	0,09
<i>Blackgum</i>	0,01	0,57	0,25	0,17
Bordo vermelho	0,0	0,14	0,55	0,31
Faia	0,0	0,01	0,03	0,96

uma árvore adulta refletia a probabilidade de uma árvore individual ser substituída por uma daquelas espécies. Utilizando essa formulação, ele estimou a probabilidade de, após 50 anos, um local hoje ocupado por uma dada espécie ser ocupado por outra espécie ou, ainda, ser ocupado pela mesma espécie (Tabela 16.1). Assim, por exemplo, há 5% de chance de um local ocupado atualmente pela bétula cinzenta ainda ter essa espécie após 50 anos, enquanto há 36% de chance de ele ser ocupado por *blackgum*, 50% pelo bordo vermelho e 9% pela faia.

Iniciando com a distribuição observada das espécies de dossel em uma mata em New Jersey, EUA, que tinha 25 anos, Horn modelou as mudanças em composição de espécies ao longo de diversos séculos. Esse processo é ilustrado de forma simplificada na Tabela 16.2 (que trata de apenas quatro das espécies presentes). O avanço desse tipo hipotético de sucessão possibilita fazer diversas previsões. O bordo vermelho deve dominar rapidamente, enquanto a bétula cinzenta desaparecerá. A faia deverá aumentar devagar, até tardiamente ser dominante, e *blackgum* e bordo vermelho devem persistir em baixas abundâncias. Todas essas previsões são comparadas com o que acontece em uma sucessão real (coluna final).

... que prevê uma composição estável de espécies e o tempo necessário para alcançá-la

O aspecto mais interessante do modelo de Horn, conhecido como cadeia de Markov, é que, em tempo suficiente, ele converge para um estado estacionário com composição de espécies estável e que é independente da composição inicial da floresta. O resultado final é inevitável (ele só depende da matriz de probabilidades de substituição) e será alcançado não importando se o ponto inicial era 100% bétula cinzenta ou 100% faia, 50% *blackgum* e 50% bordo vermelho ou qualquer outra combinação (assumindo que existam áreas adjacentes que forneçam sementes das espécies não presentes no início). Korotkov e colaboradores (2001) usaram uma abordagem similar à modelagem de Markov, a fim de prever o tempo necessário para se atingir o estado de clímax a partir de diferentes estágios sucessionais de campos antigos, culminando em floresta mista de coníferas e latifoliadas na Rússia Central. A partir do abandono do campo até o clímax, eles previram serem necessários 480 a 540 anos, enquanto a partir de um estágio intermediário de floresta de bétula com sub-bosque de espruce deveriam ser necessários 320 a 370 anos até o clímax.

...

TABELA 16.2 Porcentagens de composição em espécies previstas para uma floresta constituída inicialmente por 100% de bétula cinzenta (segundo Horn, 1981)

Espécie	Idade da floresta (anos)						Dados da floresta antiga
	0	50	100	150	200	∞	
Bétula cinzenta	100	5	1	0	0	0	0
<i>Blackgum</i>	0	36	29	23	18	5	3
Bordo vermelho	0	50	39	30	24	9	4
Faia	0	9	31	47	58	86	93

Visto que modelos de Markov parecem ser capazes de gerar previsões um tanto acuradas, eles poderiam ser ferramentas úteis na formulação de planos de manejo de florestas. Entretanto, os modelos são simplistas, e os pressupostos de que as probabilidades de transição permanecerão constantes no espaço e no tempo e que não serão afetadas por fatores históricos, como a condição biótica inicial e a ordem de chegada das espécies, são provavelmente errôneos em muitos casos (Facelli e Pickett, 1990). Hill e colaboradores (2002) avaliaram a questão de variação espaço-temporal nas probabilidades de substituição de espécies em um processo de sucessão de comunidades entre-marés incluindo esponjas, anêmonas do mar, poliquetas e algas encrustantes. Nesse caso, as sucessões previstas e os resultados finais foram semelhantes, independentemente do uso de probabilidades médias de substituição ou probabilidades realísticas sujeitas a variações espaciais e temporais. O resultado de todos os três modelos foram bastante semelhantes à estrutura da comunidade observada (Figura 16.12).

16.6 Mecanismos biológicos envolvidos em sucessões

Apesar das vantagens dos modelos simples de Markov, uma teoria de sucessão idealmente deve não apenas prever, mas também explicar. Para tanto, precisamos considerar a base *biológica* dos valores de substituição no modelo. Temos duas abordagens alternativas a considerar.

uma teoria ideal de sucessão deve prever e explicar

16.6.1 Balanço entre competição-colonização e mecanismos sucessionais de nicho

Rees e colaboradores (2001) avaliaram de forma conjunta diversas abordagens experimentais, comparativas e teóricas para produzir generalizações sobre dinâmica de vegetação. Plantas iniciais do processo de sucessão possuem uma série de características correlacionadas, incluindo alta fecundidade, boa capacidade de dispersão, crescimento rápido (quando os recursos são abundantes) e crescimento lento e baixa sobrevivência quando os

um balanço entre colonização e habilidades competitivas?

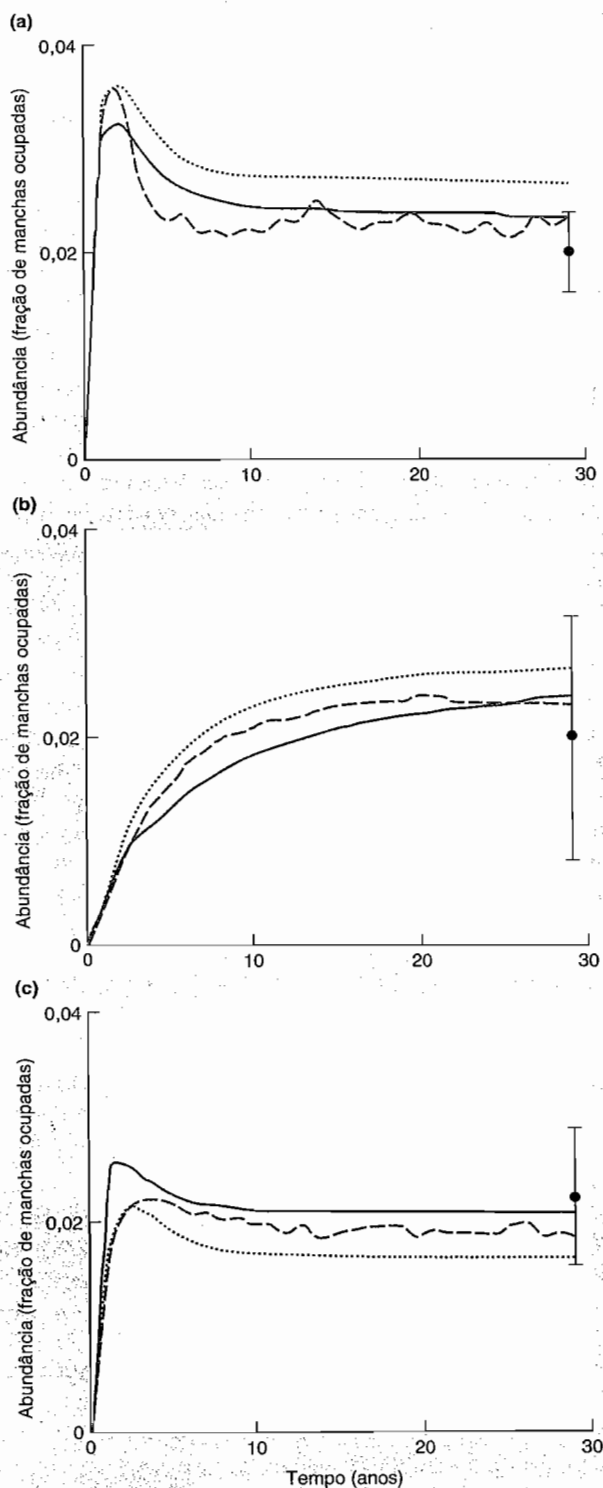


FIGURA 16.12 Simulação da dinâmica de recuperação (modelos de cadeia de Markov) de três espécies constituintes de uma comunidade entre-marés a partir de 100% de rocha nua com probabilidades de substituição variando no espaço, no tempo ou com probabilidades fixas: (a) o briozoário *Crisia eburnea*, (b) a anêmona do mar *Metridium senile* e (c) alga coralina encrustante. Os pontos no fim de cada diagrama (\pm 95% intervalo de confiança) são as abundâncias observadas em um local no Golfo do Maine, EUA (segundo Hill *et al.*, 2002).

recursos são escassos. As espécies tardias na sucessão em geral possuem características opostas, incluindo capacidade de crescer, sobreviver e competir quando os recursos são escassos. Na ausência de perturbação, espécies tardias reduzem os recursos para níveis abaixo do que aqueles requeridos por espécies iniciais, excluindo-as por meio de competição. As espécies iniciais persistem por duas razões: (i) porque sua capacidade de dispersão e alta fecundidade permitem colonização e estabelecimento em locais recentemente perturbados antes da chegada de espécies tardias; ou (ii) porque crescimento rápido em condições com alta disponibilidade de recursos possibilita, temporariamente, a exclusão competitiva de espécies tardias mesmo que ambas cheguem ao mesmo tempo. Rees e colaboradores chamam o primeiro mecanismo de *balanço competição-colonização* e o segundo de *nicho sucessional* (condições iniciais facilitam espécies iniciais devido a seus requerimentos de nicho). O balanço competição-colonização é fortalecido por um inevitável aspecto fisiológico. Diferenças muito grandes em produção *per capita* de sementes entre espécies de plantas são inversamente correlacionadas com variações igualmente muito grandes em tamanho de sementes; plantas que produzem sementes pequenas tendem a produzir muito mais que plantas que produzem sementes grandes (ver Seção 4.8.5). Portanto, Rees e colaboradores (2001) ressaltam que espécies com sementes pequenas são boas colonizadoras (muitos propágulos), mas competidores fracos (poucos recursos alimentares nas sementes), e o contrário para espécies com sementes grandes.

16.6.2 Facilitação

a importância da
facilitação – mas
nem sempre

Casos de balanço competição-colonização e/ou relações de nicho sucessional são proeminentes em praticamente todos os casos de sucessão descritos, incluindo todos aqueles da seção anterior. Adicionalmente, vimos casos em que espécies iniciais podem mudar o ambiente abiótico de tal forma (p. ex., aumento de nitrogênio no solo) que facilitam o estabelecimento de espécies tardias. Portanto, a *facilitação* deve ser adicionada à lista de fenômenos envolvidos em alguns processos de sucessão. Não podemos dizer o quão comum esse mecanismo é. Entretanto, o inverso com certeza não é incomum; portanto, muitas espécies de plantas alteram o ambiente de modo a torná-lo mais adequado a si próprias (Wilson e Agnew, 1992). Assim, por exemplo, a vegetação lenhosa pode armazenar água a partir de cerração ou atenuar geadas, melhorando as condições para o crescimento das espécies em questão, enquanto os relvados herbáceos podem interceptar água corrente superficial e crescer melhor no solo úmido que é criado.

16.6.3 Interações com inimigos

um papel
importante
para predação
de sementes?

Rees e colaboradores (2001) ressaltaram que, em consequência do balanço com-

petição-colonização, o recrutamento de plantas competitivamente dominantes deve ser determinado em grande medida pela taxa de chegada de suas sementes. Isso significa que herbívoros que reduzem a produção de sementes provavelmente reduzem a densidade de competidores dominantes mais intensamente do que de espécies subordinadas. Lembre que isso é exatamente o que aconteceu no estudo de dunas descrito na Seção 16.4.4. Em uma tendência similar, Carson e Root (1999) mostraram que após a remoção de insetos predadores de sementes, a varde-ouro (*Solidago altissima*), em geral aparece após cinco anos em uma sucessão de campos antigos, se tornou dominante após apenas três anos. Isso aconteceu devido ao fato de, na ausência de predadores de sementes, ela poder excluir competitivamente espécies iniciais de maneira mais rápida.

Assim, além do balanço competição-colonização, do nicho sucessional e da facilitação, devemos adicionar um quarto mecanismo – interação com inimigos – se quisermos entender completamente a sucessão vegetal. Abordagens experimentais, como aquelas empregadas na compreensão do papel de predadores de sementes, também têm mostrado que a natureza de teias alimentares no solo (Gange e Brown, 2002), a presença e a perturbação da serrapilheira (Ganade e Brown, 2002), e a presença de mamíferos que consomem vegetação (Cadenasso *et al.*, 2002) às vezes são importantes na determinação da seqüência sucessional.

16.6.4 Hipótese da razão de recursos

a hipótese de Tilman sobre razão de recursos enfatiza habilidades competitivas flutuantes.

É válido examinarmos um exemplo adicional de nicho sucessional sendo responsável por substituição de espécies. O álamo tremedor (*Populus tremuloides*) é uma árvore que, no processo de sucessão na América do Norte, aparece antes do carvalho verme-

lho (*Quercus rubra*) ou do bordo sacarino (*Acer saccharum*). Kaelke e colaboradores (2001) compararam o crescimento de plântulas das três espécies quando plantadas ao longo de um gradiente de disponibilidade de luz, desde o sub-bosque florestal (2,6% da luz total) até pequenas clareiras (69% da luz total). O álamo sobressaiu-se em relação aos demais quando a disponibilidade relativa de luz excedia 5%. Entretanto, houve uma inversão de ordem em locais muito sombreados; neste caso carvalho e bordo, típicos de estágios sucessionais tardios, cresceram mais e sobreviveram melhor do que o álamo (Figura 16.13). Em sua hipótese da *razão de recursos*, Tilman (1988) enfatizou o papel de capacidades competitivas flutuantes conforme as condições mudam lentamente com o tempo. Ele lançou a hipótese de que a dominância de espécies em qualquer ponto do processo de sucessão é muito influenciada pela disponibilidade relativa de dois recursos: não apenas luz (como demonstrado por Kaelke *et al.*, 2001), mas também por um nutriente limitante no solo (geralmente nitrogênio). No início da sucessão, as plântulas estão sujeitas a habitats pobres

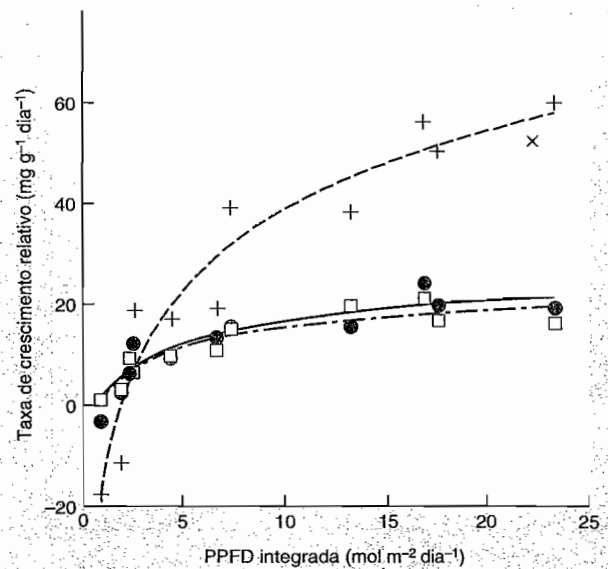


FIGURA 16.13 Taxa de crescimento relativo (durante a estação de crescimento julho a agosto de 1994) de álamo tremedor (+), carvalho vermelho (●) e bordo sacarino (□) em relação à densidade de fluxo de fótons fotossintéticos (*photosynthetic photon flux density*, PPFD) (segundo Kaelke *et al.*, 2001).

em nutrientes, embora com grande disponibilidade de luz. Como consequência da entrada da serrapilheira e da atividade de organismos decompositores, a disponibilidade de nutrientes aumenta com o tempo – podemos esperar que isso seja particularmente marcante em sucessão primária que inicia com solos bastante pobres (ou mesmo sem nada de solo). Entretanto, a biomassa total de plantas também aumenta com o tempo e, em consequência, a penetração de luz que chega ao solo diminui. As idéias de Tilman estão ilustradas na Figura 16.14 para cinco espécies hipotéticas. A espécie A possui a menor exigência de nutrientes e a maior demanda por luz que chega ao solo. É uma planta curta, com forma de crescimento prostrado. A espécie E, que é um competidor superior em situações com muitos nutrientes e pouca luz, possui a menor demanda por luz e a maior exigência de nutrientes. É uma planta alta e ereta. As espécies B, C e D são intermediárias quanto às suas exigências, e cada uma atinge seu pico de abundância em diferentes pontos ao longo do gradiente nutriente-luz. Existe espaço para testes experimentais adicionais da hipótese de Tilman.

16.6.5 Atributos vitais

Noble e Slatyer (1981) também se interessaram em definir as características que determinam a posição de uma espécie na sucessão. Eles chamaram essas características de *atributos vitais*. Os dois mais importantes são relacionados a: (i) o método de recuperação após uma

além da capacidade competitiva: 'atributos vitais' segundo Noble e Slatyer

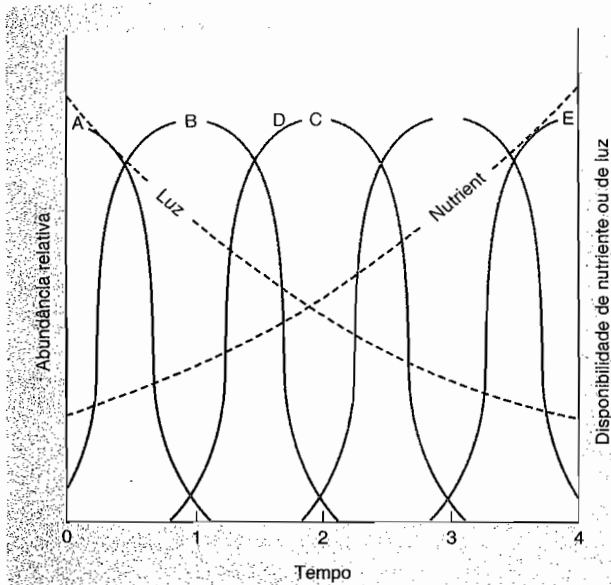


FIGURA 16.14 A hipótese da razão de recursos na sucessão segundo Tilman (1988). Assume-se que cinco espécies hipotéticas de plantas são diferenciadas quanto a suas exigências de um nutriente de solo em quantidades limitantes e luz. Durante a sucessão, o hábitat inicia com um solo pobre em nutriente, mas com alta disponibilidade de luz, mudando gradualmente para um hábitat com solo rico, mas com baixa disponibilidade de luz na superfície do solo. As capacidades competitivas relativas mudam conforme a variação nas condições, fazendo com que primeiro uma e depois outra espécie passe a ser dominante.

perturbação (quatro classes são definidas: disseminação vegetativa, V; pulso de plântulas do banco de sementes, S; pulso de plântulas dispersas abundantemente de áreas próximas, D; sem qualquer mecanismo especial, com apenas dispersão moderada de um pequeno banco de sementes, N); e (ii) a capacidade de indivíduos se reproduzirem em face a competição (definida em termos de tolerância, T, em um extremo e intolerância, I, no outro). Assim, por exemplo, uma espécie pode ser classificada como SI se perturbações desencadeiam um pulso de plântulas a partir do banco de sementes, e se as plantas são intolerantes à competição (sendo incapaz de germinar e crescer quando em competição com indivíduos mais velhos ou mais avançados, tanto de sua própria espécie quanto de outras). As plântulas de tal espécie poderiam se estabelecer apenas imediatamente após uma perturbação, quando competidores são raros. Com certeza, um pulso de plântulas ajusta-se bem com tal existência pioneira. Um exemplo é a planta anual *Ambrosia artemisiifolia*, que freqüentemente aparece no início da sucessão em campos abandonados. Em contraste, a faia americana (*Fagus grandifolia*) poderia ser classificada como VT (capaz de regenerar vegetativamente a partir de fragmentos de raízes, e tolerante à competição, visto ser capaz de se estabelecer e reproduzir quando em competição com indivíduos mais velhos ou mais avançados de sua própria espécie ou de outras) ou NT (se nenhum fragmento permanecer, ela invadiria lentamente a

área por meio de dispersão de sementes). Em ambos os casos, ela acabaria substituindo outras espécies e formaria com outras a vegetação 'clímax'. Noble e Slatyer argumentam que seria possível classificar todas as espécies em uma área de acordo com esses dois atributos vitais (aos quais talvez se pudesse adicionar longevidade como um terceiro). Dada essa informação, previsões bastante precisas podem ser feitas sobre a seqüência da sucessão.

Fogos iniciados por raios produzem perturbações naturais regulares em muitos ecossistemas em regiões áridas do mundo. Duas síndromes de resposta ao fogo, análogas às duas classes de recuperação após perturbação propostas por Noble e Slatyer, podem ser identificadas. As plantas com capacidade de rebrotamento possuem sistemas de raízes bem-desenvolvidos e bastante profundos e são capazes de sobreviver na forma de indivíduos. Por outro lado, indivíduos de plantas sem capacidade de rebrotamento em geral morrem após queimadas, embora consigam se restabelecer por germinação de sementes cuja dormência é quebrada pelo fogo (Bell, 2001). A proporção de espécies que podem ser classificadas como rebrotadoras é maior em florestas e em vegetação arbustiva no sudoeste da Austrália Ocidental (clima tipo Mediterrâneo) do que em regiões mais áridas do continente. Bell sugere que isso se deve ao fato de comunidades da Austrália Ocidental serem mais freqüentemente sujeitas a queimadas do que as outras áreas, de acordo com a hipótese de que intervalos curtos entre queimadas (em média, 20 anos ou menos em muitas áreas da Austrália Ocidental) promovem o sucesso de plantas rebrotadoras. Por outro lado, intervalos maiores entre queimadas possibilitam o acúmulo de maior biomassa combustível, fazendo com que as queimadas sejam mais intensas, matando as plantas rebrotadoras e favorecendo aquelas com estratégia de recuperação por meio de sementes.

Considerando de um ponto de vista evolutivo, pode-se sugerir que certos atributos vitais são de provável ocorrência conjunta com freqüência maior do que se poderia esperar ao acaso. Podemos presumir duas alternativas que podem aumentar a eficácia de um organismo na sucessão (Harper, 1977): (i) a espécie reage à pressão de seleção da competição e desenvolve características que possibilitem-na persistir por mais tempo na sucessão, isto é, ela responde à seleção K ; ou (ii) ela pode desenvolver mecanismos mais eficientes de escape da sucessão e descobrir e colonizar outros locais adequados onde a sucessão esteja em estágio inicial, isto é, ela responde à seleção r (ver Seção 4.12). Portanto, de um ponto de vista evolutivo, devemos esperar que bons colonizadores sejam competidores fracos e vice-versa. Isso é evidente na Tabela 16.3, que lista algumas características fisiológicas que tendem a ser compartilhadas em plantas iniciais e tardias na sucessão.

16.6.6 O papel dos animais na sucessão

A estrutura de comunidades e a sucessão que se passa dentro delas tem sido tratada como um assunto essencialmen-

necromassa e o papel de árvores em estágios tardios da sucessão

espécies r e K e sucessão

TABELA 16.3 Características fisiológicas de espécies de plantas sucessionais iniciais e tardias (segundo Bazzaz, 1979)

Atributo	Plantas sucessionais iniciais	Plantas sucessionais tardias
Dispersão de sementes no tempo	Bem dispersadas	Pouco dispersadas
Germinação de sementes aumentada por		
luz	Sim	Não
temperaturas flutuantes	Sim	Não
NO ₃ alto	Sim	Não
inibida por		
luz vermelho-distante	Sim	Não
concentração alta de CO ₂	Sim	Não?
Intensidade de saturação da luz	Alta	Baixa
Ponto de compensação da luz	Alto	Baixo
Eficiência em intensidade luminosa baixa	Baixa	Alta
Taxas fotossintéticas	Altas	Baixas
Taxas de respiração	Altas	Baixas
Taxas de transpiração	Altas	Baixas
Resistências estomática e do mesófilo	Baixas	Altas
Resistência ao transporte de água	Baixa	Alta
Recuperação a partir de limitação de recursos	Rápida	Lenta
Taxas de obtenção de recursos	Rápidas	Lentas?

te botânico. Existem razões óbvias para isso. As plantas geralmente fornecem a maior parte da biomassa e a estrutura física das comunidades; além disso, elas não se escondem ou fogem, facilitando a construção de lista de espécies, determinação de abundância e detecção de mudanças. A enorme contribuição que as plantas fazem determinando as características da comunidade não se deve apenas ao seu papel como produtoras primárias, mas também como resultado da lentidão de sua decomposição. As plantas não contribuem apenas com biomassa para a comunidade, mas também são as maiores contribuintes de *necromassa*. Assim, a menos que a atividade de microrganismos e detritívoros seja rápida, a matéria vegetal morta acumula como serrapilheira ou turfa. Além disso, a dominância de árvores em tantas comunidades acontece porque estas acumulam matéria morta; a maior parte do tronco e galhos é constituída por tecidos mortos. A tendência, em muitos habitats, de árvores sucederem vegetação herbácea vem em grande parte de sua capacidade de manter uma copa com folhas (e sistemas de raízes) sobre um esqueleto de sustentação predominantemente constituído de tecido morto (o cerne da madeira).

Corpos de animais decompõem-se muito mais rapidamente, embora existam situações em que suas carcaças, assim como as de plantas, podem determinar a estrutura e a sucessão de uma comunidade. Isso acontece quando o esqueleto do animal resiste à decomposição, como é o caso da acumulação de esqueleto calcificado durante o crescimento de corais. Um recife de coral, assim como uma floresta ou uma turfeira, obtém sua estrutura e determina sua sucessão por meio do acúmulo de seu passado morto. Corais formadores de recifes, assim como árvores em florestas, obtêm sua dominância em suas respectivas comunidades por manterem suas partes assimiladas sobre tecido morto progressivamente mais

alto. Em ambos os casos, os organismos possuem um efeito quase supremo sobre o ambiente abiótico e “controlam” as vidas dos outros organismos dentro dele. As comunidades de recifes de corais (dominadas por um animal, embora com uma planta simbiote) são tão estruturadas, diversificadas e dinâmicas quanto uma floresta tropical.

O fato de as plantas dominarem a maioria da estrutura e sucessão da comunidade não significa que animais sempre seguem a comunidade ditada pelas plantas. Isso geralmente acontece, é claro, pois as plantas fornecem o ponto inicial para todas as teias alimentares e determinam muito das características do ambiente físico em que os animais vivem. Existem, entretanto, situações em que animais determinam a estrutura da comunidade de plantas. Já vimos que insetos e roedores predadores de sementes podem desacelerar a sucessão em campos abandonados e dunas por causarem maior mortalidade de sementes de plantas tardias na sucessão. Um exemplo particularmente marcante do papel de animais, em uma escala bastante ampla, vem das savanas em Ndara, no Quênia. A vegetação de savana geralmente é controlada por pastadores. A exclusão experimental de elefantes de uma parcela da savana durante 10 anos mais que triplicou a densidade de árvores (trabalho de Oweygha-Afundaduula, publicado em Deshmukh, 1986).

Mais frequentemente, entretanto, animais são seguidores passivos da sucessão que ocorre entre plantas. Isso certamente é o caso em espécies de aves passeriformes na sucessão de campos abandonados (Figura 16.15). Fungos micorrízicos arbusculares (ver Seção 13.8.2), que mostram uma seqüência clara de substituição de espécies em solos associados com uma sucessão em campos abandonados (Johnson *et al.*, 1991), também podem ser seguidores passivos das plantas. Porém, isso não significa que as aves, que se alimentam de sementes, ou os fungos, que afetam o crescimento e a sobrevivência das plantas, não influenciam o curso da sucessão. Eles provavelmente influenciam.

animais são em geral afetados, embora também possam afetar a sucessão

Corpos de animais decompõem-se muito mais rapidamente, embora existam situações em que suas carcaças, assim como as de plantas, podem determinar a estrutura e a sucessão de uma comunidade. Isso acontece quando o esqueleto do animal resiste à decomposição, como é o caso da acumulação de esqueleto calcificado durante o crescimento de corais. Um recife de coral, assim como uma floresta ou uma turfeira, obtém sua estrutura e determina sua sucessão por meio do acúmulo de seu passado morto. Corais formadores de recifes, assim como árvores em florestas, obtêm sua dominância em suas respectivas comunidades por manterem suas partes assimiladas sobre tecido morto progressivamente mais

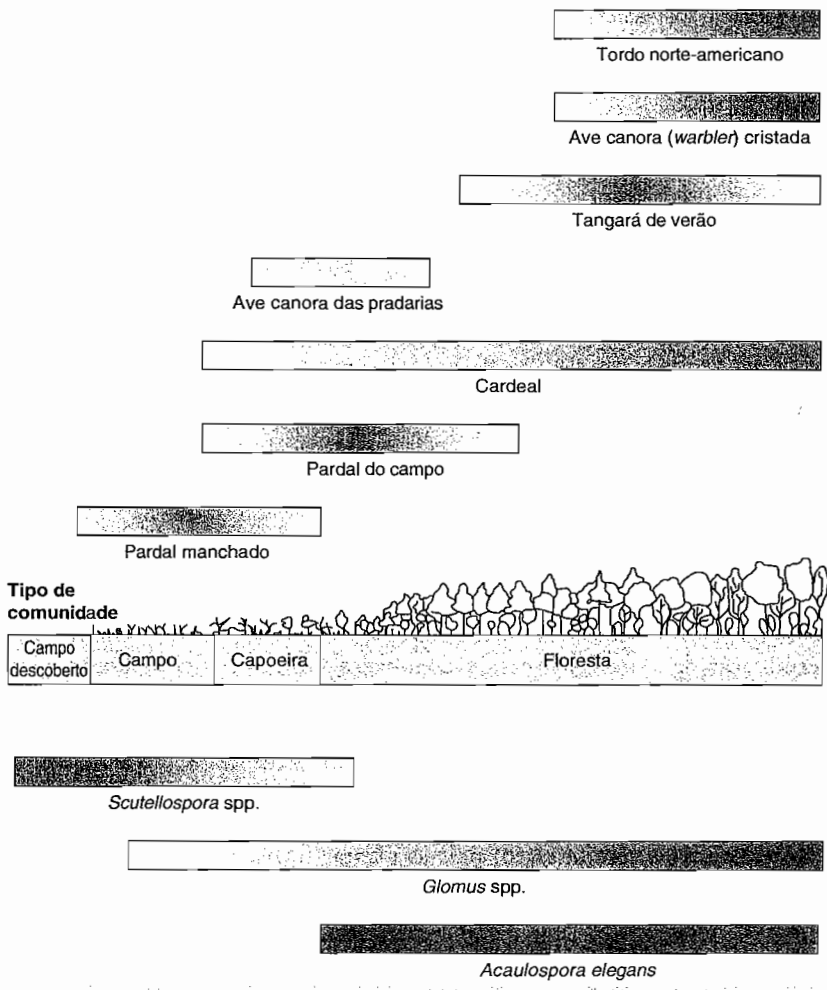


FIGURA 16.15 Acima: distribuição de espécies de aves ao longo de um gradiente de sucessão na região Piedmont da Geórgia, EUA. A intensidade da cor indica abundância relativa das aves. (segundo Johnston e Odum, 1956; de Gathreux, 1978.) Abaixo: distribuição de micorrizas arbusculares-vesiculares nos solos associado a uma sucessão em campos abandonados em Minnesota. A intensidade da cor indica abundância relativa de esporos das espécies nos gêneros *Scutellospora*, *Glomus* e *Acaulospora* (segundo Johnson *et al.*, 1991).

16.6.7 Conceito de clímax

A sucessão chega a um fim? É claro que um equilíbrio estável irá ocorrer se indivíduos que morrem são substituídos um-a-um por jovens da mesma espécie. Em um nível um pouco mais complexo, modelos de Markov (ver Seção 16.5) mostram que uma composição de espécies estacionária deve, em teoria, ocorrer caso as probabilidades de substituição (de uma espécie por ela própria ou por qualquer uma das outras) permanecerem constantes no tempo.

O conceito de clímax possui uma longa história. Um dos pioneiros no estudo da sucessão, Frederic Clements (1916), defende a hipótese de que um clímax único irá predominar em uma dada região climática, sendo o ponto final de toda sucessão, não importando se o processo iniciou-se a partir de uma duna, um campo antigo abandonado ou mesmo um lago pequeno que gradualmente foi aterrado e progressivamente tendeu a atingir um clímax terrestre. Essa visão de *monoclí-*

max desafiou muitos ecólogos, entre os quais Tansley (1939), foi proeminente. A escola *policlímax* de pensamento reconhecia que o clímax local poderia ser determinado por um fator ou combinação de fatores: clima, condições de solo, topografia, fogo, etc. Portanto, uma única área climática poderia facilmente conter diversos tipos específicos de clímax. Posteriormente, Whittaker (1953) propôs sua hipótese de padrões de clímax. Ela consistia em uma continuidade de tipos de clímax, variando gradualmente ao longo de gradientes ambientais e não necessariamente separáveis em unidades discretas de clímaxes. (Esta é uma extensão da abordagem de Whittaker para análise de gradientes de vegetação, discutidas na Seção 16.3.1.)

De fato, é difícil identificar uma comunidade climática estável no campo. Em geral, não podemos fazer nada mais do que dizer que a taxa de mudança na sucessão diminuiu ao ponto

os clímaxes podem ser atingidos rapidamente — ou de maneira tão lenta que raramente são de fato atingidos

de qualquer mudança ser imperceptível para nós. Nesse contexto, a sucessão em substrato rochoso da região entre-marés ilustrada na Figura 16.12 é incomum pelo fato de a convergência para um clímax ter levado apenas alguns poucos anos. A sucessão em campos abandonados pode levar 100 a 500 anos até chegar a um "clímax". Entretanto, durante esse período, a probabilidade de ocorrência de queimadas ou furacões é tão alta que raramente o processo de sucessão chega a se completar. Se levarmos em consideração que comunidades florestais em regiões temperadas do norte, e provavelmente também nos trópicos, ainda estão se recuperando da última glaciação (ver Capítulo 1), é questionável a idéia de que vegetações atinjam o clímax freqüentemente na natureza.

16.7 Comunidades em um contexto espaço-temporal: a perspectiva da dinâmica de manchas

a idéia de um mosaico sucessional

Uma floresta (ou um campo) que parece ter atingido uma estrutura de comunidade estável quando estudada em uma escala de hectares, sempre será um mosaico de sucessões em miniatura. Continuamente árvores caem ou uma touceira de grama morre, abrindo uma nova clareira, na qual uma nova sucessão se inicia. Um dos trabalhos mais influentes na história da ecologia foi intitulado *Padrões e processos em comunidades de plantas* (Watt, 1947). Alguns dos padrões de uma comunidade são causados por processos dinâmicos de mortes, substituições e micro-sucessões que em uma visão muito ampla podem ficar obscurecidos. Portanto, embora possamos distinguir padrões na composição de comunidades no espaço (ver Seção 16.3) e no tempo (ver Seção 16.4), com freqüência faz mais sentido considerar espaço e tempo conjuntamente.

perturbações... clareiras... dispersão... recrutamento

Já vimos que perturbações que abrem clareiras são comuns em todos os tipos de comunidades. A formação de clareiras é obviamente de considerável importância para espécies sésseis ou sedentárias que necessitam de espaço livre. Entretanto, elas também têm se mostrado importantes para espécies vageis, como invertebrados em leitos de riachos (Matthaei e Townsend, 2000). O conceito de dinâmica de manchas de comunidades vê o hábitat como um mosaico, com manchas sendo perturbadas e recolonizadas por indivíduos de diferentes espécies. Implícito na visão de dinâmica de manchas é o papel fundamental de perturbações como um mecanismo de reinicialização (Pickett e White, 1985). Uma mancha individual sem migração é, por definição, um sistema fechado, e qualquer extinção causada por perturbação seria permanente. Entretanto, extinções dentro de uma mancha em um sistema aberto não representam necessariamente o fim da história, devido à possibilidade de reinvasão proveniente de outras manchas.

Fundamental para a perspectiva de dinâmica de manchas é o reconhecimento da importância da migração entre manchas de habitats. Isso pode envolver indivíduos adultos, embora muito freqüentemente o processo de maior importância seja a dispersão de propágulos de imaturos (sementes, esporos, larvas) e seu recrutamento em populações dentro de manchas de habitats. A ordem de chegada e o nível relativo de recrutamento de espécies individuais podem determinar ou modificar a natureza e o resultado de interações interespecíficas da comunidade (Booth e Brosnan, 1995).

Na Seção 16.4.1, identificamos dois tipos fundamentalmente diferentes de situações dentro de comunidades: aquelas em que algumas espécies são competidores muito superiores são *controladas por dominância* (equivalente à sucessão) e aquelas em que todas as espécies possuem habilidades competitivas equivalentes são *controladas por fundação*. Dentro da abordagem de dinâmica de manchas, as dinâmicas dessas duas situações são diferentes e serão examinadas a seguir.

16.7.1 Comunidades controladas por dominância

Em modelos de dinâmica de manchas em que algumas espécies são competitivamente superiores às outras, o efeito da perturbação é trazer a comunidade de volta a um estágio inicial de sucessão (Figura 16.16). O espaço aberto é colonizado por um ou mais grupos de espécies oportunistas e características do início do processo de sucessão (p_1 , p_2 , etc., na Figura 16.16). Com o passar do tempo, mais espécies aparecem, freqüentemente aquelas com baixa capacidade de dispersão. Estas acabam amadurecendo e dominando o estágio intermediário de sucessão (m_1 , m_2 , etc.), enquanto muitas ou mesmo todas as espécies pioneiras são extintas. Ainda mais tarde, a comunidade readquire o estágio clímax quando todos os competidores mais eficientes (c_1 , c_2 , etc.) eliminam seus vizinhos. Nessa seqüência, a diversidade é inicialmente baixa, aumenta no estágio intermediário e em geral declina novamente no clímax. A clareira essencialmente sofre uma minissucessão.

Algumas perturbações são sincronizadas, ou estão em fase, sobre grandes áreas. Uma queimada em uma floresta pode destruir uma grande fração da comunidade clímax. A área como um todo procede através de uma sucessão praticamente sincrônica, com a diversidade aumentando durante a fase inicial e em seguida diminuindo, devido à exclusão competitiva conforme o clímax é atingido. Outras perturbações são muito menores e produzem um mosaico de manchas de habitats. Se estas perturbações não são sincronizadas, a comunidade resultante é formada por um mosaico de manchas em diferentes estágios de sucessão. Um mosaico em clímax, produzido por perturbações não-sincronizadas, é muito mais rico em espécies do que uma área grande não-perturbada durante um longo período e ocupada por apenas uma ou poucas espécies dominantes climáticas. Towne

controle de dominância e sucessão

escala da perturbação e da sincronização

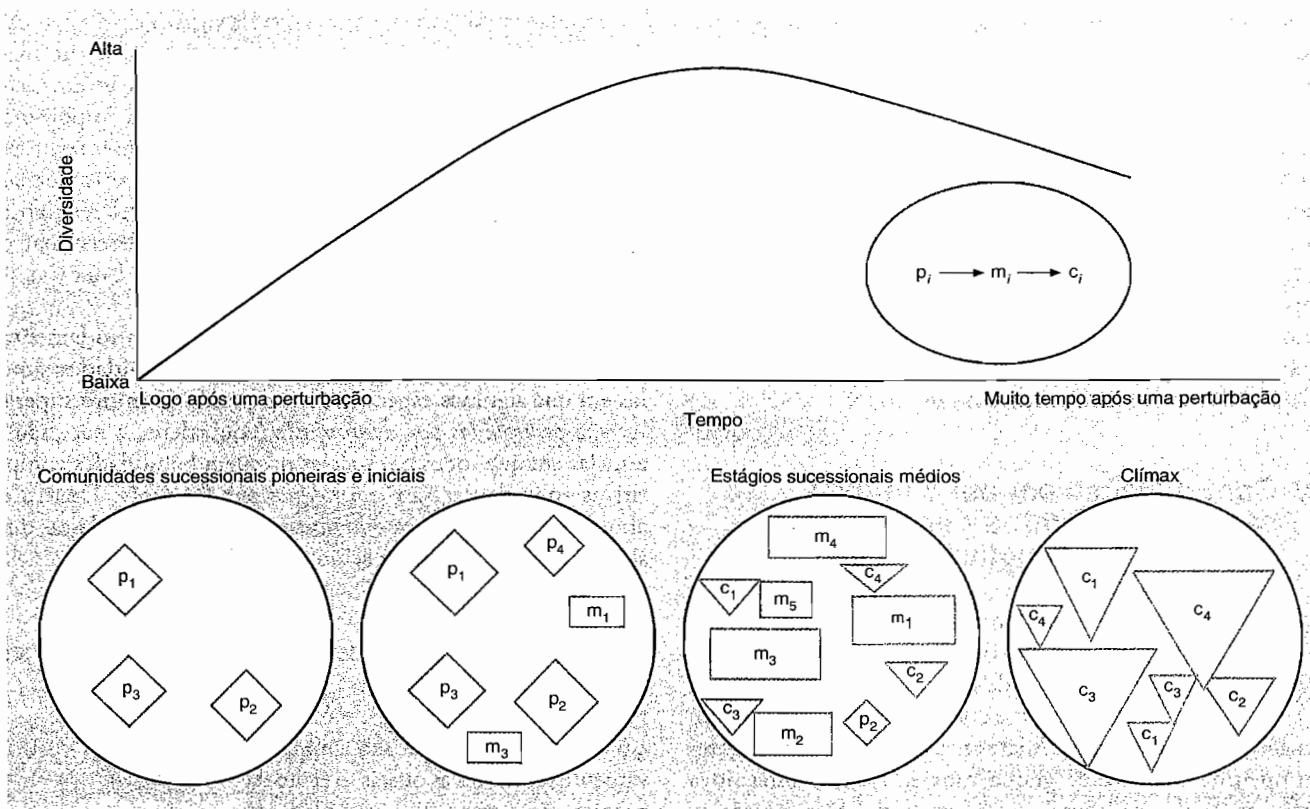


FIGURA 16.16 Minissucessão hipotética em uma clareira. A ocupação da clareira é razoavelmente previsível. No início, a diversidade é baixa e é composta pela chegada de algumas poucas espécies pioneiras (p_i); ela atinge o máximo em estágio intermediário da sucessão, quando coexistem, em mistura, espécies pioneiras, sucessionais intermediárias (m_i) e climácicas (c_i); e então diminui novamente devido à exclusão competitiva causada pelas espécies climácicas.

(2000) monitorou as plantas que se estabeleceram em pradarias onde grandes ungulados foram mortos (principalmente bisão, *Bos bison*). Os carniceiros removeram a maior parte dos tecidos das carcaças, embora quantidades consideráveis de fluidos corporais e produtos da decomposição tenham se infiltrado no solo. A descarga de nutrientes combinada com a morte da vegetação anterior produziu áreas perturbadas sem competidores nas quais os recursos eram excepcionalmente abundantes. As manchas também eram excepcionais porque o solo não foi perturbado (como teria sido no caso de um campo cultivado ter sido abandonado ou um texugo ter feito túneis); portanto, as plantas colonizadoras não se desenvolveram a partir do banco de sementes local. A natureza incomum das manchas perturbadas indica que muitas das espécies pioneiras são raras nas pradarias como um todo, e, ainda, que locais com carcaças contribuem para a diversidade de espécies e heterogeneidade da comunidade durante muitos anos.

16.7.2 Freqüência de formação de clareiras

a hipótese da perturbação intermediária de Connell

A influência de perturbações sobre a comunidade depende muito da freqüência com que clareiras são

abertas. Nesse contexto, a hipótese da perturbação intermediária (Connell, 1978; ver também a contribuição pioneira de Horn, 1975) propõe que a maior diversidade é mantida em níveis intermediários de perturbação. Imediatamente após uma perturbação severa, propágulos de umas poucas espécies pioneiras chegam ao espaço aberto. Se perturbações posteriores ocorrem freqüentemente, as clareiras não progredirão além do estágio de pioneiras na Figura 16.16, e a diversidade da comunidade como um todo será baixa. Conforme os intervalos entre perturbações aumentam, a diversidade também aumenta, pois existe tempo disponível para invasões de mais espécies. Em freqüências muito baixas de perturbação, a maior parte da comunidade alcançará e se manterá em clímax, com exclusão competitiva produzindo baixa diversidade. Isso é mostrado esquematicamente na Figura 16.17, que ilustra o padrão de riqueza em espécies esperado resultante de freqüências alta, intermediária e baixa de formações não-sincronizadas de clareiras, em manchas separadas e na comunidade como um todo.

A influência da freqüência de formação de clareiras foi estudada no sul da Califórnia por Sousa (1979a, 1979b), em uma comunidade de algas associadas a matacões de diferentes tamanhos na região entremarés. A

matacões com diferentes suscetibilidades à perturbação em um costão rochoso...

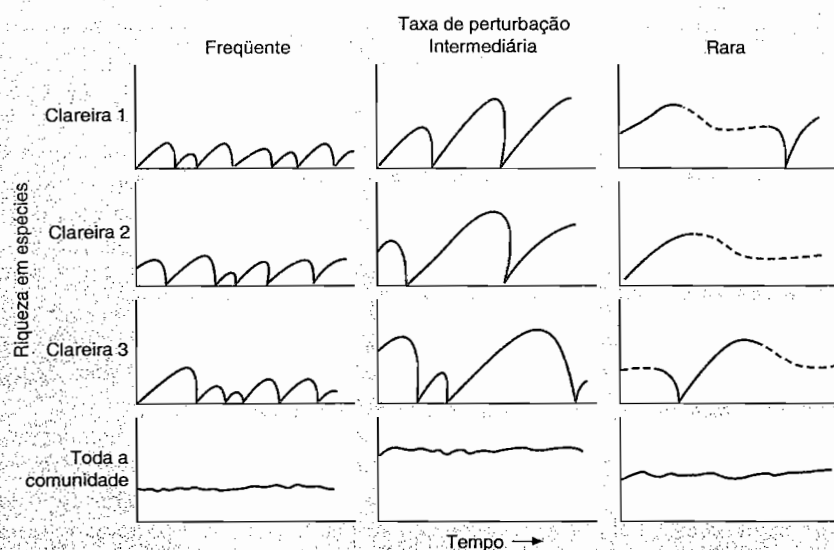


FIGURA 16.17 Representação diagramática da riqueza em espécies ao longo do tempo em três clareiras e na comunidade como um todo, em três frequências de perturbação. As perturbações não são sincronizadas. As linhas tracejadas indicam fases de exclusão competitiva quando o clímax está próximo de ser atingido.

ação de ondas perturba mais frequentemente os matacões pequenos do que os grandes. Utilizando uma seqüência de fotografias, Sousa estimou a probabilidade de que um dado matacão seria movido durante o curso de um mês. A classe composta por matacões pequenos (que necessitam de uma força menor que 49 N para serem movidos) tinha uma probabilidade mensal de movimentação de 42%. A classe intermediária (que necessitava de uma força de 50 a 294 N) tinha uma probabilidade de movimentação muito menor, 9%. A última classe, composta principalmente por matacões grandes (que necessitavam de forças > 294 N) tinha uma probabilidade de movimentação de 0,1% por mês. A "susceptibilidade a perturbações" dos matacões teve de ser avaliada em termos da força necessária para movê-los, e não simplesmente da área da superfície superior. Isso porque algumas rochas que pareciam ser pequenas na verdade eram partes de matacões maiores parcialmente enterrados, enquanto alguns matacões grandes tinham formas irregulares e eram movidos com forças relativamente brandas. As três classes de matacões, (< 49, 50 a 294 e > 294 N) podem ser vistas como fragmentos expostos a frequências decrescentes de perturbação por rolagem causada por ondas durante tempestades.

A riqueza em espécies aumentou durante estágios iniciais de sucessão, quando houve colonização por algas verdes pioneiras do gênero *Ulva* e por várias outras algas, mas declinou novamente no clímax devido à exclusão competitiva infligida pela alga vermelha perene *Gigartina canaliculata*. É importante observar que a mesma sucessão ocorreu em pequenos matacões que foram artificialmente estabilizados. Portanto, variações nas comunidades associadas à superfície de matacões de diferentes tamanhos não eram devidas simplesmente a efeitos de tamanho, mas sim devido a diferenças na frequência com que eles eram perturbados.

Comunidades em matacões não-manipulados em cada uma das três

classes de tamanho/susceptibilidade a perturbações foram avaliadas em quatro ocasiões. A Tabela 16.4 mostra que a porcentagem de espaço nu diminuiu de matacões pequenos para grandes, indicando o efeito de maior frequência de perturbação em matacões pequenos. A riqueza média de espécies foi menor nos matacões pequenos regularmente perturbados. Estes eram geralmente dominados por *Ulva* spp. (e cracas, *Chthamalus fissus*). Os maiores valores de riqueza em espécies foram consistentemente registrados na classe de matacões intermediários. A maioria tinha uma mistura de três a cinco espécies abundantes de todos os estágios sucessionais. Os matacões maiores tinham uma média de riqueza em espécies menor que a classe intermediária, embora uma monocultura tenha ocorrido em apenas poucos matacões. *G. canaliculata* cobriu a maior parte da superfície das rochas.

Esses resultados oferecem forte suporte para a hipótese da perturbação intermediária, desde que estejamos interessados na frequência de aparecimento de clareiras. Entretanto, devemos ser cuidadosos e não esquecer o fato de que isso é um processo altamente estocástico. Apenas por acaso alguns matacões pequenos não foram revirados durante o período de estudo. Estes poucos foram dominados pela espécie clímax *G. canaliculata*. No sentido oposto, dois matacões grandes, na avaliação feita em maio, foram revirados e dominados pela pioneira *Ulva*. Em média, entretanto, a riqueza em espécies e a composição em espécies seguiram o padrão previsto.

Esse estudo abordou uma única comunidade convenientemente composta por manchas identificáveis (matacões) que se tornavam clareiras (quando revirados por ondas) em intervalos curtos, intermediários e longos. A recolonização ocorreu principalmente a partir de propágulos derivados de outros fragmentos na comunidade. Devido ao padrão de perturbação, essa comunidade de matacões mista é mais diversa do que seria outra composta apenas por matacões grandes.

... fornecem
suporte para a
hipótese

TABELA 16.4 Padrão sazonal de espaço nu e riqueza de espécies em matacões em três classes, categorizados segundo a força (em Newtons) necessária para movê-los (segundo Sousa, 1979b)

Datas do censo	Classe do matacão (N)	Porcentagem de espaço descoberto	Riqueza em espécies		
			Média	Erro-padrão	Amplitude
Novembro de 1975	< 49	78,0	1,7	0,18	1-4
	50-294	26,5	3,7	0,28	2-7
	> 294	11,4	2,5	0,25	1-6
Maio de 1976	< 49	66,5	1,9	0,19	1-5
	50-294	35,9	4,3	0,34	2-6
	> 294	4,7	3,5	0,26	1-4
Outubro de 1976	< 49	67,7	1,9	0,14	1-4
	50-294	32,2	3,4	0,40	2-7
	> 294	14,5	2,3	0,18	1-6
Maio de 1977	< 49	49,9	1,4	0,16	1-4
	50-294	34,2	3,6	0,20	2-5
	> 294	6,1	3,2	0,21	1-5

apoio adicional de um estudo em riachos

Perturbações em riachos frequentemente acontecem na forma de movimentos do leito durante períodos de alta vazão. Devido a diferenças no regime de fluxo e no substrato do leito de riachos, algumas comunidades de riachos são perturbadas com mais frequência e de forma mais ampla de que outras. Essa variação foi avaliada em 54 trechos de riachos no Rio Taieri, na Nova Zelândia (Townsend *et al.*, 1997), registrando-se a frequência com que pelo menos 40% (escolhido arbitrariamente) do leito se movem e a porcentagem média de movimento (avaliada em cinco ocasiões durante um ano, usando partículas pintadas do tamanho daquelas no leito do riacho em questão). O padrão de riqueza em espécies de insetos seguiu aquele previsto pela hipótese de perturbação intermediária (Figura 16.18). É provável que a baixa riqueza em altas frequências e intensidades de perturbação reflitam a incapacidade de muitas espécies persistirem em tais situações. Se a baixa riqueza em baixas frequências e intensidades de perturbação é decorrente da exclusão competitiva, como proposto pela hipótese de perturbação intermediária, é algo que ainda permanece por ser testado.

16.7.3 Formação e ocupação de clareiras

Clareiras de diferentes tamanhos podem influenciar na estrutura da comunidade de formas distintas, devido aos mecanismos contrastantes de recolonização. Os centros de grandes clareiras possuem maior probabilidade de ser colonizados por espécies que produzem propágulos que se dispersam por grandes distâncias. Tal mobilidade é menos importante em clareiras pequenas, onde a maioria dos propágulos recolonizadores será produzida por indivíduos estabelecidos nas adjacências. As menores clareiras podem ser colonizadas simplesmente por movimentos laterais de indivíduos do entorno.

influência do tamanho da clareira...

Os leitos de mexilhões da zona entremarés constituem excelentes oportunidades ao estudo de processos de formação e preenchimento de clareiras. Na ausência de perturbações, os leitos de mexilhões podem persistir como monoculturas extensas. Mais frequentemente, eles são mosaicos em contínua

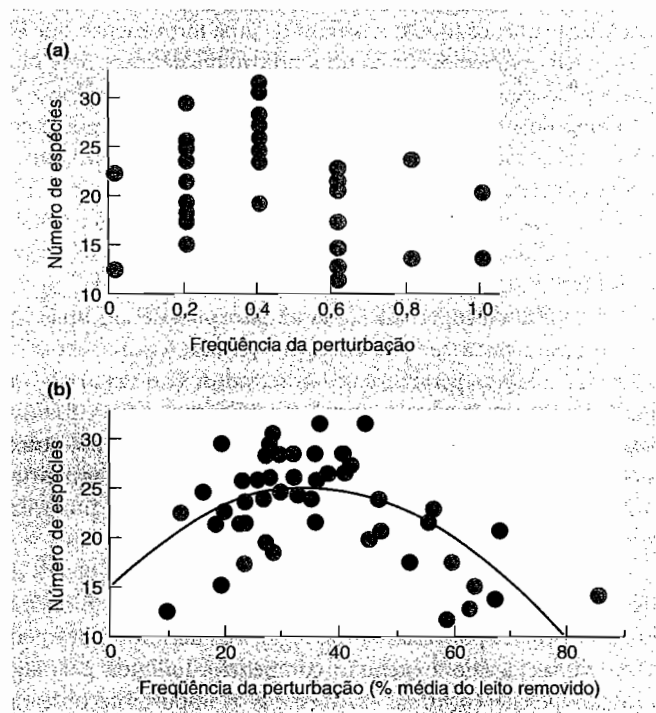


FIGURA 16.18 Relação entre riqueza em espécies de invertebrados e: (a) frequência de perturbação – avaliada como o número de ocasiões durante 1 ano em que mais de 40% do leito foi movido (análise de variância significativa com $P < 0,0001$); e (b) intensidade de perturbação – porcentagem média do leito que foi movido (regressão polinomial ajustada, relação significativa com $P < 0,001$) em 54 riachos estudados na bacia do Rio Taieri, Nova Zelândia. Os padrões são essencialmente os mesmos; intensidade e frequência de perturbação são fortemente correlacionadas (segundo Townsend *et al.*, 1997).

mudança de muitas espécies que habitam clareiras criadas pela ação de ondas. As clareiras podem aparecer virtualmente em qualquer lugar e podem existir durante anos como ilhas em um mar de mexilhões. O tamanho dessas clareiras por ocasião de sua formação varia desde um simples mexilhão até centenas de metros quadrados. Em geral, um mexilhão ou um grupo de mexilhões torna-se frágil ou machucado devido a doenças, predação, idade avançada ou, mais freqüentemente, pelo efeito de ondas durante tempestades ou pelo batimento de troncos. O preenchimento de clareiras inicia assim que elas são formadas.

Em um estudo experimental envolvendo leitões do mexilhão *Brachidontes solisianus* e *B. darwinius* no Brasil, Tanaka e Magalhães (2002) avaliaram

os diferentes efeitos de tamanho de fragmento e a razão entre perímetro : área na dinâmica de sucessão. Em um experimento sobre um costão moderadamente exposto, eles criaram clareiras quadradas com diferentes áreas (devido às formas idênticas, quadrados maiores tinham razões menores de perímetro : área) (Tabela 16.5). Em uma praia próxima e fisicamente muito semelhante, eles criaram manchas de quatro formas diferentes e escolheram áreas para cada um de forma a produzirem razões de perímetro : área idênticas (Figura 16.19a). Observe que um círculo possui o maior perímetro por unidade de área entre qualquer tipo de forma. Os tamanhos das clareiras estavam dentro da amplitude de variação observada em clareiras naturais, e não eram diferentes entre as duas praias (Figura 16.19b).

colonização de clareiras... em leitões de mexilhões,...

Altas densidades da lapa* herbívora *Collisella subrugosa* foram observadas nas clareiras menores durante os seis meses após a formação das clareiras (Figura 16.19c). Clareiras pequenas,

comparadas a clareiras médias e grandes, também foram mais rapidamente colonizadas por meio de migração lateral das duas espécies de mexilhões, mas com predomínio de *B. darwinius*. Após seis meses, as clareiras maiores tinham altas densidades da craca *Chthamalus bisinuatus* e abrigavam mais lapas em suas bordas, enquanto as áreas centrais tinham mais *Brachidontes*, recrutados a partir de larvas (Figura 16.19d). As clareiras com razões perímetro : área idênticas tiveram padrões de colonização muito semelhantes, apesar das diferenças em tamanho, o que enfatiza que as dinâmicas de colonização são determinadas principalmente pela distância das fontes adjacentes de colonizadores.

As lapas são provavelmente associadas às bordas de manchas, pois nestes locais elas estão menos vulneráveis a predadores visualmente orientados. A relação negativa entre a distribuição de lapas e cracas pode ser devida ao fato do primeiro deslocar esta última do substrato. Tanaka e Magalhães concluíram que o mexilhão *B. darwinius* é um colonizador mais efetivo de manchas perturbadas do que *B. solisianus* e sugerem

* N. de T. Também conhecida popularmente por chapeuzinho-chinês.

TABELA 16.5 Medidas de área, perímetro e razão perímetro : área de clareiras experimentais criadas em dois experimentos em costões semi-expostos no sudeste do Brasil (segundo Tanaka e Magalhães, 2002)

	Área (cm ²)	Perímetro (cm)	Razão perímetro : área
Efeitos do tamanho da mancha			
Quadrado	25	20	0,8
Quadrado	100	40	0,2
Quadrado	400	80	0,2
Efeitos da forma da mancha			
Quadrado	100,0	40,0	0,4
Círculo	78,5	31,4	0,4
Retângulo	112,5	45,0	0,4
Setor	190,1	78,6	0,4

que *B. darwinius* dominaria gradualmente o costão inteiro se não fossem os eventos ocasionais de recrutamento maciço de *B. solisianus*.

O padrão de colonização de clareiras em leitões de mexilhões é repetido em quase todos os detalhes durante a colonização de clareiras criadas por animais cavadores de túneis ou manchas mortas por urina em regiões campestres. Inicialmente, a clareira recebe folhas pendentes de plantas adjacentes. O processo de colonização então inicia, por meio de avanços clonais a partir das bordas, fazendo com que clareiras muito pequenas sejam fechadas muito rapidamente. Em clareiras maiores, novos colonizadores podem aparecer na forma de sementes dispersas, ou germinar a partir do banco de sementes no solo. Após 2 a 3 anos a vegetação começa a adquirir as características que tinha antes da formação da clareira.

As clareiras criadas em florestas variam muito em tamanho. Clareiras induzidas por raios em florestas de mangue na República Dominicana, por exemplo, variam de 200 a 1.600 m² ou mais (Figura 16.20).

Raios quase sempre matam grupos de árvores em um círculo de 20 a 30 m, restando árvores mortas em pé por vários anos. Em uma floresta dominada por mangue vermelho (*Rhizophora mangle*) é mangue branco (*Laguncularia racemosa*), e com alguns mangues pretos (*Avicennia germinans*), Sherman e colaboradores (2000) compararam o desempenho das três espécies em clareiras abertas por raios e sob a copa da floresta. A densidade de plântulas em clareiras e em floresta intacta não diferiu, embora a densidade de plantas jovens e a taxa de crescimento de todas as três espécies tenham sido muito maiores nas clareiras (Tabela 16.6). Entretanto, a regeneração de clareiras foi dominada por *R. mangle*, pois a sua taxa de mortalidade nesse ambiente é muito menor do que as das outras espécies. Sherman e colaboradores (2000) verificaram que a vegetação rasteira (*peat mat*) da floresta geralmente desaparecia após danos por raios, resultando em aumento no nível de água parada. Eles sugerem que o sucesso de *R. mangle* em clareiras é devido à sua alta tolerância a condições de alagamento.

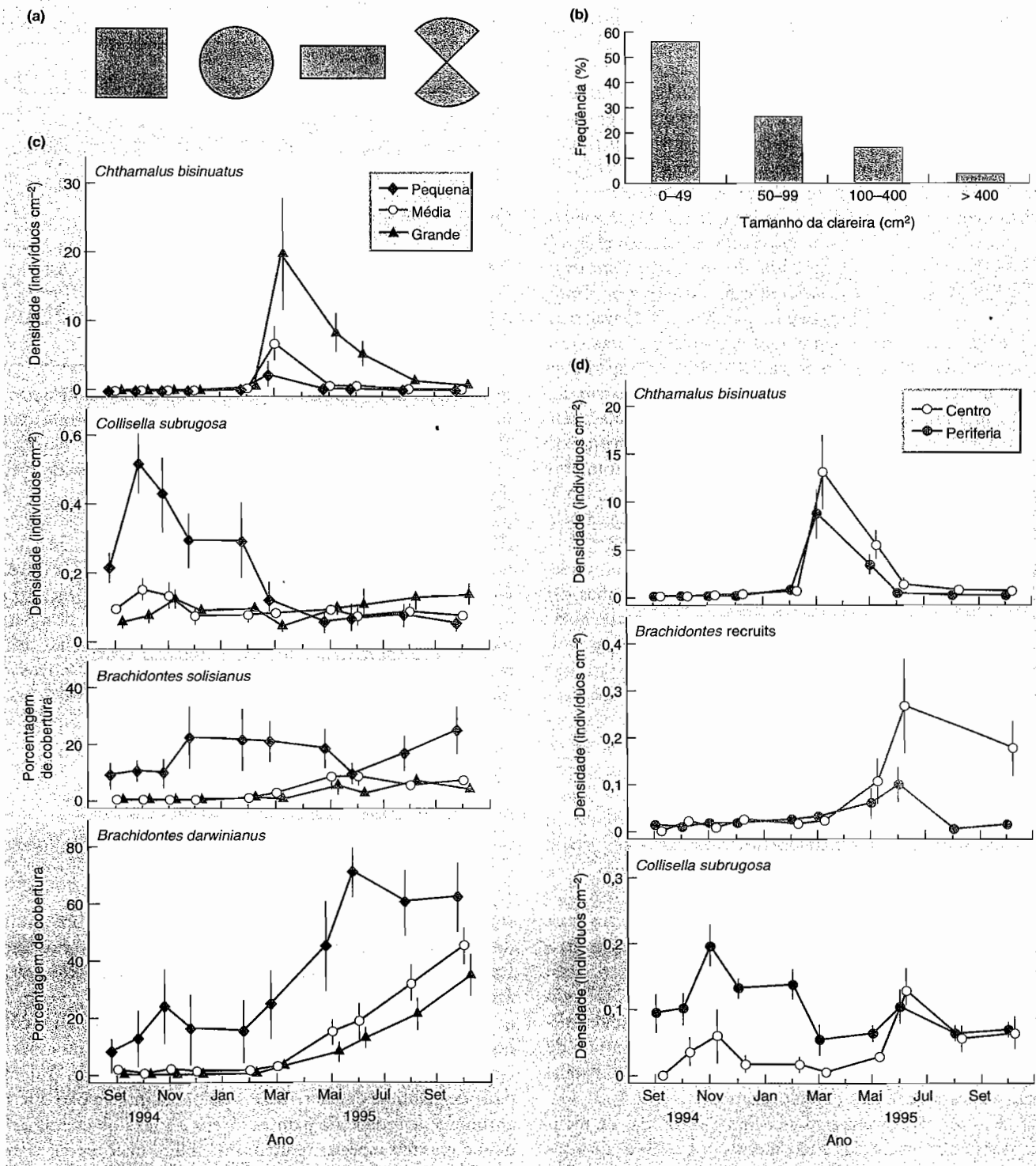


FIGURA 16.19 (a) As quatro formas usadas no experimento de mancha-forma: quadrado, círculo, retângulo e “setor” (ver Tabela 16.5). (b) Distribuição de tamanhos de clareiras naturais no leito de mexilhões. (c) Abundância média (\pm EP) de quatro espécies colonizadoras em clareiras experimentais pequenas, médias e grandes. (d) Recrutamento de três espécies na periferia (dentro de 5 cm a partir da borda da clareira) e no centro de clareiras de 400 cm² (segundo Tanaka e Magalhães, 2002).

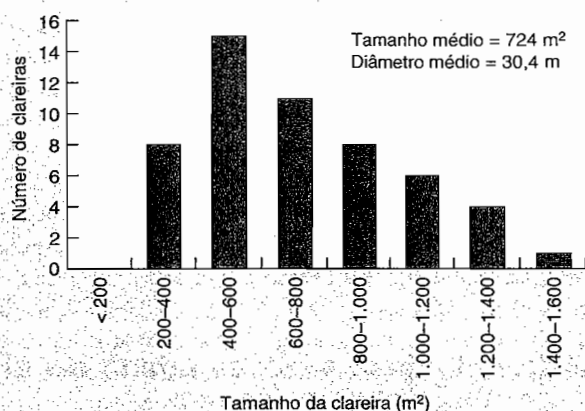


FIGURA 16.20 Distribuição de frequências de clareiras criadas por raios em uma floresta tropical de mangues na República Dominicana (segundo Sherman *et al.*, 2000).

Outros organismos além de plantas também podem ser super-representados em clareiras. Em um estudo de floresta tropical pluvial na Costa Rica, Levey (1988) observou que aves nectarívoras e frugívoras eram mais abundantes em clareiras abertas por queda de árvores, refletindo o fato de plantas de sub-bosque em clareiras tenderem a produzir mais frutos durante um período mais longo do que indivíduos coespécíficos frutificando sob uma copa fechada.

16.7.4 Comunidades controladas por fundação

comunidades controladas por fundação: uma loteria competitiva é não uma sucessão previsível

Em comunidades controladas por dominância, discutidas na Seção 16.7.1, havia a dicotomia familiar de seleção r e K , na qual a capacidade de colonização e o *status* competitivo eram inversamente relacionados. Em comunidades controladas por fundação, por

outro lado, todas as espécies são boas colonizadoras e possuem essencialmente a mesma capacidade competitiva; portanto, dentro de uma mancha aberta por uma perturbação, espera-se que ocorra uma loteria competitiva e não uma sucessão previsível. Se muitas espécies são aproximadamente equivalentes em suas capacidades para invadir clareiras, são igual-

mente tolerantes às condições abióticas e podem impedir que outras espécies se estabeleçam durante seu período de vida, então a probabilidade de haver exclusão competitiva é bastante reduzida em ambientes em que clareiras aparecem de maneira contínua e aleatória. Uma condição adicional para a coexistência é que o número de jovens que invadem e ocupam as clareiras não seja consistentemente maior em populações parentais que produzem maior prole. Caso isso aconteça, a espécie mais produtiva iria monopolizar o espaço mesmo em um ambiente continuamente perturbado.

Se essas condições idealizadas são cumpridas, é possível prever como a ocupação de uma série de clareiras mudará ao longo do tempo (Figura

coexistência de peixes em um recife de corais

16.21). Em cada ocasião que um organismo morre (ou é morto) a clareira é reaberta para invasão. Todas as substituições imagináveis são possíveis, e a riqueza de espécies será mantida em um nível alto. Algumas comunidades de peixes de recifes nos trópicos podem se encaixar nesse modelo (Sale, 1977, 1979). Elas são extremamente diversas. Por exemplo, o número de espécies de peixes na Grande Barreira de Corais varia desde 900, no sul, até 1.500, no norte, com mais de 50 espécies residentes sendo registradas em uma única mancha de recife de 3 m de diâmetro. É provável que apenas uma proporção dessa diversidade seja devida à partição de recursos alimentares e espaço – de fato, as dietas das muitas espécies coexistentes são bastante semelhantes. Nessa comunidade, espaço habitável livre parece ser o fator limitante crucial. Tais espaços são produzidos de forma imprevisível no espaço e no tempo quando uma espécie morre ou é morta. As estratégias de vida das espécies se encaixam nesse tipo de situação. Elas se reproduzem frequentemente, algumas vezes ao longo de todo o ano, e produzem numerosas formas dispersoras, como ovos ou larvas. Pode-se dizer que as espécies competem em uma loteria por espaço habitável em que larvas são os tíquetes, que os primeiros a chegarem no espaço livre conquistam o local, crescem rapidamente e o dominam durante todo o seu período de vida.

Três espécies herbívoras de peixes pomacentrídeos co-ocorrem na face superior do Recife Heron, parte da Grande Barreira de Corais a leste da Austrália. Dentro de manchas, o espaço disponível é ocupado por uma série de territórios contíguos que geralmente não se sobrepõem, cada um com área de até 2 m², mantido por indivíduos de *Eupomacentrus apicalis*, *Plectroglyphidodon lacrymatus* e *Pomacentrus wardi*. Os indivíduos mantêm os territórios durante as fases juvenil e adul-

TABELA 16.6 Tamanho inicial e taxas de crescimento e de mortalidade, durante o período de um ano, de plantas jovens de três espécies de mangue em clareiras abertas por raios e em florestas de mangue com dossel intacto (segundo Sherman *et al.*, 2000)

	Diâmetro inicial da planta jovem (cm ± EP)		Taxa de crescimento-aumento de diâmetro (cm ± EP)		Mortalidade (%)	
	Clareiras	Dossel	Clareiras	Dossel	Clareiras	Dossel
<i>Rhizophora mangle</i>	1,9 ± 0,06	2,3 ± 0,06	0,58 ± 0,03	0,09 ± 0,01	9	16
<i>laguncularia racemosa</i>	1,7 ± 0,11	1,8 ± 0,84	0,46 ± 0,04	0,11 ± 0,06	32	40
<i>Avicennia germinans</i>	1,3 ± 0,25	1,7 ± 0,45	0,51 ± 0,04	–	56	88

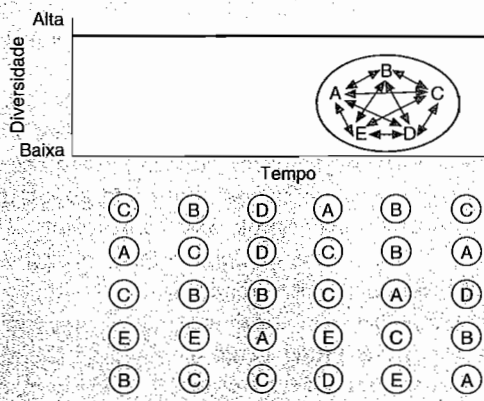


FIGURA 16.21 Loteria competitiva hipotética: ocupação de clareiras que periodicamente se tornam disponíveis. Cada uma das espécies A a E possui a mesma probabilidade de ocupar uma clareira, independentemente da identidade do ocupante anterior. A riqueza em espécies permanece alta e relativamente constante.

ta, defendendo-os contra uma ampla gama de espécies predominantemente herbívoras, incluindo coespecíficos. Parece não existir tendência de um espaço inicialmente mantido por uma espécie ser ocupado, após sua morte, pela mesma espécie. Também não existe qualquer evidência de uma seqüência sucessional (Tabela 16.7). *P. wardi* tanto recrutou quanto perdeu indivíduos em uma taxa maior do que a das duas outras espécies, embora todas as três espécies pareçam ter recrutado em um nível suficiente para compensar suas taxas de perdas e manter uma população de indivíduos reprodutivos residentes.

Desse modo, a manutenção da alta diversidade em recifes depende, ao menos em parte, da imprevisibilidade do suprimento de espaço habitável; e contanto que todas as espécies ganhem em alguns momentos e em alguns locais, elas continuarão a produzir larvas para o plâncton e, portanto, para a loteria dos novos sítios. Uma situação análoga foi proposta para os altamente diversos campos gredosos da Grã Bretanha (Grubb, 1977) e mesmo para árvores em clareiras de florestas temperadas e tropicais (Busing & Brokaw, 2002). Qualquer pequena clareira que aparece é rapidamente explorada – por uma semente, em um campo, e, com frequência, por uma planta jovem em uma floresta. Nesses ca-

TABELA 16.7 Número de indivíduos de cada espécie observada ocupando locais, ou parte de locais, que ficaram desocupados devido à perda de espécies residentes durante o inter-período imediatamente anterior aos censos. Os locais desocupados devido à perda de 120 residentes foram reocupados por 131 peixes; a espécie do novo ocupante não é dependente da espécie do residente anterior

Residente perdido	Reocupado por		
	<i>E. apicalis</i>	<i>P. lacrymatus</i>	<i>P. wardi</i>
<i>Eupomacentrus apicalis</i>	9	3	19
<i>Plectroglyphidodon lacrymatus</i>	12	5	9
<i>Pomacentrus wardi</i>	27	18	29

os, os tíquetes da loteria são plantas jovens ou sementes (tanto no ato de dispersão quanto como componentes do banco de sementes persistentes no solo). Quais sementes ou plantas jovens se desenvolvem em plantas estabelecidas e, portanto, quais espécies ocupam a clareira, pode depender de um elemento aleatório, visto que muitas espécies se sobrepõem em suas necessidades de crescimento. As plantas que obtêm sucesso estabelecem-se rapidamente, mantendo o domínio sobre o fragmento durante seu período de vida de maneira similar aos peixes de recifes descritos acima.

16.8 Conclusões: a necessidade de uma perspectiva da paisagem

A hipótese de loteria e a noção de comunidades controladas por fundação foram passos importantes no desenvolvimento de nossa compreensão das variadas dinâmicas de comunidade que podem ocorrer. Entretanto, elas devem ser vistas não como regras rígidas e rápidas às quais as comunidades estão sujeitas, mas sim como extremos em um *continuum* entre controles por dominância e fundação. Comunidades reais podem estar próximas a um ou outro extremo deste *continuum*, embora na realidade as espécies ou manchas componentes possam ser controladas por dominância ou fundação dentro da mesma comunidade. Por exemplo, Syms e Jones (2000), em um estudo de manchas de recifes na Grande Barreira de Corais, reconheceram que mais da metade da variação em composição de espécies de peixes dentro de recifes não pôde ser explicada, sendo, portanto, atribuída a fatores estocásticos como aqueles enfatizados na hipótese de loteria. Entretanto, uma proporção significativa da variação pode ser explicada por necessidades específicas de habitat das espécies constituintes.

De maneira geral, nenhuma comunidade é verdadeiramente o sistema homogêneo e temporalmente invariável descrito pela matemática simples do modelo de Lotka-Volterra e exemplificado por experimentos de microcosmos em laboratório, embora algumas sejam menos variáveis do que outras. Na maioria das comunidades reais, a dinâmica das populações será espacialmente distribuída, e a variação temporal estará presente. Em um sistema fechado composto por apenas uma mancha, extinções de espécies podem ocorrer devido a duas razões bem diferentes: (i) como resultado de instabilidade biótica causada por exclusão competitiva, superexploração e outras interações entre espécies fortemente desestabilizadoras; ou (ii) como resultado de instabilidade ambiental causada por perturbações imprevisíveis e mudanças em condições. Quando integramos fragmentos instáveis desses dois tipos em um sistema aberto de uma grande paisagem (consistindo em muitas manchas em diferentes fases), podem resultar comunidades ricas em espécies (DeAngelis e Waterhouse, 1987). Isso é a principal men-

controle por dominância ou fundação como um *continuum* de possibilidades

importância de uma perspectiva de "ecologia de paisagem"

plantas em campos ou florestas

sagem emergente da perspectiva de dinâmica de manchas e de sua correspondente em escalas maiores, a “ecologia de paisagem” (Wiens *et al.*, 1993), enfatizando a importância da escala espacial em que observamos comunidades e a natureza aberta da maioria delas. Observe a forte ligação entre a visão de dinâmica de manchas para organização de comunidades e a teoria de metapopulações, que trata dos efeitos na dinâmica de populações quando a dividimos em fragmentos (ver Seção 6.9). Em um modelo combinando dinâmicas de extinção-colonização (a abordagem de metapopulações) com a dinâmica de sucessão em manchas, Amarasekare e Possingham (2001) mostraram que a persistência de uma espécie na paisagem depende: (i) da taxa líquida em que manchas adequadas surgem em relação à capacidade de colonização da espécie; assim como (ii) da longevidade dos estágios dormentes (p. ex., banco de sementes) em relação à frequência de perturbação.

O desenvolvimento futuro de idéias sobre dinâmica de manchas provavelmente abordará as consequências de múltiplas classes de perturbação.

Steinauer e Collins (2001) fizeram uma contribuição inicial mostrando que perturbações causadas por depósito de urina e pastejo por bisão (*Bos bison*) interagem entre si. As abundâncias de quatro espécies comuns de gramíneas, e de todas elas combinadas, aumentaram em manchas com urina em pradarias não-pastejadas. Entretanto, a abundância da gramínea *Andropogon gerardii*, e de todas as gramíneas combinadas, diminuiu em manchas com urina em pradarias pastejadas. A mudança de dinâmica reflete o fato de bisões preferirem pastejar em manchas com urina. Adicionalmente, áreas pastejadas iniciadas em fragmentos com urina tendem a se expandir para bem além da área com deposição de urina, aumentando o tamanho e a severidade da perturbação por pastejo.

Por fim, assim como podemos facilmente ver como as dinâmicas de comunidades podem variar de acordo com a ordem em que espécies colonizadoras aparecem após uma perturbação, podemos observar que a ordem em que diferentes tipos de perturbações ocorrem também podem afetar o resultado final. Fukami (2001) avaliou esse tópico introduzindo duas classes de perturbações (secas ou adição de larvas de mosquitos predadores) em várias seqüências em microcosmos de protistas e pequenos metazoários (análogos a comunidades naturais em ocos de bambus quebrados) em laboratório. Seqüências diferentes de perturbações levaram os microcosmos a trajetórias sucessionais diferentes, algumas vezes resultando em divergentes composições finais de comunidades (tanto em riqueza em espécies quanto em abundância relativa das espécies componentes). Isso é ilustrado graficamente por diagramas de ordenação (ver Seção 16.3.2) que mostram a seqüência de posições das comunidades no mesmo espaço de ordenação em que foram aplicados experimentos com diferentes seqüências de perturbações (Figura 16.22). Talvez seja freqüentemente o caso de necessitarmos saber a história de perturbações para

múltiplas classes de perturbação...

... podem interagir para determinar padrões de comunidades

idéias sobre dinâmica de manchas provavelmente abordará as consequências de múltiplas classes de perturbação.

Por fim, assim como podemos facilmente ver como as dinâmicas de comunidades podem variar de acordo com a ordem em que espécies colonizadoras aparecem após uma perturbação,

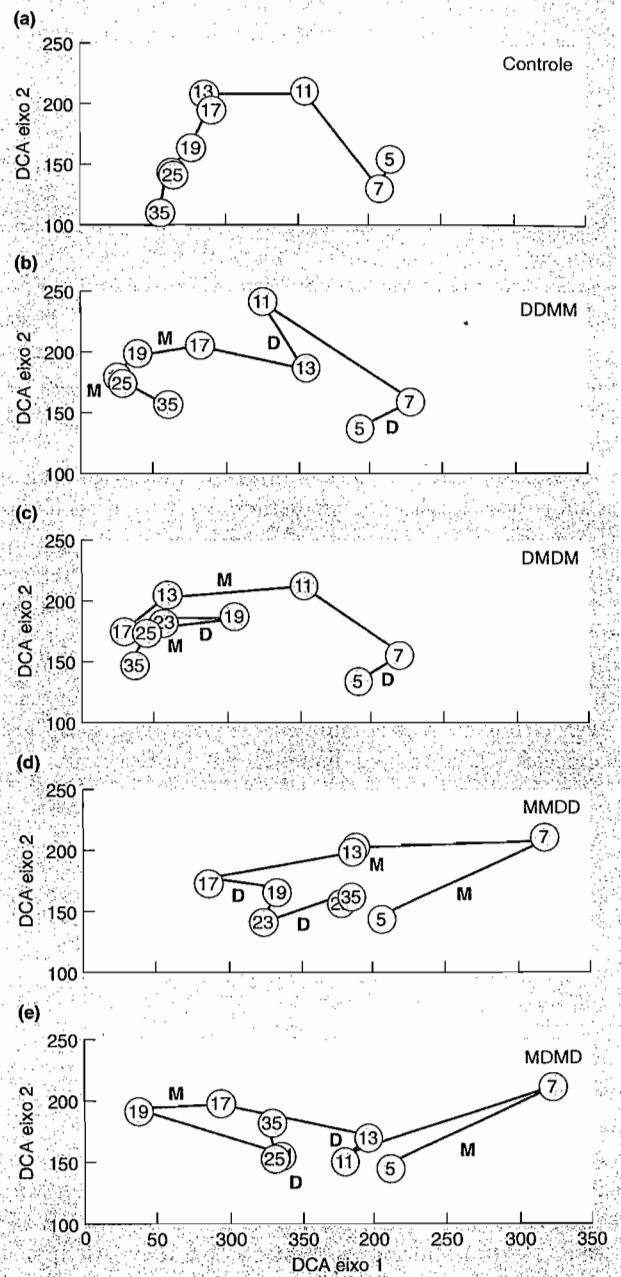


FIGURA 16.22 Mudanças temporais na composição de espécies e abundância relativa de microcosmos compostos por uma mistura de protistas e metazoários. A mudança é expressa em diagramas de ordenação produzidos por uma técnica chamada análise de correspondência destendenciada (*detrended correspondence analysis*, DCA). (Lembre que ordenação é um tratamento matemático que possibilita que comunidades sejam organizadas em um diagrama de tal forma que aquelas mais semelhantes em composição em espécies e abundância relativa sejam posicionadas em locais próximos. Por outro lado, comunidades que diferem substancialmente na importância relativa de um grupo similar de espécies, ou que possuem grupos de espécies muito diferentes, sejam posicionadas em locais distantes.) Os pontos no diagrama são dados médios dos escores de ordenação obtidos em dias diferentes do experimento (do dia 5 até o dia 35). A letra D indica períodos de perturbação por seca, e a letra M, perturbação por mosquitos. (a a e) Resultados do controle e das perturbações impostas em diferentes seqüências (segundo Fukami, 2001).

prevermos as respostas das comunidades às perturbações a serem impostas no futuro (como mudanças globais de clima).

Resumo

A comunidade é uma assembléia de populações de espécies que ocorrem juntas no espaço e no tempo. A ecologia de comunidades procura entender a maneira pela qual grupos de espécies são distribuídos na natureza, e como eles são influenciadas pelo ambiente abiótico e por interações entre espécies.

Iniciamos explicando como a estrutura de comunidades pode ser medida e descrita, em termos de composição de espécies, riqueza em espécies, diversidade, equabilidade (regularidade) e diagramas de abundância relativa.

O estudo de padrões de comunidades no espaço progrediu das subjetivas “análises de gradientes” para abordagens matemáticas objetivas (“classificação” e “ordenação”), as quais permitem a exploração sistemática das relações entre composição de espécies e fatores abióticos. Observamos que a maioria das comunidades não é definida por limites nítidos, em que um grupo de espécies é abruptamente repostado por outro. Adicionalmente, uma dada espécie que ocorre em uma associação previsível possivelmente também ocorrerá com outro grupo de espécies sob condições diferentes em outros locais.

Assim como as importâncias relativas das espécies variam no espaço, os padrões de abundâncias variam no tempo. Uma espécie em particular pode ocorrer em locais onde ela é capaz de chegar, onde existam condições apropriadas e recursos e onde competidores, predadores e parasitos não impeçam sua ocorrência. Uma seqüência temporal no aparecimento e desaparecimento de espécies, portanto, necessita que condições, recursos e/ou influência de inimigos variem com o tempo. Enfatizamos e explicamos padrões de comunidades após uma perturbação. Algumas vezes esses padrões são previsíveis (sucessão, controle de dominância); em outras, são altamente estocásticos (controle por fundação).

Embora possamos discernir e freqüentemente explicar padrões em composição de comunidades no espaço e no tempo, é desejável considerar espaço e tempo conjuntamente. O conceito de dinâmica de manchas de comunidades interpreta a paisagem como em mosaico, com manchas sendo perturbadas e recolonizadas por indivíduos de várias espécies. Implícitos nessa visão são os papéis críticos de perturbação como um mecanismo de reinicialização, e de migração entre fragmentos de hábitat. As dinâmicas de comunidades em paisagens em mosaico de manchas são fortemente influenciadas pela freqüência de formação de clareiras e pelo tamanho e forma destas clareiras em relação às propriedades de colonização e competição das espécies envolvidas.

r
f
P
a
c
P
n
o
b
d
b
ll