

12 *Perturbação e Sucessão*

O mundo vivo está em um constante estado de fluxo. Em capítulos anteriores, observamos os processos de mudança em níveis individual (Parte I) e populacional (Parte II). Como vimos na Parte III, também ocorrem mudanças em nível de comunidade. As comunidades modificam-se à medida que as espécies presentes mudam, e conforme as populações mudam em número, estrutura etária ou de tamanho, resultando em mudanças na fisionomia e em funções ecossistêmicas. Neste capítulo, exploraremos padrões de mudanças em comunidades e suas causas. Também abordaremos uma série de outros aspectos de comunidades: a sua continuidade no tempo, previsibilidade e se elas atingem o equilíbrio.

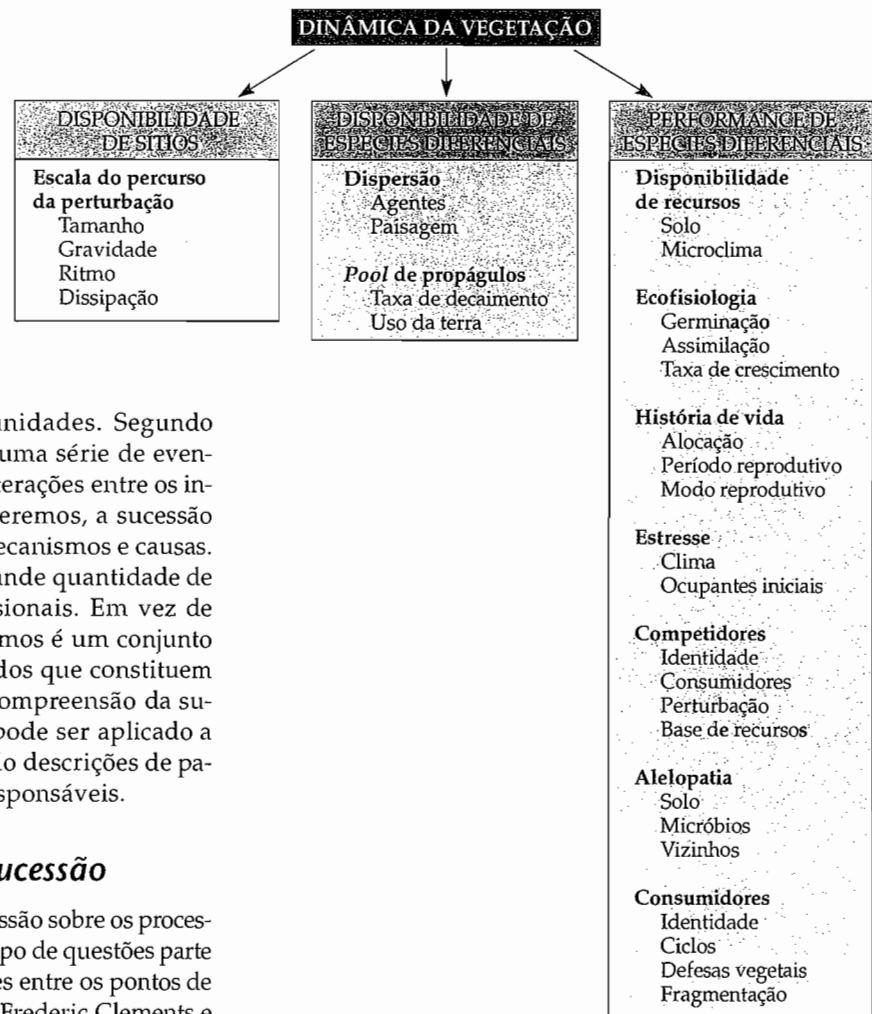
O processo de sucessão tem sido central para ecólogos vegetais que estudam comunidades de plantas. As mudanças podem ser de dois tipos: cíclica, como a que ocorre ao longo do curso de um ano ou em resposta a flutuações climáticas (ver Capítulo 17), e direcional. A última é o foco deste capítulo. **Sucessão** é a mudança direcional na composição e estrutura da comunidade ao longo do tempo. O termo significa mudanças ao longo de períodos maiores do que uma única estação do ano, embora tendências de prazo muito longo, como as devido a mudanças no clima, não sejam consideradas como parte da sucessão.

A sucessão começa quando uma perturbação – um evento que remove parte ou tudo de uma comunidade – é seguida por colonização ou recrescimento de plantas em um sítio perturbado. O uso dos termos “perturbação” e “sucessão” pode conduzir a uma ideia errada, já que ambos incluem uma ampla variedade de processos e mecanismos. Neste capítulo, exploraremos tal variação.

Como exemplo de um tipo de perturbação e sucessão resultante, considere a mudança na comunidade vegetal após o abandono de um campo agrícola na Carolina do Norte, como estudado por Henry Oosting (1942) e sua aluna Catherine Keever (1950). No primeiro ano, uma diversidade de espécies provavelmente coloniza a área. As espécies dominantes são tipicamente aquelas de vida curta – anuais ou bienais, como *Conyza canadensis* (buva-canadense, Asteraceae) e *Gnaphalium purpureum* (macela-fina, Asteraceae). Durante alguns anos seguintes, essas espécies tendem a ser substituídas por herbáceas perenes como *Andropogon virginicus* (Poaceae) e *Aster ericoides* (âster branca, Asteraceae). Cerca de uma década após o abandono, arbustos como *Rubus* spp. (amoras silvestres e framboesas, Rosaceae) e *Rhus* spp. (sumagre, Anacardiaceae) e árvores como *Pinus taeda* (pinheiro-da-lama, Pinaceae) começam a dominar a área. Por fim, depois de 150 a 200 anos, os pinheiros são substituídos por espécies latifoliadas – *Quercus rubra* (carvalho vermelho, Fagaceae) e *Carya* spp. (nogueira, Juglandaceae). Caso não ocorra nenhuma perturbação subsequente, essas árvores latifoliadas permanecerão como espécies dominantes.

As discussões a respeito das causas e da natureza do processo sucessional são parte do debate sobre a natureza das comunidades (ver Capítulo 9). Uma visão extrema é que a sucessão é um processo ordenado e previsível, resultante das

Figura 12.1 Esquema hierárquico para uma teoria de dinâmica de comunidades vegetais. Três processos principais afetam a dinâmica comunitária: características do sítio, disponibilidade de espécies e características das espécies. Cada um desses processos é, por sua vez, guiado por interações e condições particulares (segundo Pickett et al., 1987).



propriedades emergentes de comunidades. Segundo uma visão alternativa, a sucessão é uma série de eventos imprevisíveis que resultam de interações entre os indivíduos e o meio abiótico. Como veremos, a sucessão envolve muitos padrões distintos, mecanismos e causas. Os ecólogos têm acumulado uma grande quantidade de informações sobre processos sucessionais. Em vez de uma única teoria unificada, o que temos é um conjunto complexo de processos interconectados que constituem uma estrutura esquemática para a compreensão da sucessão (Figura 12.1). Esse esquema pode ser aplicado a sistemas particulares, proporcionando descrições de padrões de sucessão e dos processos responsáveis.

Teorias dos mecanismos de sucessão

Vários temas formam o núcleo de discussão sobre os processos responsáveis pela sucessão. Um grupo de questões parte diretamente das divergências marcantes entre os pontos de vista de comunidades defendidos por Frederic Clements e Henry A. Gleason (ver Capítulo 9). Em primeiro lugar, quais processos são responsáveis por mudanças sucessionais? Propriedades emergentes e interações entre espécies têm um papel importante, ou a sucessão é um mero desdobramento da história de vida de cada espécie independentemente das outras? Se as interações das espécies são importantes, elas ocorrem, em especial, sob a forma de mutualismos, ou a competição entre espécies é mais importante?

Em segundo lugar, quão previsível é a sucessão? Se duas áreas adjacentes, ou a mesma área em dois momentos diferentes, experimentassem sucessão, ocorreriam as mesmas mudanças, levando ao mesmo ponto final? **Clímax** é o ponto final determinístico hipotético de uma sequência sucessional. As comunidades vegetais que passam por sucessão em geral atingem um estado clímax estável? À medida que elas não o atingem, será principalmente porque perturbações extrínsecas (como tempestades) impedem o clímax ou em razão de dinâmicas internas (como ciclos populacionais) inerentes às comunidades?

Em terceiro lugar, a maioria das comunidades vegetais é estática e imutável ou está em um estado de equilíbrio dinâmico, ou encontra-se sempre em um estado de fluxo básico? Um equilíbrio estável implica que elas retornariam à mesma estrutura e composição após perturbações pequenas a moderadas, permanecendo naquele estado ao longo do tempo. A visão de Clements foi que comunida-

des são imutáveis. O equilíbrio dinâmico considera processos muito diferentes, mas sob determinados aspectos é um substituto moderno para a perspectiva de Clements.

A dicotomia Clements-Gleason, porém, não respondeu muitas outras questões que hoje consideramos relevantes para a compreensão da sucessão. Por exemplo, parece óbvio que alguém pergunte sobre o papel da competição (ver Capítulo 10) nos processos sucessionais. Entretanto, essa questão não se ajusta claramente à dicotomia Clements-Gleason, pois nenhum desses cientistas atribuiu um papel importante à competição na sucessão. Isso é especialmente curioso, uma vez que Clements escreveu extensivamente sobre competição, mas (dado seu ponto de vista de superorganismo) ele a considerou em um sentido diferente dos ecólogos modernos. De forma similar, nem Clements nem Gleason pareciam ter ideia da herbivoria como um fator importante que afeta a estrutura e a função de comunidades vegetais, ainda que eles certamente fossem bem advertidos disso. Portanto, mesmo que seja adequado iniciar nossa discussão com as diferenças históricas entre as visões de Clements e Gleason sobre sucessão, é um engano pensar que essas diferenças são tudo o que se deve considerar ao tentar unir uma visão contemporânea de processos sucessionais.

Como acontece muito em ecologia, a resposta a todas as questões colocadas anteriormente é que pode ser encontrada uma diversidade de padrões e processos em diferentes comunidades, e, até certo ponto, em épocas diferentes. Retomaremos essas questões depois de examinarmos os fatores que conduzem a mudanças sucessionais. Após, questionaremos se o clímax é um estado fixo, imutável – um ponto final no qual a comunidade permanece por todo o tempo, a não ser que uma catástrofe importante o mude.

As ideias iniciais sobre sucessão, como um processo previsível que conduz a um clímax estático, foram desenvolvidas nos anos de 1890 e no início do século XX, principalmente por meio dos trabalhos de Cowles (1899, 1911) e Clements (1916). Essas ideias foram a principal força em ecologia vegetal na América do Norte (e, até certo ponto, em todos os países de língua inglesa), até a metade do próximo século ou mais. O movimento contra essas ideias seguiu várias direções. Uma influente perspectiva nova sobre dinâmica de comunidades veio de Alex S. Watt (1947). De acordo com sua visão, uma comunidade vegetal é composta de um mosaico de manchas, e estas são dinamicamente relacionadas entre si (ver Capítulo 10). A estrutura comunitária resulta do balanço entre fatores previsíveis e imprevisíveis (o que hoje poderia ser visto como fatores que conduzem a comunidade em direção ao equilíbrio e a perturbações que rompem essa tendência). Watt foi cuidadoso em distinguir essa visão – de que a comunidade é um mosaico dinâmico de manchas – daquela de uma sequência sucessional na qual uma comunidade homogênea tende em direção a um ponto final determinístico. Ele enfatizou a onipresença de manchas em comunidades vegetais naturais e constatou que a persistência das manchas é uma característica essencial de comunidades vegetais.

Vários outros ecólogos da época compartilhavam dessa perspectiva. Durante várias décadas, a partir de 1910, R. T. Fisher estudou florestas antigas na Montanha Pisgah, em Nova Hampshire, incluindo florestas de latifoliadas e de coníferas. A dinâmica e o caráter de manchas dessas florestas antigas foram conclusivamente resumidos por Fisher em um prefácio de um estudo realizado por seus sucessores (Cline e Spurr, 1942, como citado por Dunwiddie et al., 1996):

As florestas primitivas, então, não consistiam em estandes estagnados de superfícies arbóreas imensas, com pouca alteração na composição sobre vastas áreas. As árvores grandes eram comuns, isto é verdade, e áreas limitadas sustentavam estandes clímax (ou estandes pré-clímax), mas a maioria dos estandes estava em um estado de fluxo resultante da ação dinâmica do vento, do fogo e de outras forças da natureza. Os diferentes estágios sucessionais ocorriam associados aos efeitos da altitude, da orientação e de outros fatores locais, tornando a floresta virgem altamente variável em composição, densidade e forma.

De maneira interessante, em 22 de setembro de 1938, um furacão atingiu a área e arrancou muitas árvores dessa floresta, modificando subsequentemente a vegetação. Estudos realizados nessa área sugerem que tais perturbações

infrequentes de larga escala são fatores importantes na dinâmica de comunidades florestais (Foster, 1988).

Na década de 1980, particularmente influenciados por trabalhos em florestas tropicais e por tendências mais amplas no pensamento ecológico, muitos ecólogos começaram a ver comunidades de plantas como mosaicos de manchas e não como entidades homogêneas. Em outras palavras, eles pararam de tentar produzir médias para toda a comunidade e voltaram o foco para escalas menores de clareiras e manchas (Forman e Godron, 1986; Pickett e White, 1985). Ao mesmo tempo, os ecólogos abandonaram a pesquisa por tipos idealizados, estáticos – como comunidades clímax – para aceitar conceitos de variabilidade e processos dinâmicos como essenciais para a verdadeira natureza de comunidades. Na década de 1980, essa mudança de perspectiva contrapôs-se a uma tradição muito diferente da Europa. Lá, a escola florístico-sociológica foi parte do desenvolvimento da ecologia de paisagem. A abordagem europeia florístico-sociológica enfocou a medição de padrões estáticos. Quando se uniu ao pensamento de ecólogos norte-americanos interessados em dinâmica de manchas, o resultado foi uma visão dinâmica que ajudou a colocar estudos sucessionais em uma estrutura de paisagem mais ampla. No Capítulo 16, discutiremos esses temas em maior profundidade.

Perturbação

Consideremos inicialmente os mecanismos que fundamentam as mudanças sucessionais. Tão complexo quanto as questões propostas anteriormente parecem ser, desde o início da década de 1980 surgiu entre os ecólogos um vago consenso ao menos em dois pontos cruciais. Primeiramente, a maior parte dos ecólogos atuais pensa que a maioria das comunidades não tende a equilíbrios estáveis. Em segundo lugar, os tipos diferentes de perturbações em uma faixa de escalas desempenham claramente papel crucial na ecologia de comunidades.

Peter White e Steward Pickett (1985, p.7) definem **perturbação** como um evento relativamente descontínuo no tempo, que causa mudanças abruptas na estrutura de ecossistemas, comunidades ou populações e mudanças na disponibilidade de recursos, de substrato ou no ambiente físico. As perturbações podem resultar na retirada de uma porção substancial da vegetação existente em uma área. Elas podem variar desde a destruição de uma única planta até a destruição completa de centenas de hectares de florestas ou pradarias. As fontes de perturbação incluem fogo, tempestades (vendavais, nevascas, tornados, furacões), deslizamentos de terra, terremotos, deslizamentos de lodo, erupções vulcânicas, enchentes, atividades de animais e doenças.



Steward T. A. Pickett

Devido à grande diversidade de perturbações e seus efeitos, é mais comum discutir tipos específicos de perturbação em vez de discutir a "perturbação" como um fenômeno único.

A classificação das perturbações pode considerar o fato de elas removerem completamente ou não a comunidade, incluindo todo o solo orgânico. Essas duas categorias de perturbação levam a duas categorias de sucessão. A **sucessão primária** ocorre quando as plantas colonizam uma superfície que não tinha sido previamente vegetada. Entre os exemplos estão o estabelecimento de comunidades vegetais sobre campos de lava, terrenos com sulcos expostos devido à retração de uma geleira, afloramentos rochosos, dunas de areia, praias recém-formadas e bancos de areia em rios, ou, em uma escala muito maior, ilhas recém-emergidas do mar. A sucessão primária também ocorre onde a atividade humana resulta em massiva perturbação do solo, como em minas devastadas, estradas destruídas por afloramentos rochosos e outros sítios deixados com solo indiferenciado do material parental (Walker, 1999). Um aspecto-chave da sucessão primária é que o processo inicia com o desenvolvimento do solo, o qual se forma à medida que a comunidade de plantas se desenvolve (ver Capítulo 4). Mais adiante neste capítulo, faremos uma abordagem conclusiva sobre a sucessão primária.

A **sucessão secundária** ocorre quando plantas colonizam uma superfície previamente ocupada por uma comunidade viva. Nesse caso, o solo existe e os propágulos vegetais, como sementes e rametas, estão prontamente disponíveis. O recrescimento florestal seguido de uma queimada catastrófica é um exemplo de sucessão secundária, bem como a colonização de uma área agrícola abandonada, chamada de **sucessão em campo abandonado**. Uma vez que bem estabelecido o solo, não há diferença fundamental entre as sucessões primária e secundária, desde que as fontes de plantas colonizadoras estejam prontamente disponíveis. Sob essas circunstâncias, os efeitos da perturbação são particularmente variáveis, dependendo da causa; embora uma queimada e um furacão removam a vegetação, seus efeitos serão muito distintos, resultando em diferentes pontos de partida e trajetórias sucessionais.

Visto que perturbações são características normais de todos os ecossistemas, os ecólogos frequentemente discutem o **regime de perturbação** de um ecossistema – as características das perturbações que ocorrem neste. Descrevemos também regimes de perturbação utilizando três características: intensidade, tamanho e frequência. A *intensidade* de uma perturbação é a quantidade de mudança que ela causa. Um fogo florestal (Figura 12.2), por exemplo, pode ser um leve **fogo de superfície**, que se expande sobre a superfície do solo ou da vegetação terrestre e destrói apenas plantas herbáceas ou arbustos pouco desenvolvidos, ou pode ser um intenso **fogo de copa**, que se propaga da copa de uma árvore para outra, matando a maioria das árvores do dossel, bem como a maioria dos arbustos e outra vegetação. O *tamanho* (extensão espacial) de uma perturbação é a quantidade de área afetada. Um vendaval, por exemplo, pode derrubar uma única árvore, enquanto um furacão pode fazer o mesmo com centenas ou mesmo milhares de

árvores sobre uma região inteira de uma floresta. A *frequência* de uma perturbação – também chamada de **intervalo de recorrência** – demonstra o quão frequente, em média, ela ocorre em um local particular. Essas três características são frequentemente correlacionadas: perturbações pequenas e de baixa intensidade são em geral muito mais frequentes do que extensas perturbações intensas. Entretanto, esses fatores variam, dependendo do tipo de comunidade e perturbação. O ritmo da perturbação também pode ser importante. Por exemplo, uma queimada que ocorre no início da primavera, antes de as plantas estarem crescendo ativamente, pode ter efeitos muito diferentes de uma no final do verão, quando elas estão recém iniciando a dispersão de sementes (Biondini et al., 1989; Howe, 1995).

Clareiras

O tamanho de uma perturbação é fator importante nos tipos de espécies que podem colonizar um sítio perturbado. As perturbações criam **clareiras** em comunidades que podem ser preenchidas por espécies colonizadoras. Em qualquer comunidade podem existir clareiras de diversos tamanhos, de modo que a sucessão pode ocorrer em escalas variadas. Por exemplo, montes feitos por texugos (*Taxidea taxus*) nas pradarias da América do Norte têm entre 0,2 a 0,3 m² de tamanho. Um estudo de William Platt e Michael Weis (1977) verificou que, a cada ano, aproximadamente 0,01% da pradaria é revolvido pela criação de novos montes, os quais são colonizados por plantas adjacentes, cujas sementes têm capacidades limitadas de dispersão. Por outro lado, um incêndio florestal compacto que queima milhares de hectares pode não deixar fontes de sementes próximas. Nesse caso, os colonizadores iniciais serão sementes trazidas de longas distâncias pelo vento ou por animais, ou que permaneceram dormentes no solo.

Uma floresta também pode ser considerada um conjunto de manchas de tamanhos amplamente variáveis que tem experimentado perturbações de diferentes tipos e intensidades. O tamanho de uma mancha tem efeitos expressivos sobre a composição de espécies, a trajetória sucessional e os processos ecossistêmicos dentro daquela mancha. Em um estudo experimental sobre clareiras de tamanhos diferentes no sul dos Montes Apalaches, na Carolina do Norte, a radiação solar nas clareiras grandes foi duas a quatro vezes maior do que nas pequenas, e as temperaturas do solo e do ar foram muito superiores (Phillips e Shure, 1990). A biomassa em pé e a produção primária líquida aérea (ver Capítulo 14) foram três a quatro vezes superiores nas clareiras maiores do que nas menores. A riqueza de espécies também foi maior nas clareiras maiores, e a composição de espécies diferiu entre as clareiras de tamanhos diferentes. No Capítulo 13, retornaremos à questão de como a formação de clareiras e o seu tamanho influenciam a riqueza global de espécies em comunidades.

A opinião dos ecólogos sobre perturbação modificou-se bastante ao longo de algumas décadas passadas. Ecólogos antigos, por exemplo, consideravam as perturbações como sendo ocorrências incomuns – ou não-naturais – que rompiam os processos ordinários e ordenados de uma comunidade. A partir do último quarto do século passado,

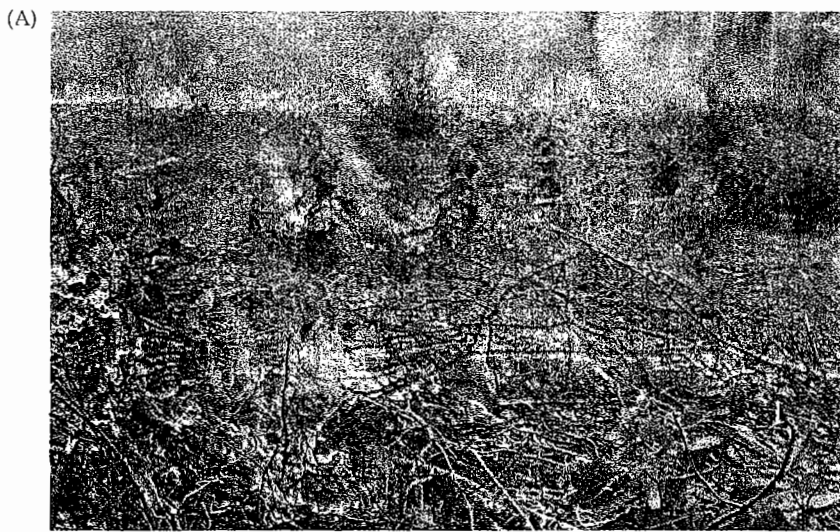


Figura 12.2 (A) Fogo de superfície em uma floresta do norte inferior em Michigan, na qual foi queimada apenas a vegetação no nível do solo. (B) Fogo de copa no centro da Nova Jersey, em 1986, no qual foram mortas árvores inteiras. (C) Um fogo de copa ocorreu três anos antes dessa fotografia ter sido feita, matando a maioria das árvores maduras nessa floresta de espruces e abetos nas Montanhas Rochosas. Naquela ocasião, foram encontrados apenas ervas e arbustos pequenos (A, C, fotografias de S. Scheiner; B, fotografia de D. Burgess).



entretanto, a perturbação tem sido reconhecida com uma parte natural de muitas comunidades. Essa mudança de ponto de vista tem afetado a maneira como os ecólogos compreendem os mecanismos de coexistência entre espécies (ver Capítulo 10) e também tem alterado as práticas de manejo, como veremos na próxima seção.

Fogo

Em muitas comunidades, o fogo é a principal fonte de perturbação. As queimadas podem variar muito em intensidade, tamanho e frequência. Uma medida de intensidade do fogo é a quantidade de calor transferida por unidade de área por unidade de tempo. As queimadas florestais mais intensas podem liberar o equivalente a 500.000 kJ/m^2 em alguns minutos – calor suficiente para derreter uma máquina em bloco de alumínio. O fogo do Lago Mack (discutido a seguir) liberou aproximadamente $3 \times 10^{12} \text{ kJ}$ de energia, o equivalente a 90 temporais com relâmpagos, ou 9 vezes a energia da bomba atômica jogada em Hiroshima (Pyne et al., 1996). A velocidade com que o fogo se espalha

é outro aspecto de sua intensidade. Os fogos de superfície podem mover-se rapidamente sobre uma área. Na América do Norte, em pradarias de gramíneas baixas, em um dia muito ventoso, uma queimada pode se mover a uma velocidade de 22 km/h – tão rápido quanto um velocista Olímpico – por períodos curtos. Os fogos de copa têm sido mensurados em 12 km/h .

A frequência do fogo é um determinante-chave da estrutura e composição da comunidade. Em pradarias mexicanas, as queimadas podem reaparecer a cada 2 a 3 anos. Como veremos no Capítulo 17, essas queimadas frequentes destroem árvores colonizadoras e, desse modo, mantêm a pradaria como um campo. As comunidades do chaparral no sul da Califórnia queimam aproximadamente uma vez a cada 25 anos. A média do intervalo de recorrência do fogo em diferentes tipos de comunidades varia muito – desde uma a cada poucos anos até uma por século, ou uma por milênio (Tabela 12.1).

Muitas espécies vegetais têm adaptações ao fogo. Uma dessas adaptações é a localização dos meristemas

TABELA 12.1 Exemplos de regimes de fogo em vários tipos de comunidades na América do Norte

Regime de Fogo	Comunidades
Fogos naturais raros ou ausentes	Florestas costeiras do Pacífico Noroeste; regiões úmidas de florestas decíduais orientais; desertos do sudoeste
Infrequente, fogos de superfície de intensidade baixa, com um intervalo de recorrência de ± 25 anos	Principalmente florestas decíduais orientais; bosques de pinheiro de pinhão-junípero do Sudoeste; alguns prados montanhosos nas <i>Rockies</i> e <i>Sierras</i>
Frequente, fogos de superfície de intensidade baixa com um intervalo de recorrência de 1 a 25 anos, combinados com fogos de superfície de intensidade alta, com um intervalo de 200 a 1.000 anos	Florestas de coníferas mistas da <i>Sierra</i> ; florestas de pinheiros da zona montanhosa ocidental; florestas de pinheiros do sul-leste; pradarias de Nebraska e Oklahoma; pradarias de grama-serra nos <i>Everglades</i> , Flórida
Infrequente, fogos de superfície intensos com um intervalo de recorrência de +25 anos, combinados com fogos de copa com um intervalo de 100 a 300 anos	Florestas de pinheiros e florestas boreais na região dos Grandes Lagos; florestas de altitude baixa nas <i>Rockies</i> ; florestas de sequoias da Califórnia
Frequente, fogos de superfície intensos e/ou de copa com um intervalo de recorrência de 25 a 100 anos	Principalmente florestas boreais; florestas ocidentais de altitude elevada; chaparral da Califórnia até o Texas
Infrequente, fogos de copa com um intervalo de recorrência > 100 anos	Florestas montanas da costa úmida noroeste; florestas subalpinas das montanhas ocidentais; florestas pluviais do Havai

Fonte: Davis e Mutch, 1994.

(ver Capítulo 7) em um local protegido do fogo. As pradarias, onde o fogo retorna frequentemente, são dominadas por gramíneas e herbáceas, cujos meristemas localizam-se na superfície do solo ou abaixo dela. Uma queimada leve e rápida de superfície raras vezes prejudica esses meristemas, embora a parte aérea das plantas possa ser destruída. (As plantas com meristemas no nível do solo são protegidas de danos também por pastejo, que pode ter sido a primeira força de seleção atuando sobre essa adaptação; ver Capítulo 11.) Várias espécies arbóreas e arbustivas têm a capacidade de rebrotar de raízes, rizomas ou gemas debaixo da casca, caso as porções aéreas da planta sejam mortas ou gravemente danificadas pelo fogo. Exemplos dos áridos de pinheiros do leste dos EUA que frequentemente queimam são *Pinus rigida* (pinheiro-lança, Pinaceae) e *Quercus ilicifolia* (carvalho-espinhento, Fagaceae). Outras espécies com tais adaptações incluem *Eucalyptus* spp. (Myrtaceae), na Austrália, *Populus tremuloides* (álamo tremedor, Salicaceae), em elevadas latitudes ou altitudes na América do Norte, e *Adenostoma fasciculatum* (*chamise*, Rosaceae) no sul da Califórnia. Outras espécies, como *Quercus velutina* (carvalho negro), no leste dos EUA, e *Pinus ponderosa* (pinheiro ponderosa), no oeste dos EUA, possuem uma casca morta muito grossa que protege o câmbio do caule (tecido meristemático, situado logo abaixo da casca viva) durante um fogo de superfície. Além disso, à medida que crescem, essas espécies tendem a desprender seus ramos inferiores, os quais poderiam servir como uma "escada para o fogo", evitando que este se propague facilmente até o dossel.

Algumas espécies liberam sementes dos frutos ou cones após uma queimada. Alguns pinheiros têm uma característica chamada de *serotina*, com a qual eles retêm suas sementes em cones fortemente selados por muitos anos, liberando-as somente depois da exposição ao fogo. Os cones são selados por resina, que derrete du-

rante uma queimada, liberando as sementes. Depois, essas árvores podem liberar muitos anos de produção acumulada de sementes. Os cones selados, por isso, servem como um banco de sementes aéreo. Para a germinação de muitas espécies serotinosas pode ser necessário um solo mineral aberto. Dentre as espécies de pinheiros com serotina estão *Pinus contorta* (pinheiro *lodgpole*), no oeste da América do Norte, *P. banksiana* (*jack pine*), no centro-norte da América do Norte, e algumas populações de *P. rigida* no leste dos EUA (Figura 12.3). A serotina também ocorre em táxons adaptados ao fogo e não-relacionados aos pinheiros, como várias espécies australianas de Proteaceae.

Pinus palustris (pinheiro-de-folha-longa) é uma árvore dominante nas florestas do sudeste dos EUA, onde queimadas de superfície são recorrentes a aproximadamente cada 3 a 5 anos. As plântulas jovens são especialmente vulneráveis a essas queimadas. Este pinheiro tem uma história de vida pouco comum que parece ser uma adaptação a essas queimadas frequentes: após aproximadamente o primeiro ano, as plantas jovens configuram-se como um pequeno tufo de acículas que cresce no nível do solo, parecendo muito com uma gramínea cespitosa (Figura 12.4). O meristema apical localiza-se logo abaixo da superfície do solo, onde ele não é prejudicado caso ocorra uma queimada de intensidade baixa. Durante esse período, as plantas desenvolvem um amplo sistema de raízes e geram um grande estoque de nutrientes. Por fim, quando sua reserva de nutrientes for suficientemente grande, elas crescem muito rápido. Em alguns anos, a árvore já está bem grande e possui uma casca espessa o suficiente para ser completamente resistente ao fogo. Portanto, seu padrão de crescimento minimiza o número de anos durante os quais ela é vulnerável ao fogo.

Caso as condições sejam favoráveis ao fogo, a probabilidade de uma queimada ocorrer aumenta com a *carga*

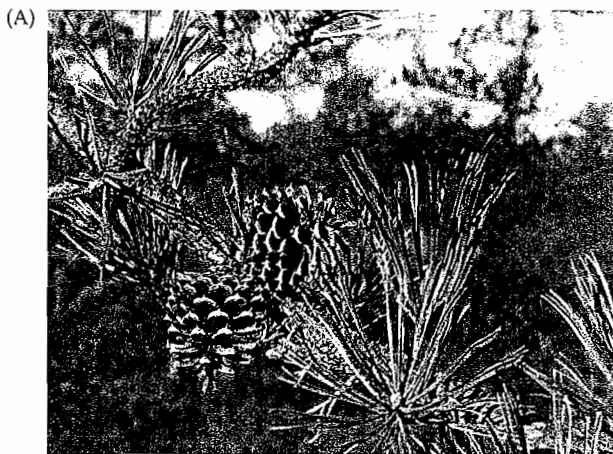
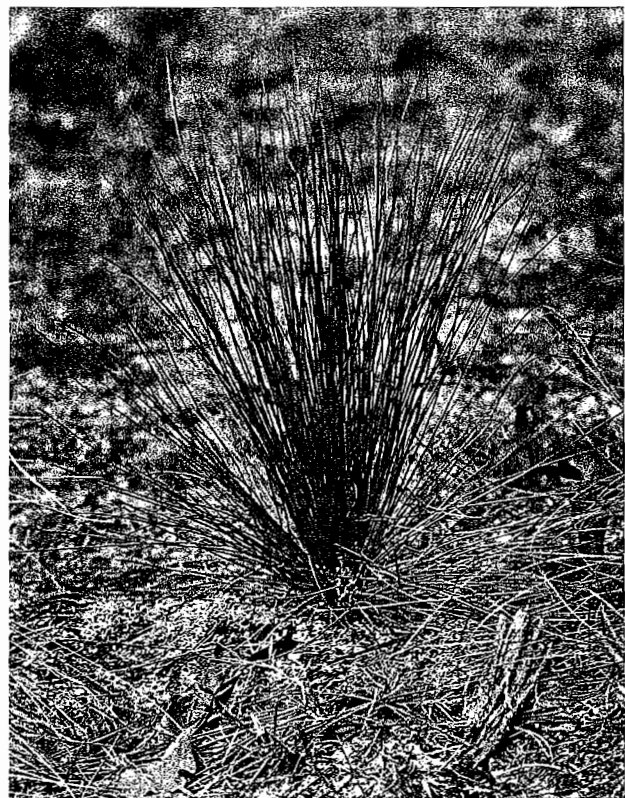


Figura 12.3 A serotina ocorre em algumas populações de *Pinus rigida* (pinheiro-lança, Pinaceae) nos áridos de pinheiros da Long Island, Nova York. (A) Abertura comum de cones de uma árvore típica, não-serotinoso. (B) Cones serotinosos, fechados, em uma árvore pertencente a uma população que queima frequentemente, com uma participação alta de serotina, a qual é um atributo geneticamente determinado. (C) Um cone serotinoso que abriu em consequência de uma queimada florestal, liberando suas sementes. (fotografias de J. Gurevitch.)

de combustível (fuel load) – a quantidade de material vegetal combustível em uma comunidade. Em pradarias, as gramíneas secam a cada inverno e essas plantas mortas, altamente combustíveis, acumulam-se ao longo do tempo. Esse acúmulo de material aumenta a probabilidade de queimadas com o tempo, assim como aumenta a intensidade do fogo quando ele finalmente ocorre. Da mesma forma, quando gramíneas exóticas invadem comunidades não-dominadas por gramíneas, elas podem contribuir com o aumento da frequência do fogo pela produção de combustível onde previamente não existia, o que, por sua vez, parece facilitar invasões de gramíneas mais adiante (D’Antonio e Vitousek, 1992). Em muitas florestas de *Eucalyptus* na Austrália, nos áridos de pinheiros do leste dos EUA e na vegetação de chaparral da Califórnia, e de outras partes do mundo, ocorrem processos similares de acúmulo de combustível. Aqui, o acúmulo é de pequenos ramos vivos, caules e folhas de espécies dominantes.

Em alguns outros tipos de comunidades, a probabilidade de queimadas não aumenta com o tempo. Nessas

Figura 12.4 Uma plântula de *Pinus palustris* (pinheiro-de-folha-longa, Pinaceae) se parece muito com uma gramínea cespitosa – por isso o termo “estágio de grama”. O meristema apical localiza-se fora do alcance da vista, logo abaixo da superfície, onde está protegido do fogo. (fotografia © G. Grant / Photo Researchers Inc.)



comunidades, as condições ambientais, e não a disponibilidade de combustível, limitam a frequência e a intensidade do fogo. Em florestas boreais da América do Norte, por exemplo, a chance de uma queimada ocorrer em um dado estande é praticamente independente do tempo, após a última queimada naquele estande. Em geral, há combustível adequado para uma queimada, mas as condições climáticas somente às vezes conduzem a um incêndio florestal (Johnson, 1992). Curiosamente, uma chance remota e constante de queimadas também ocorre em estandes do chaparral da Califórnia que não queimam há tempo: aparentemente, uma vez que a carga de combustível atinge um nível crítico, a disponibilidade de combustível não afeta de forma inteira por muito tempo a chance de queimada (Johnson, 1992; Keely et al., 1999).

Algumas espécies de plantas são **pirogênicas** – isto é, sua serrapilheira de folhas e ramos finos acumulada tende a promover fogo mais do que se poderia esperar, com base apenas na massa desse material vegetal morto. Os exemplos incluem muitos *Eucalyptus*, alguns arbustos do chaparral e possivelmente alguns pinheiros, todos produzindo óleos e outras substâncias químicas inflamáveis. Mutch (1970) propôs que o caráter pirogênico pode ser uma adaptação evolutiva. Contudo, essa proposta permanece bastante controversa, à medida que as condições necessárias para tal atributo evoluir como uma adaptação direta ao fogo devem ser muito restritivas (ver Capítulo 6; Kerr et al., 1999). Independentemente de se o caráter pirogênico é uma adaptação evolutiva por si só ou um subproduto da seleção sobre outros atributos, as espécies pirogênicas restabelecem-se após uma queimada ou porque os adultos rebrotam, ou porque a população tem um banco de sementes (o qual pode estar localizado no solo ou em cones ou frutos serotinosos). Enquanto isso, as espécies competitivas são frequentemente mortas pelo fogo. Assim, essas plantas pirogênicas geram um ambiente que aumenta sua própria persistência (ou facilita sua invasão em uma nova comunidade).

O problema do aumento da carga de combustível com o tempo provocou um debate caloroso sobre a melhor maneira de manejar florestas nos EUA. Durante boa parte do século XX, a política governamental dos EUA foi a de suprimir o fogo tanto quanto possível. Como consequência, as cargas de combustível e a densidade de árvores jovens aumentaram. Por isso, quando ocorreram queimadas, em vez de serem leves fogos de superfície, elas geralmente se tornavam imensos fogos de copa, matando, com frequência, árvores adultas e ameaçando vidas humanas e propriedades. Na década de 1970, essa prática de manejo começou a mudar por duas razões. Em primeiro lugar, os problemas e perigos associados ao acúmulo de material combustível foram reconhecidos. Em segundo, devido à maior compreensão conquistada pelos ecólogos, as agências governamentais dos EUA reconheceram que a perturbação e o fogo são partes naturais de ecossistemas. Na ausência do regime natural de perturbação, muitas propriedades de uma comunidade podem mudar, inclusive, a composição de espécies. No sudeste dos EUA, por exemplo, na ausência de fogo, em algum momento no futuro, as

florestas dominadas por latifoliadas substituem as florestas de pinheiro-de-folha-longa.

As novas práticas de manejo do governo dos EUA incluem a permissão de ocorrência de queimadas naturais florestais até exaurirem-se por si (caso não estejam comprometendo vidas e propriedades humanas) e a adoção de **queimadas prescritas** ou **controladas** para reduzir as quantidades acumuladas de combustível (para evitar uma queimada muito maior e incontrollável). Entretanto, essas duas práticas são controversas. As extensas queimadas naturais no Parque Nacional Yellowstone, no verão de 1988, que iniciaram naturalmente e não foram debeladas, tornaram, de maneira decisiva, a opinião pública contrária à política de deixar o fogo prosseguir sem controle. As queimadas prescritas também têm se tornado objeto de controvérsia.

As queimadas prescritas são planejadas por engenheiros florestais, e o fogo é ateado somente após uma avaliação cuidadosa sobre o tempo e outras condições. A maioria tem sido segura e efetiva em reduzir a quantidade de combustível e em facilitar a regeneração de espécies adaptadas ao fogo, como o pinheiro-de-folha-longa. Elas são utilizadas rotineiramente para manejar florestas em muitas regiões dos EUA e outros lugares. Entretanto, ocorreram equívocos ocasionais, apesar de grandiosos, nos quais o fogo controlado foi ateado sem as precauções apropriadas e tornaram-se queimadas naturais incontrolláveis. Em 05 de maio de 1980, o fogo do Lago Mack, na Floresta Nacional de Huron, em Michigan, começou com uma queimada prescrita, provocada para ajudar a manejar comunidades de *Pinus banksiana*. Infelizmente, o fogo ficou sem controle. Em 12 horas, o fogo tinha queimado 10.000 ha; tragicamente, ele também matou um bombeiro e destruiu 44 casas (Pyne et al., 1996). Mais recentemente, uma queimada prescrita na primavera de 2000, nas proximidades de Los Alamos, Novo México, escapou do controle, atingindo centenas de hectares e destruindo várias dezenas de moradias; felizmente, nenhuma vida humana foi perdida.

Os manejos e os fogos florestais tornaram-se mais complexos e difíceis à medida que a suburbanização e o aumento de propriedades de férias e de moradia em locais retirados, em áreas de beleza cênica, levam ao aumento do número de moradias que invadem extensas áreas florestais, antes quase desabitadas. Esse foi o caso em Los Alamos, assim como em algumas das áreas devastadas por eventos de fogo natural (que iniciam por raios) que queimaram mais de 2,5 milhões de hectares no oeste dos EUA, durante um verão de La Niña muito seco, em 2000 (ver Capítulo 17). Além disso, incidentes como as queimadas do Lago Mack e de Los Alamos têm promovido controvérsias com relação à política de manejo de fogo. Muitas dessas discussões são fundamentadas por profundas discordâncias entre ambientalistas, corporações de exploração madeireira e madeireiros, sobre até que ponto o governo dos EUA deveria facilitar a exploração madeireira em florestas públicas. As indústrias de exploração madeireira propõem que seja permitido o raleio de florestas, a fim de impedir a ocorrência de incêndios graves. Os críticos dessa proposta argumentam que isso é justamente uma desculpa para con-

tinuar com a extensiva exploração de madeira em áreas públicas, pois o tipo de corte que atualmente é feito remove a maioria das árvores grandes, comercial e ecologicamente valiosas, deixando as árvores menores, que também são as mais vulneráveis ao fogo. Uma alternativa sugerida por alguns ambientalistas e engenheiros florestais é a retirada de árvores pequenas e juvenis, sem valor comercial e que mais comumente contribuem para queimadas catastróficas; essa proposta, entretanto, não tem sido adotada com entusiasmo pela indústria de exploração madeireira, pois não é lucrativa. Os resultados dessas controvérsias têm sido prolongadas batalhas judiciais, sem qualquer resolução clara no presente. Mesmo sem uma agenda política, econômica ou ambiental a considerar, existe também o problema de determinar qual regime de fogo é "natural" para uma dada comunidade florestal e a tentativa de se alcançar esse estado sem uma queimada natural catastrófica.

Vento

O vento pode ser outra fonte significativa de perturbação. Em um extremo da escala, o vento pode derrubar um único ramo ou árvore. Tais **quedas pelo vento** variam desde a derrubada de galhos ou partes maiores de árvores até a perda de árvores isoladas ou grupos de árvores vizinhas. As quedas pelo vento são importantes em muitas florestas tropicais (Figura 12.5; Brokaw, 1985), onde árvores podem ser muito altas e frequentemente conectadas por lianas. Como consequência, quando uma árvore cai, geralmente derruba outras (Putz, 1983). Na floresta MPassa do Gabão, África, por exemplo, 51% das clareiras foram causadas pela queda isolada de árvores, sendo responsável por 38% do total da área de clareiras (Florence, 1981). As árvores que caíram em forma de dominó corresponderam a 14% das clareiras e 16% do total da área aberta. Uma vez formada uma clareira, árvores vizinhas tornam-se mais suscetíveis a serem derrubadas. Em MPassa, tais quedas de árvores adjacentes perfizeram 13% das clareiras e 36% do total da área aberta. Naquela floresta, o tempo médio entre a formação de uma clareira em uma mancha qualquer é de aproximadamente 60 anos, e o tamanho médio da clareira é de 3 ha. A queda de árvores nessas florestas é claramente uma fonte de perturbação muito importante.

Vendavais extremamente fortes, como furacões e tornados, apesar de raros, são importantes fontes de destruição pelo vento. Os furacões, tufões e ciclones são importantes nas regiões costeiras. No Caribe, por exemplo, os furacões passam por uma mancha qualquer de floresta, em média, a cada 15 a 20 anos. Esses vendavais podem ser importantes também em regiões temperadas. Uma ou duas vezes por século, no nordeste dos EUA, são registrados



Figura 12.5 Um indivíduo grande de *Dipteryx panamensis* criou uma clareira na floresta tropical da Estação Biológica La Selva, Costa Rica. Esta fotografia foi tirada aproximadamente um ano depois da queda da árvore (fotografia © G. Dimijian/Photo Researchers Inc.).

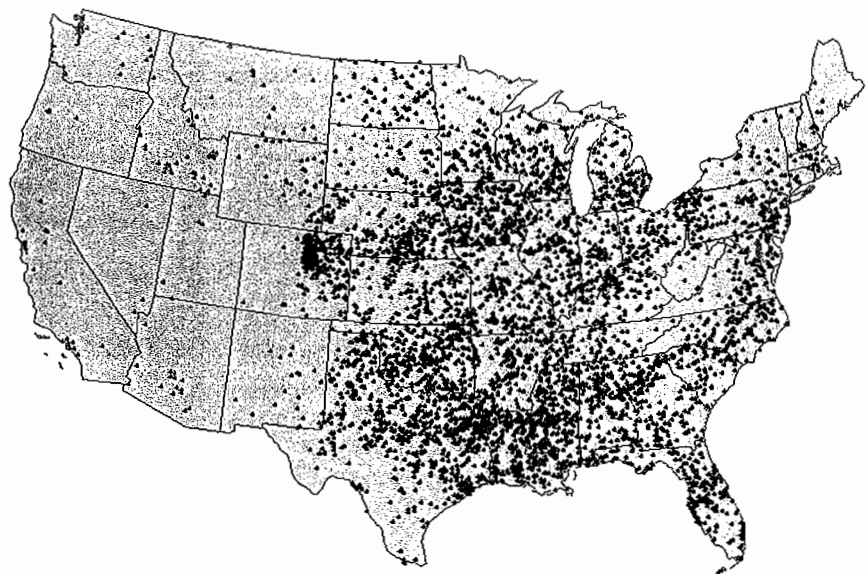


Figura 12.6 Localização de todos os tornados registrados nos EUA de 1981 a 1990. Os tornados são mais frequentes na região que se estende do leste do Texas e norte de Louisiana até Minnesota e Michigan, uma área algumas vezes denominada "Tornado Alley".

furacões suficientemente intensos para derrubar grandes extensões de floresta. Em 1938, um furacão derrubou 253.000 ha de floresta no centro da Nova Inglaterra (destruindo a maior parte da floresta de Pisgah, mencionada anteriormente). Os tornados representam uma outra fonte importante de destruição pelo vento, especialmente no meio-oeste dos EUA, em "Tornado Alley" (Figura 12.6). Nas florestas do norte de Wisconsin, vendavais catastróficos criam, em média, 52 manchas por ano, variando em tamanho de 1 até 3.785 ha, com um intervalo de recorrência de 1.210 anos (Canham e Loucks, 1984).

As clareiras e manchas criadas por todos esses tipos de destruição pelo vento são fatores importantes na dinâmica de comunidades florestais. A erosão do solo pelo vento também pode ser um fator importante de perturbação em comunidades mais abertas, de áreas áridas até campos anteriormente lavrados (Figura 4.6).

Água

No seu estado líquido, como inundação ou como agente erosivo sem inundação (incluindo a erosão dos solos), e no seu estado sólido, como neve e gelo, a água pode ser uma fonte importante de perturbação. As enchentes são mais representativas em habitats **ripários** (áreas adjacentes a riachos e rios) e em áreas próximas a pântanos. Em muitos desses sistemas, as inundações anuais estão continuamente criando e destruindo habitats. No Alasca, por exemplo, o salgueiro-de-banco-de-areia (*Salix exigua*, Salicaceae) cresce sobre bancos de areia ao longo de rios que são continuamente destruídos e formados novamente pelas inundações causadas pelo derretimento de neve. As tempestades de chuva torrencial também podem provocar deslizamentos de solo. Esses tipos de perturbações podem iniciar uma sucessão primária, pois elas tendem a criar novas superfícies, previamente não-vegetadas. De forma similar, as avalanches de neve são responsáveis por perturbações em regiões montanhosas temperadas. Nas montanhas rochosas canadenses, as avalanches removem 1% das florestas a cada inverno.

Tempestades de granizo são fontes importantes de perturbação em muitas regiões temperadas. Em florestas decíduas temperadas, como aquelas do sudeste dos EUA, elas são frequentemente responsáveis por muitas perturbações de pequena escala, como a remoção de ramos isolados de árvores. Tais perturbações criam novas manchas na floresta. As tempestades de granizo também podem causar perturbações de larga escala. Em janeiro de 1998, uma tempestade massiva de granizo cobriu grandes áreas de Nova York e da Nova Inglaterra, nos EUA, e em Ontário, Quebec e Nova Brunswick, no Canadá. Naquela tempestade única, aproximadamente 25% das árvores na região foram moderada a gravemente prejudicadas.

A combinação de perturbações por vento e por água pode ser importante em algumas comunidades, como nas florestas de vale estreito do sul dos Montes Apalaches (Runkle, 1985). Essas florestas bastante diversas ocorrem em áreas protegidas, próximas a riachos, em altitudes medianas. O fogo é muito raro nessas florestas; vendavais representam a principal fonte de perturbação. A maioria das

clareiras é causada pela morte de árvores isoladas devido a tempestades de granizo, raios ou ventos fortes. A média das clareiras é pequena, cerca de 31 m², embora as clareiras possam medir até 0,15 ha quando várias árvores caem juntas. Em média, uma vez a cada 100 anos um determinado local experimenta uma perturbação causadora de clareira.

Animais

Na maioria das vezes, as perturbações causadas por animais são pequenas e frequentemente associadas à herbivoria (ver Capítulo 11). Algumas vezes, porém, os resultados da herbivoria podem ser bastante drásticos, como quando uma manada de elefantes retira a folhagem de um estande de árvores. Um único elefante pode consumir 225 kg de forragem por dia.

Mesmo pequenos animais como insetos, por exemplo, podem causar amplas perturbações durante explosões populacionais. A mariposa cigana (*Lymantria dispar*), por exemplo, foi trazida da Europa para Massachusetts em 1868, aproximadamente, em uma tentativa pouco prudente de estabelecer uma indústria de seda na América do Norte, a partir do cruzamento dela com a mariposa da seda. Ela escapou do cultivo e rapidamente se espalhou pelas florestas decíduas do leste da América do Norte; hoje, ela pode ser encontrada tanto no extremo oeste, no Oregon, quanto no extremo sul, no Arkansas. Durante



Figura 12.7 As lagartas da mariposa cigana (*Lymantria dispar*) desfolharam este indivíduo de *Fagus grandifolia* (faia americana, Fagaceae) em uma explosão populacional que ocorreu em Connecticut, em 1980. As árvores caducifólias nem sempre se recuperam desses ataques. (fotografia © J. Bova/Photo Researchers, Inc.)

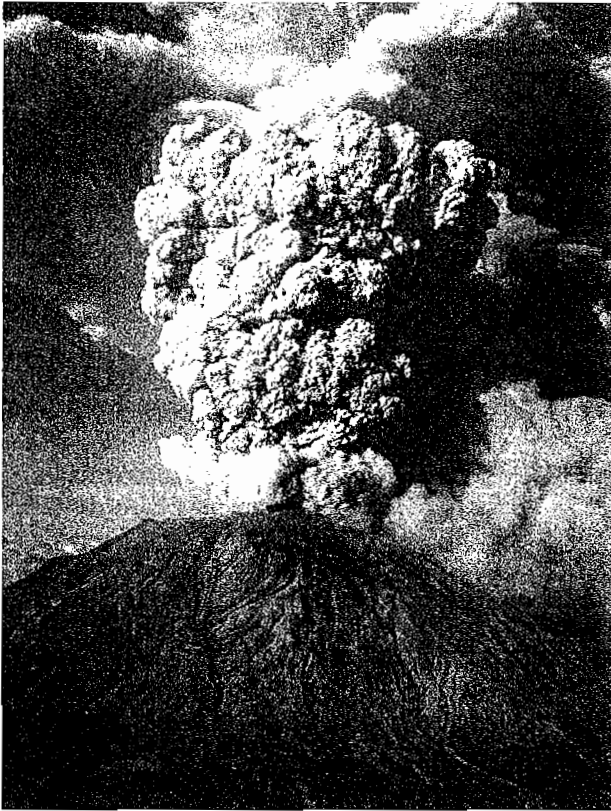


Figura 12.8 A erupção de 1980 do Monte St. Helens, no Estado de Washington, criou quase 16 km² de superfície desnuda, levando à sucessão primária (fotografia cedida por U.S. Geological Survey).

uma explosão populacional, as lagartas de mariposa cigana podem desfolhar extensas áreas de florestas, sob certas circunstâncias, matando muitas árvores (Figura 12.7).

Vários outros tipos de atividades animais podem gerar perturbações (ver Capítulo 11). Animais de grande porte, como os bisões americanos, na América do Norte, e os búfalos africanos, na África, pastejam e também criam lamaçais. Na Área Natural de Pesquisas das Pradarias do Konza (ver Capítulo 1), os lamaçais de bisões são habitats importantes para espécies anuais que não são encontradas em nenhum outro lugar na pradaria.

Terremotos e vulcões

Eventos sísmicos, como terremotos e erupções vulcânicas, conduzem à sucessão primária. A vazão das lavas vulcânicas pode criar novas ilhas no oceano ou cobrir áreas existentes. A erupção do Monte St. Helens, no Estado de Washington, em 18 de maio de 1980, criou uma superfície de solo desnudo com quase 16 km² (Figura 12.8; a seguir observaremos os padrões de sucessão que seguiram essa erupção). Os eventos sísmicos também podem ter efeitos indiretos ao desencadear deslizamentos de terra. No Chile, uma série de terremotos devastadores em 1960 provocou milhares de avalanches de detritos, deslizamentos de terra e correntes de lama, que cobriram 25.000 ha, ou 2,8% da superfície terrestre da província de Valdivia (Veblen e Ashton, 1978).

Doenças

A propagação de doenças também pode ser uma fonte de perturbação. A praga-da-castanheira (*chestnut blight*, um fungo) foi introduzida na América do Norte no início do século XX, provocando a morte de árvores de castanheiras (*Castanea dentata*, Fagaceae; Figura 11.20) na maioria das florestas decíduas do leste da América do Norte. No Capítulo 11, são descritos outros exemplos de perturbações causadas por patógenos.

Seres humanos

Na atualidade, uma das mais importantes causas de perturbação em comunidades naturais é a atividade humana (ver Capítulo 21), incluindo as causadas por animais domésticos. Algumas vezes, as perturbações que causamos são acidentais ou ocorrem devido a danos casuais. Por exemplo, aproximadamente 35% dos fogos florestais nos EUA, representando 19% da área queimada, são devidos ou à negligência humana ou a incêndios criminosos.

Outras perturbações humanas são menos propositalmente. As indústrias de exploração madeireira removem anualmente grandes quantidades de árvores em florestas dos EUA, em uma combinação de **corte raso** (remoção de todas as árvores) e **corte seletivo** (remoção de algumas árvores de valor comercial, deixando outras). Após o corte raso, as companhias de madeira são legalmente obrigadas a replantar, substituindo as árvores que removeram. Entretanto, uma vez que as replantadas são tipicamente membros de uma única espécie de valor comercial, de crescimento acelerado, as florestas resultantes são muitas vezes drasticamente diferentes das comunidades florestais originais. Após o corte raso e o replantio, a maioria das florestas torna-se plantações compostas de uma única espécie arbórea, em geral com todas as árvores de mesma idade. Além disso, as vias de acesso dessas florestas industriais podem atuar como corredores para o movimento de espécies invasoras, ao mesmo tempo que criam barreiras para o movimento de outras espécies (ver Capítulo 16).

Em muitas florestas tropicais, o corte raso para extração de madeira e a retirada da vegetação para o estabelecimento de lavouras têm sido extensivos. No mundo, a destruição de florestas pluviais está hoje estimada em 1 ha por segundo (aproximadamente igual a dois campos de futebol americano), 87.000 ha/dia (uma área maior do que a cidade de Nova York) e 32 milhões de ha/ano (uma área maior do que a Polônia). Porém, não apenas as florestas destruídas sofrem perturbações. As áreas de florestas remanescentes também são afetadas, pois a fragmentação da paisagem modifica padrões de migração de espécies e tamanhos populacionais (ver Capítulos 16 e 21).

O pastejo por gado, ovelhas e cabras domésticos tem alterado drasticamente a composição de campos e a vegetação arbustiva sobre vastas extensões de áreas rurais áridas e semi-áridas ao redor do mundo (ver Capítulo 11), em muitos casos, acelerando muito a erosão do solo. Até mesmo o pisoteio associado a longas caminhadas recreativas pelo campo e outros usos de áreas selvagens podem ser substanciais em áreas com grande número de visitantes, ou em áreas que são especialmente vulneráveis, como desertos e tundra.

Colonização

Todos os processos sucessionais começam com propágulos. A sucessão primária difere da secundária nos tipos de propágulos envolvidos e em suas fontes. Em geral, na primária, todos os propágulos precisam ser sementes ou esporos transportados pelo vento ou pela água para a nova superfície desnuda. A dispersão animal exerce um pequeno papel na sucessão primária, porque relativamente poucos animais visitam sítios não-vegetados. Os primeiros a aparecer são espécies de musgos e líquens, que se especializaram em colonizar superfícies desnudas. Essas espécies tendem a ser de crescimento lento e possuir adaptações únicas que as capacitam a viver sob as condições difíceis encontradas em sítios de sucessão primária. Além das dificuldades impostas pela falta de matéria orgânica, nutrientes e pela estrutura do solo, outras condições, como ampla flutuação térmica e exposição a ventos fortes, tornam a sobrevivência difícil nesses sítios para a maioria das plantas.

A colonização por sementes dispersadas é também importante na sucessão secundária, mas os colonizadores geralmente diferem dos envolvidos na sucessão primária. Uma vez que o solo já está presente, muitas espécies de crescimento rápido podem se desenvolver em manchas recentemente disponíveis. Ao mesmo tempo em que as áreas recém-perturbadas, como clareiras, apresentam muitos desafios para indivíduos colonizadores, elas também oferecem numerosas vantagens. Os níveis de luz costumam ser altos, devido à falta de um dossel de plantas dominantes. O conteúdo de nutrientes do solo também pode ser elevado, tanto por causa da redução da competição como pela liberação de nutrientes de plantas ou partes de plantas em decomposição (p. ex., folhas de árvores do dossel mortas, derrubadas pelo vento). As espécies colonizadoras na sucessão secundária são frequentemente de crescimento muito rápido, com sementes pequenas dispersadas por vento, como *Taraxacum officinale* (dente-de-leão, Asteraceae). Essas espécies colonizadoras são em geral encontradas no local durante apenas um ano ou dois após a perturbação, antes de serem excluídas pela competição de outras espécies.

A falta de propágulos pode persistir por um longo período de tempo após uma perturbação. Na floresta pluvial tropical da bacia Amazônica do Equador, a riqueza de espécies arbóreas é, em geral, muito alta. Todavia, uma área da floresta tem sensivelmente menos espécies. Nigel Pitman e colaboradores (2005) concluíram que a menor riqueza de espécies nessa área deveu-se a um catastrófico evento de inundação ocorrido há cerca de 500 anos. Mesmo agora, nem todas as árvores da região colonizaram o local.

Os bancos de sementes do solo (ver Capítulo 7) podem ser uma fonte importante de propágulos para a sucessão secundária. Algumas espécies que se especializam em habitats de sucessão inicial têm sementes capazes de permanecer dormentes por muitos anos e germinar sob condições específicas que sucedem uma perturbação. Em muitas herbáceas anuais e perenes de vida curta, a dormência de sementes somente é quebrada por exposição suficiente à luz, a qual ocorre apenas depois da perturbação

do solo. Você já pode ter observado isso em um jardim: depois de remover a superfície do solo, muitas espécies espontâneas parecem surgir de maneira repentina. Outros estímulos também podem ser importantes; por exemplo, algumas sementes germinam em resposta aos compostos químicos da cinza ou fumaça do fogo.

A composição do banco de sementes do solo pode ser bastante diferente daquela da comunidade de plantas que cresce acima dele (Oosting e Humphreys, 1940; Livingston e Allesio, 1968). Em uma floresta montana de carvalhos e pinheiros, em Michigan, por exemplo, *Arenaria serpyllifolia* (arenária, Caryophyllaceae) era comum no banco de sementes da floresta, apesar de não estar presente na vegetação acima do solo. Por outro lado, *Coniza canadensis* (buva-canadense, Asteraceae), cujas sementes são dispersadas pelo vento, era uma das espécies mais comuns após o fogo, mas não estava presente no banco de sementes do solo (Scheiner, 1988). Uma clareira nessa floresta pode ser rapidamente colonizada por ambas espécies: *A. serpyllifolia* pelo banco de sementes e *C. canadensis* pela dispersão de sementes trazidas de outras áreas pelo vento.

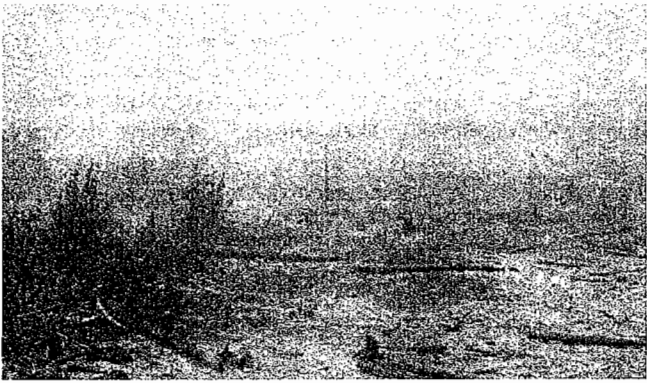
Os propágulos vegetativos também podem ser uma fonte importante de recrescimento após perturbações. Os álamos (*Populus tremuloides* e *P. grandidentata*) das florestas temperadas setentrionais especializaram-se em crescer em habitats de sucessão inicial. Essas espécies arbóreas podem propagar-se por "raízes gemíferas"; isto é, por meio do crescimento de novos caules originados de gemas de raízes subterrâneas. O fogo estimula sua tendência de produzir novos caules aéreos. Após uma queimada experimental no norte do Michigan inferior, havia 24.750 caules de álamo por hectare, e esses caules alcançaram, em média, a altura de mais de 1 metro em um único verão (Figura 12.9).

Determinando a natureza da sucessão

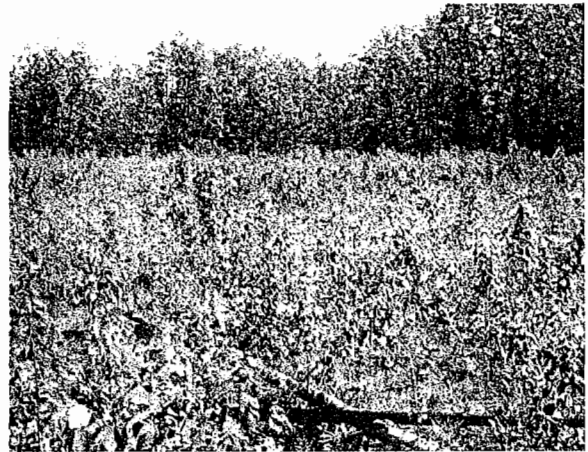
Os primeiros ecólogos pensavam a sucessão como uma progressão ordenada de comunidades serais (pré-clímax) levando a um ponto final previsível: estado de clímax estável. A partir da década de 1950, emergiram muitas ideias novas sobre sucessão. Os ecólogos ainda estão tentando classificar os padrões e processos da sucessão.

Figura 12.9 Perturbação e sucessão inicial em uma floresta no norte do Michigan inferior. (A) Este local teve corte raso e foi queimado em agosto de 1980. (B) Um ano após a queimada, o local está coberto por *Populus grandidentata* (álamo denteado, Salicaceae), com cerca de 1 metro de altura, que rebrotou de raízes em resposta ao fogo. (C) A mesma vista três anos após a queimada. (D) Local adjacente que teve corte raso e foi queimado 29 anos antes. O local ainda está dominado por indivíduos de *P. grandidentata*, agora totalmente crescidos. (E) Local adjacente que teve corte raso e foi queimado 47 anos antes. Outras espécies arbóreas começaram a entrar na comunidade, principalmente *Pinus strobus* (pinheiro branco ocidental, Pinaceae). (F) A floresta 70 anos depois da queimada. Os álamos estão diminuindo e começam a ser substituídos por *Acer rubrum* (bordo vermelho, Sapindaceae), *Quercus rubra* (carvalho vermelho, Fagaceae) e *P. strobus*. Jovens da última espécie são especialmente perceptíveis. (fotografias de S. Scheiner.)

(A)



(B)



(C)



(D)



(E)



(F)





Figura 12.10 Uma duna frontal ao longo da margem do Lago Michigan no *Big Point Sable*, Ludington, Michigan, em fotografia de 13 de setembro de 1916. À esquerda observa-se *Ammophila breviligulata* (grama-da-praia, Poaceae), e à direita situa-se *Prunus pumila* (cerejeira-da-areia, Rosaceae). O sistema de raízes dessas espécies estabiliza as dunas abertas (American Environmental Photographs Collection, AEP-MIS136, Department of Special Collections, University of Chicago Library).

Interações entre metodologia e compreensão

A capacidade de cientistas de compreender a natureza é afetada pelos métodos que eles utilizam para estudá-la. Em parte alguma isso é mais aparente do que nos estudos de sucessão. As mudanças nos métodos para estudar a sucessão têm afetado nossa compreensão a respeito do processo; inversamente, mudanças na compreensão da sucessão por ecólogos também têm fomentado mudanças nos métodos.

Uma dificuldade central de estudar a sucessão é que ela se trata de um processo geralmente muito lento – pode levar décadas ou séculos. Idealmente, almeja-se poder observar o processo sucessional inteiro em uma única comunidade, mas isso em geral não é possível. Um caminho tradicional para contornar essa limitação é por meio do estudo de uma **cronossequência** – conjunto de comunidades em diferentes idades desde uma perturbação. Os usuários da abordagem de cronossequência assumem que as diferenças entre essas comunidades representam o que ocorreria dentro de uma única comunidade ao longo do tempo. Henry C. Cowles (1899) introduziu e popularizou essa abordagem, a qual foi fundamentada em seus estudos de padrões de sucessão



Henry Chandler Cowles

primária nas dunas e florestas, ao longo da margem sul do Lago Michigan (Figura 12.10). Cowles conjecturou que as dunas foram inicialmente colonizadas e estabilizadas por plantas com extensivos sistemas de raízes, como as gramíneas *Ammophila breviligulata* (grama-da-praia) e *Elymus canadensis* (centeio silvestre), e por pequenas plantas lenhosas, como *Prunus pumila* (cerejeira-da-areia,

Rosaceae). Uma vez estabilizadas as dunas, Cowles afirmou que arbustos maiores, como *Salix glauco-phylloides* (salgueiro-de-dunas, Salicaceae) e *Cornus stolonifera* (vime vermelho, Cornaceae), podiam colonizá-las. Por fim, árvores como *Tilia americana* (tília americana, Tiliaceae) entram na comunidade, convertendo-a em uma floresta. Ao final, segundo o cenário de Cowles, a floresta torna-se dominada por *Acer saccharum* (bordo sacarino, Sapindaceae) e *Fagus grandifolia* (faia americana, Fagaceae).

A abordagem de cronossequência tem como base três pressuposições importantes. Primeiro, ela assume que processos sucessionais são altamente previsíveis; isto é, que todas as comunidades similares passarão pela mesma sequência sucessional. Segundo, ela assume que o clima e outros aspectos ambientais, bem como o **pool de**

espécies (as disponíveis para colonização), não sofrerão alterações durante toda a cronossequência. Contudo, sabemos que isso nem sempre é verdadeiro; por exemplo, novas espécies podem migrar para a região, a combinação de espécies pode mudar durante períodos de grande mudança climática (ver Capítulo 20) ou espécies podem tornar-se localmente extintas. Especialmente nos anos recentes, as espécies invasoras têm modificado trajetórias sucessionais (ver Capítulo 13). Por fim, a abordagem da cronossequência assume que comunidades de uma mesma macrorregião são suficientemente similares para serem consideradas parte da mesma sequência sucessional. Esse último pressuposto foi questionado durante a década de 1950, abalando o uso das cronossequências – um exemplo de como alterações conceituais orientam mudanças nos métodos.

Dois novas abordagens de pesquisa foram utilizadas para testar diretamente a primeira pressuposição de que o resultado da sucessão é altamente previsível – um exemplo de como os métodos algumas vezes conduzem a avanços conceituais. A primeira dessas abordagens foi o uso de estudos de longa duração (ou longitudinais), os quais fornecem dados que não estavam disponíveis aos primeiros ecólogos. Começando nos anos de 1920 e 1930, os ecólogos estabeleceram áreas de estudo permanentes que foram monitoradas por décadas ou mais. Os ecólogos dispõem, agora, da observação direta de sequências sucessionais longas e as compararam com aquelas previstas pelo método de cronossequência. Em um exemplo famoso de estudo na Carolina do Norte, Henry Oosting (1942), junto com sua aluna Catherine Keever (1950), usaram o método de cronossequência para prever que florestas de pinheiro no devido tempo produziram comunidades dominadas por espécies latifoliadas. Essa hipótese foi testada utilizando-se parcelas de estudos de longa duração estabelecidas na Floresta Duke em

1934, continuamente monitoradas desde então. Os métodos de observação incluíram a etiquetagem de todas as árvores cujos caules tinham DAP (diâmetro à altura do peito) superior a 1 cm. Com base nesses estudos, Norman Christensen e Robert Peet (1980) determinaram que a sequência sucessional, segundo a hipótese de Oosting, estava correta. Um inconveniente para estudos de longa duração é que o tempo ainda é um fator limitante. Um único pesquisador pode examinar a sucessão por um período de décadas, mas não séculos. Além disso, esse método pode ser utilizado apenas em situações em que os sítios podem ser estabelecidos e monitorados sem perigo de perturbações humanas, e nas quais exista um esforço consagrado para manter o estudo por um período longo, pois investigadores, financiamentos e mesmo instituições mudam.

Uma segunda modificação na metodologia foi o aumento da utilização, na década de 1970, de experimentos com manipulação para estudar processos em comunidades. Até então, a ecologia de comunidades vegetais era uma disciplina essencialmente observacional, envolvendo a coleção e análise de dados quantitativos extensivos. Agora, os ecólogos começaram a testar explicações propostas para processos sucessionais, por meio da aplicação de diferentes tratamentos experimentais em comunidades e do estudo de suas respostas. Três dos mais amplos desses estudos nos EUA têm sido conduzidos em locais que são parte da rede de Pesquisas Ecológicas de Longa Duração (PELD; LTER, *Long-Term Ecological Research*) (ver Quadro 9C). No Capítulo 1, descrevemos um desses locais: a Área Natural de Pesquisa da Pradaria de Konza, no Kansas. Um segundo é Hubbard Brook, Nova Hampshire, onde Frank Bormann e Gene Likens (1979) usaram manipulações em uma bacia hidrográfica para estudar a sucessão. Um ter-

ceiro é a Cedar Creek Natural History Area, Minnesota, sede de um estudo em andamento de sucessão em pradarias estabelecido por David Tilman. As manipulações experimentais utilizadas nesses locais incluem a fertilização de parcelas com diferentes níveis de nitrogênio, a criação de parcelas de tamanhos diferentes e o estabelecimento de parcelas com conjuntos diferentes de espécies (ver Capítulo 14). O tempo é novamente um importante fator limitante nesses tipos de experimentos. Eles são apropriados especialmente para tratar de questões ao longo do tempo, de alguns anos até mais de uma década, em circunstâncias incomuns. Esse é o motivo pelo qual eles têm sido utilizados principalmente em comunidades como pradarias e campos abandonados, onde as mudanças sucessionais inicialmente procedem em passos relativamente rápidos.

Outro método extensivamente usado ao longo de anos para reconstruir a história de comunidades em particular é a **dendrocronologia** – o estudo dos anéis de árvores. Esse método é particularmente apropriado para retomar o estudo da sucessão onde os outros dois métodos o deixaram em aberto: ao longo de um período de séculos. Muitas árvores de zonas temperadas produzem anéis de crescimento anuais (Figura 12.11). Tomando uma amostra do lenho de uma árvore e contando os anéis, a sua idade pode ser determinada. O conhecimento das idades das árvores em uma floresta permite que se determine quando espécies diversas começaram a se estabelecer naquele local. Outras características dos anéis de árvores, como tamanho, aparência, composições química e isotópica podem fornecer informações adicionais sobre clima, solo e condições de crescimento em tempos pretéritos. No Capítulo 20, discutiremos outros métodos de determinação de mudanças não-sucessionais de longa duração em comunidades vegetais.

Mecanismos responsáveis por mudança sucessional

Com a utilização desses diferentes métodos, os ecólogos vegetais têm lentamente desvendado padrões sucessionais e os processos responsáveis por eles. A primeira teoria sucessional abrangente foi a de Clements (1916); ela foi parte do conceito do superorganismo, sua teoria geral sobre a natureza de comunidades vegetais (ver Capítulo 9). Na visão de Clements, algumas espécies tinham papel fundamental na preparação de um local para a posterior ocupação por outras espécies. As interações entre espécies foram

vistas como benéficas para o funcionamento da comunidade como um todo. Algumas espécies ocorreram na comunidade durante um período limitado, antes de retirarem-se, permitindo que outras ocupassem seu lugar. Clements acreditava que essas espécies eram, de certo modo, destinadas a essa proposta. Atualmente, reconhecemos que as ideias de Clements foram profundamente não-darwinianas. Ele as desenvolveu em uma época em que a teoria de Darwin de evolução por seleção natural ainda era um tema de deba-

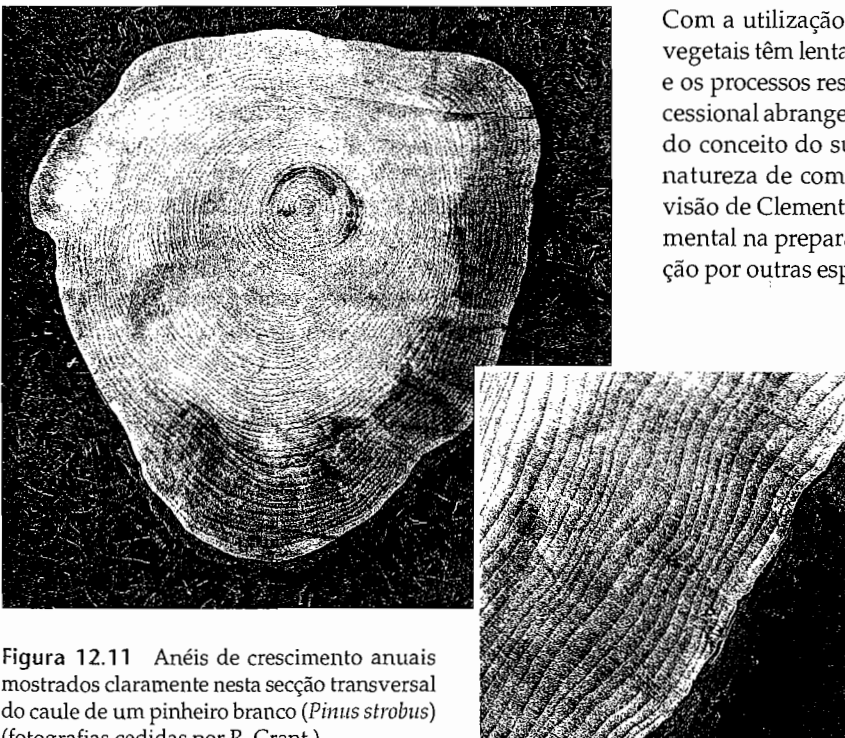


Figura 12.11 Anéis de crescimento anuais mostrados claramente nesta seção transversal do caule de um pinheiro branco (*Pinus strobus*) (fotografias cedidas por R. Grant.)

tes acalorados. Hoje, nenhum cientista aceitaria a noção da existência de uma espécie apenas para o bem da comunidade. Embora as interações mutualistas possam ser favorecidas pela seleção natural (Wilson, 1980), sua evolução é complexa, e seu papel na sucessão é muito mais limitado do que o considerado por Clements.

Então, como as populações de espécies sucessionais interagem umas com as outras? Para desenvolver um conjunto de hipóteses testáveis, Joseph Connell e Ralph Slatyer (1977) propuseram três mecanismos possíveis pelos quais pode ocorrer a sucessão. Enquanto os apresentamos como alternativas, lembre-se de que os três podem operar em qualquer comunidade e que eles provavelmente interagem entre si (Walker e Chapin, 1987). Primeiro, as espécies sucessionais iniciais podem **facilitar** a colonização e o crescimento de espécies sucessionais tardias. Essa hipótese considera a sucessão a partir de uma visão afim à de Clements, apesar de estar dentro de um contexto evolutivo e em uma configuração mais mecanicista. Segundo, um processo de **inibição** pode direcionar a sucessão. Uma espécie sucessionais inicial pode inibir a colonização por espécies tardias por meio da monopolização de recursos, como luz, água ou nutrientes. A sucessão poderia finalmente ocorrer se as espécies tardias eliminassem, por competição, as iniciais. Por fim, um processo de **tolerância**, no qual as espécies nem ajudam nem inibem a colonização por outras espécies, pode determinar a sucessão.

Existem evidências para os três mecanismos. A facilitação é melhor demonstrada durante a sucessão primária. Algumas espécies são adaptadas a ganhar a vida sob condições de dificuldade. Líquens, por exemplo, podem crescer sobre rochas expostas. Eles fazem isso dissolvendo lentamente a rocha para obter nutrientes, iniciando, assim, o processo de formação do solo. Um outro exemplo de facilitação durante a sucessão primária ocorre ao longo de dunas marginais aos lagos, como as dos grandes lagos norte-americanos. Espécies como *Elymus canadensis* podem colonizar depósitos arenosos recentes, com níveis de nutrientes bastante baixos e baixa capacidade de retenção de água. Em áreas de ativa formação de dunas de areia (Figura 12.10), os sistemas de raízes fasciculados dessa gramínea atuam para estabilizar a areia. Uma vez estabilizada, outras espécies com sistemas de raízes menores são capazes de colonizar o local; o estabelecimento dessas espécies é, portanto, facilitado por *E. canadensis*.

A sucessão secundária em ambientes muito adversos também fornece exemplos de facilitação. No Deserto de Sonora, plântulas de *Parkinsonia microphylla* (palo verde, Fabaceae), uma espécie arbórea, sobrevivem com dificuldade em áreas abertas. Por outro lado, na sombra de arbustos como *Ambrosia deltoidea* (Asteraceae), elas crescem e se desenvolvem. Por causa desse papel na comunidade, *A. deltoidea* é denominada planta-berçário (ver Capítulo 10). De forma similar, *Carnegiea gigantea* (saguaro, Cactaceae) germina e cresce sob *A. deltoidea* e *P. microphylla* (Figura 12.12), de modo que esta última modifica seu papel para tornar-se uma planta-berçário. Nesses exemplos, a posterior substituição de espécies sucessionais iniciais por tardias não é consequência de

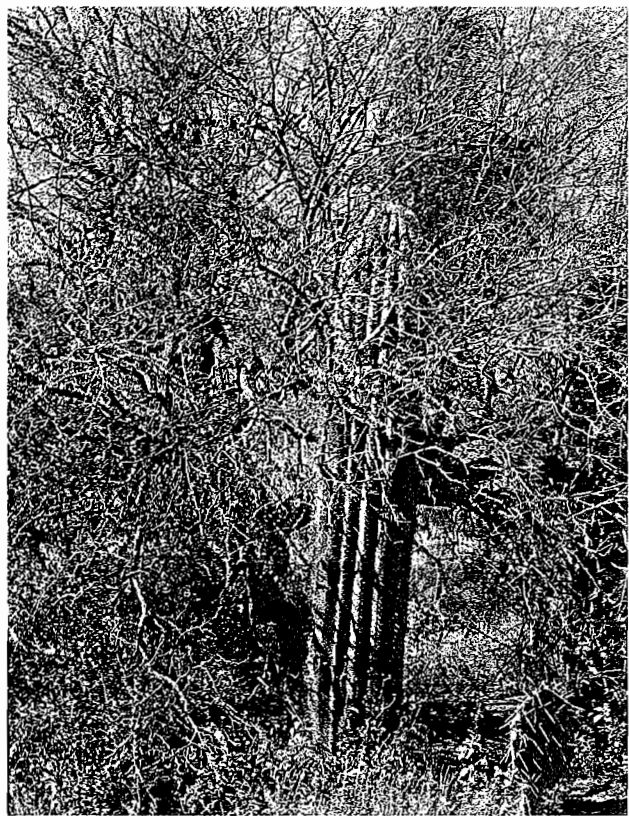


Figura 12.12 No Deserto de Sonora, no Arizona, um cacto saguaro (*Carnegiea gigantea*, Cactaceae) cresce à sombra de sua planta-berçário, o palo verde (*Parkinsonia microphylla*, Fabaceae), uma espécie arbórea. Tão logo tenha crescido o suficiente, o cacto não necessita mais de proteção e substituirá a árvore por ser mais competitivo por água (fotografia cedida por T. Craig.)

uma espécie ter cedido voluntariamente seu lugar para outra, como Clements sugeriu. A espécie tardia, ao final, eliminou por competição a inicial – de fato, há boas evidências de que os saguaros subsequentemente matam suas árvores-berçário. As espécies sucessionais iniciais persistem na paisagem, pois elas são capazes de colonizar e sobreviver em habitats efêmeros.

Inibição e tolerância são processos mais fáceis de se demonstrar e observar. A inibição acontece por competição por luz, água e nutrientes (ver Capítulo 10). Um ou mais desses recursos sempre está em quantidades limitadas em uma determinada comunidade. Em desertos, o recurso limitante frequentemente é a água. Em solos muito arenosos, o recurso limitante é com frequência o nitrogênio (ver Capítulos 4 e 14). No sub-bosque de uma floresta, o recurso limitante geralmente é a luz. A competição por esses recursos limitantes resulta em diminuição do crescimento e da reprodução. Portanto, a competição reduz a capacidade de uma espécie de colonizar e crescer em um local.

A competição é menos intensa se as espécies competitivas forem adaptadas a condições diferentes. Por exemplo, algumas espécies crescem melhor sob condições de elevada luminosidade, enquanto outras o fazem melhor sob condições de baixa luminosidade. Durante a sucessão

florestal, os níveis de luz diminuem à medida que as árvores crescem e preenchem o dossel. Nesse caso, as espécies adaptadas à alta luminosidade tendem a ocorrer no início da sucessão (ou em clareiras de uma floresta madura), enquanto espécies adaptadas à intensidade luminosa baixa geralmente ocorrem em comunidades mais antigas. Em florestas temperadas do nordeste dos EUA, *Prunus pensylvanica* (cerejeira, Rosaceae), uma espécie que cresce melhor em condições de luminosidade elevada, ocorre no início da sucessão florestal. Por causa da necessidade de luminosidade elevada, suas plântulas não conseguem crescer sob seu próprio dossel. Em vista disso, os estandes dessa cerejeira são frequentemente colonizados por *Acer saccharum*, que pode crescer sob intensidades de luz muito menores. O crescimento sob essas condições é, na verdade, muito lento, e um juvenil do bordo sacarino nunca se torna uma árvore de crescimento pleno, caso cresça sempre à sombra de uma outra árvore. A estratégia do bordo sacarino é, mais exatamente, a de tolerância. Ele pode sobreviver, crescendo lentamente, sob condições de baixa luminosidade. Então, se uma árvore de dossel cair e criar uma abertura, um juvenil de bordo sacarino pode crescer rapidamente até preencher aquela clareira. Como o bordo sacarino já está em estágio juvenil, ele pode alcançar o dossel antes de quaisquer outras espécies arbóreas que germinem naquela clareira. Assim, a cerejeira inibe – diminui a velocidade – a colonização do bordo sacarino, enquanto este é capaz de colonizar devido à sua tolerância à baixa luminosidade.

Uma outra teoria aponta para um processo adicional importante na sucessão. Em 1954, Frank Egler descreveu dois cenários alternativos para sucessão (Figura 12.13). O primeiro, conhecido como **revezamento florístico**, foi amplamente uma visão clementssiana, em que comunidades integradas substituem umas às outras como em uma corrida de revezamento. Egler propôs um segundo cenário que considerou mais provável: a hipótese da **composição florística inicial**, a qual enfatizava o processo de colonização e as diferenças no ciclo de vida das espécies. Focalizando a sucessão em campos abandonados no leste dos EUA, Egler afirmou que todas as espécies alcançavam cedo um local no processo sucessional. Espécies sucessionais iniciais, como herbáceas anuais e perenes, dominavam o local porque cresciam rapidamente. As espécies arbóreas também chegavam cedo, mas não dominavam até muito mais tarde porque cresciam mais lentamente. Desse modo, na visão de Egler, uma sequência particular de sucessão é uma consequência direta da com-

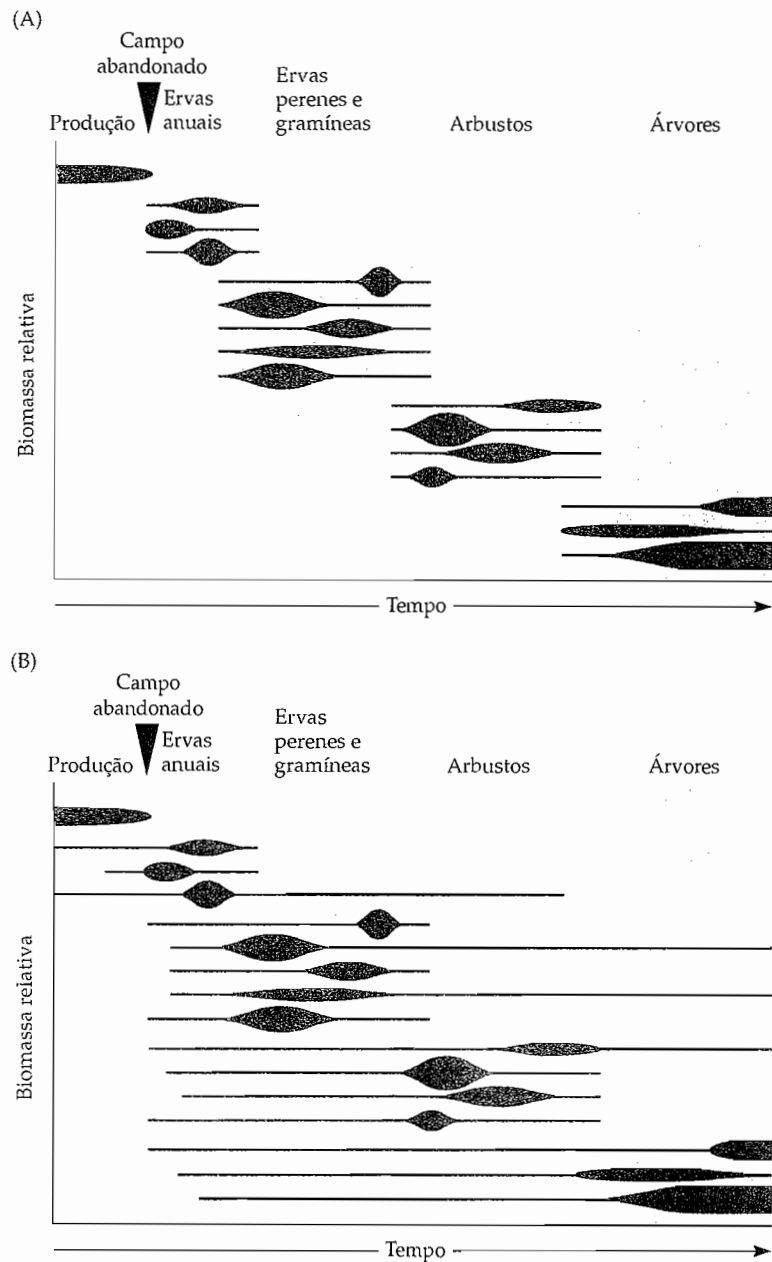


Figura 12.13 Teorias de sucessão de F. E. Egler (Egler, 1954), estilisticamente diagramadas para um campo abandonado hipotético na Carolina do Norte. Cada linha representa uma única espécie do tipo de vegetação indicado. Quanto mais espessa a linha, maior é a importância da espécie naquele dado período. (A) De acordo com o revezamento florístico, grupos de espécies substituem uns aos outros como os atletas em uma corrida de revezamento. (B) A modificação do revezamento florístico de Egler foi a teoria da composição florística inicial. Aqui, todas as espécies estão presentes no início da sucessão, o que é simplesmente um processo de desdobramento das suas diversas histórias de vida.

posição inicial de espécies da comunidade vegetal. Colocado de outro modo, essa teoria postulou que a sucessão é simplesmente um processo do desdobramento de diversas histórias de vida que se sucedem em taxas diferentes; as espécies nem facilitam nem inibem outras espécies. Nesse sentido, a teoria de Egler de composição florística inicial assemelha-se ao modelo de sucessão de tolerância de Connell e Slatyer.

Diferenças na história de vida causam alterações na dominância em algumas comunidades. A *populus grandidentata* (álamo denteado) é uma espécie sucessional inicial encontrada em florestas montanas com solos pobres, na região dos Grandes Lagos norte-americanos (Figura 12.9). Ela é substituída por uma diversidade de espécies, incluindo *Quercus rubra* (carvalho vermelho). Esse padrão ocorre porque os álamos crescem muito rapidamente, o que significa que podem colonizar de maneira veloz, mas sua madeira não é muito forte, é suscetível a danos por ataques de fungos e por ventos fortes. Os indivíduos de álamo raras vezes vivem além de 60 ou 70 anos. Os carvalhos, ao contrário, crescem muito lentamente, produzindo uma madeira forte, densa, apreciada por construtores de móveis. Os carvalhos podem colonizar um estande de álamo muito rapidamente, mas eles não irão dominar por décadas. Em outros casos, porém, a dominância tardia é claramente o resultado de uma incapacidade da espécie de colonizar um local de sucessão inicial. Por exemplo, *Tilia americana* não pode colonizar dunas arenosas recentes. Ela necessita outras espécies para estabilizar as dunas e começar o processo de formação do solo.

Embora os modelos que descrevemos aqui sejam frequentemente apresentados como alternativos, na realidade, uma dada sequência sucessional pode envolver todos eles: facilitação, inibição, tolerância e composição florística inicial. Outros processos também podem exercer um papel. Todos esses modelos assumem que os processos primários que determinam a composição de comunidades vegetais são as histórias de vida de espécies individuais (ver Capítulo 8) e a competição (ver Capítulo 10). No entanto, sabemos que a herbivoria exerce um papel importante, embora ela não tenha sido bem estudada na sucessão (Horsley et al., 2003).

A previsibilidade da sucessão

Uma das contribuições mais importantes da teoria da composição florística inicial foi que ela chamou a atenção para os processos de colonização. Ao mesmo tempo em que as teorias pioneiras sobre sucessão viam a colonização como um processo importante, elas a consideravam como **determinístico** – um processo com um resultado fixo. A colonização, entretanto, é repleta de elementos aleatórios. Esses elementos incluem o tempo de chegada do propágulo, o número de propágulos que chegam em um sítio, se esses propágulos assentam em um **sítio seguro** (um local favorável para sua germinação e seu crescimento) e se as condições climáticas são favoráveis para seu estabelecimento quando eles chegam. Dois sítios idênticos podem experimentar sequências sucessionais diferentes devido a diferenças nesses eventos aleatórios. Portanto, a previsibilidade da sucessão é uma questão aberta. (Lembre-se de que o uso de cronossequências para estudar sucessão assume que esta é previsível e reproduzível.)

Uma maneira de considerar a previsibilidade da sucessão é dividindo-a em dois componentes: o ponto de partida da sucessão e o caminho (ou trajetória) que a sucessão segue até o seu ponto final (Figura 12.14). O ponto inicial engloba as condições físicas que sucedem

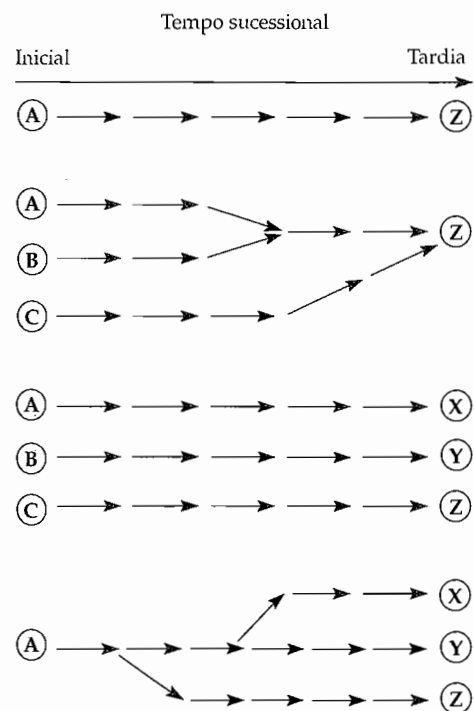


Figura 12.14 Trajetórias sucessionais previsíveis e imprevisíveis. (1) As ideias iniciais sobre sucessão consideravam todos os sítios em uma área como o começo de quase o mesmo ponto de partida e seguindo uma única trajetória previsível para o mesmo ponto final. (2) Pontos de partida diferentes podem, ainda, levar ao mesmo ponto final. Neste cenário, dominam os processos determinísticos, e o resultado é previsível. (3) Pontos de partida diferentes podem levar a diversos pontos finais imprevisíveis. (4) Mesmo pontos de partida semelhantes podem levar a diferentes e imprevisíveis pontos finais.

uma perturbação e os propágulos que ou sobrevivem à perturbação ou chegam ao local. As primeiras ideias sobre sucessão viam todos os sítios em uma área como partindo aproximadamente do mesmo ponto inicial e, após, seguindo uma única trajetória para o mesmo ponto final. Entretanto, uma vez que reconhecemos a possibilidade de imprevisibilidade, três outros resultados são possíveis. As descrições a seguir assumem que as condições básicas (p. ex., clima, tipo de solo, inclinação, exposição) são similares entre os sítios.

Primeiro, os diferentes pontos de partida podem ainda conduzir ao mesmo ponto final. Embora as comunidades em sucessão inicial possam diferir consideravelmente em composição e a sequência sucessional exata possa diferir, todos os sítios em uma área podem, no final das contas, convergir para o mesmo tipo de comunidade. Nesse cenário, com o decorrer do tempo, os processos determinísticos dominam os aleatórios. Segundo, pontos de partida diferentes podem levar a diferentes pontos finais. Considerando pontos de partida diferentes, podem desenvolver-se sequências sucessionais diferentes. A hipótese de composição florística inicial se ajustaria a esse cenário. Aqui, os processos aleatórios dominam na composição de um estágio para uma determinada sequência sucessional, embora processos determinísticos assumam

o controle daí em diante. Terceiro, mesmo pontos de partida similares podem conduzir a pontos finais diferentes. Nesse cenário, os processos aleatórios dominam todo o curso da sucessão.

Atualmente, dispomos de dados limitados para sugerir qual desses três cenários ocorre com mais frequência. A melhor evidência que temos está a favor dos dois primeiros cenários, sugerindo que os processos determinísticos dominam com o decorrer do tempo. Um estudo de comunidades de florestas pluviais tropicais na Bacia Amazônica do leste do Peru, por exemplo, constatou que, ao longo do tempo, a composição de espécies tendeu à convergência entre locais (Terborgh et al., 1996). De forma similar, no estudo de Oosting sobre sucessão em campos abandonados na Carolina do Norte, as áreas de idade similar tinham conjuntos muito semelhantes de espécies em sítios muito diferentes. Entretanto, outros fatores podem complicar a rota para convergência. Em um estudo de sucessão sobre lavas resultantes da erupção do Mount St. Helens, realizado 16 anos após a erupção, uma área que estava relativamente próxima a uma floresta intacta – uma fonte de muitos propágulos – mostrou evidências de convergência com a composição daquela floresta, enquanto uma área mais distante da floresta não o fez (del Moral, 1998). Portanto, as taxas de dispersão e as oportunidades afetam a trajetória sucessional. Nesse caso, porém, aceitando que o processo sucessional completo leva vários séculos, mesmo o sítio mais distante pode convergir, dado o tempo suficiente.

Evidências adicionais dos efeitos de longo prazo do ponto de partida são fornecidas examinando a sucessão sobre áreas previamente dominadas por atividades humanas. Histórias diferentes do uso da terra podem ter consequências de longo prazo para trajetórias sucessionais e levar a comunidades muito diferentes. Por exemplo, a sucessão florestal será diferente dependendo se a área em questão foi queimada ou cortada para madeira, ou usada como pastagem, ou arada para produção agrícola (Hall et al., 2002; Motzkin, 1996, 1999). Kerry Brown e Jessica Gurevitch (2004) verificaram que florestas derrubadas conduziam a perdas de longo prazo na diversidade de florestas tropicais, mesmo depois do restabelecimento florestal. Cortes repetitivos em florestas latifoliadas temperadas do nordeste dos EUA conduziram a um declínio no número de espécies devido a fatores como preempção do espaço por plantas invasoras, a limitação da dispersão de herbáceas e as mudanças permanentes para o solo (Bellamare et al., 2002).

Restauração de comunidades

A previsibilidade da sucessão é particularmente importante para ecólogos que tentam restaurar comunidades – por exemplo, restabelecer campos agrícolas em pradarias, ou locais de mineração a céu aberto em bosques. Considerando que a meta da restauração foi selecionada (por si só é um tópico complexo, mas que vai além do escopo deste livro), como os ecólogos procedem? Essa parece uma pergunta simples, e uma resposta igualmente simples seria plantar as espécies que dominariam a comunidade caso a meta fosse alcançada. No entanto, essa abordagem não é utilizada com frequência. Na maioria dos projetos de

restauração, as espécies plantadas são aquelas que dominam em um estágio de sucessão inicial e, depois, aquelas do objetivo do projeto de restauração, pois as espécies sucessionais iniciais criam as condições ambientais necessárias para a persistência e o crescimento de espécies tardias. Como um exemplo simples, considere a restauração de uma área utilizada para mineração a céu aberto para uma floresta madura. Muitas das espécies arbóreas sucessionais tardias não se estabeleceriam em plena luz do sol, de modo que deve ser necessário primeiro plantar algumas espécies sucessionais iniciais. Claramente, o uso de processos de sucessão em esforços de restauração pode funcionar bem somente se a sucessão for razoavelmente previsível. A previsibilidade da sucessão em programas de restauração depende muito de dois fatores: condições favoráveis ao estabelecimento para o sucesso do objetivo (como sombra para espécies florestais) e garantia de uma fonte de propágulos das espécies desejáveis.

Quão importantes são as mudanças sucessionais para os solos no estabelecimento de condições favoráveis para o objetivo? Alguns casos são bem compreendidos. Nas pradarias de gramíneas altas na América do Norte, por exemplo, os solos nativos são relativamente pobres em nitrogênio, e muitas espécies vegetais da pradaria são adaptadas a eles (Morgan, 1997). Os sítios cultivados são fertilizados frequentemente (Wedin e Tilman, 1996; Baer et al., 2003), de modo que as plantas invasoras exóticas, adaptadas a teores elevados de nitrogênio, tendem a dominar as terras agrícolas abandonadas (Maron e Jeffries, 2001). Um método de restauração para mitigar os efeitos dos nutrientes adicionados ao solo é a “fertilização reversa” – adicionando ao solo grandes quantidades de material orgânico, que promovem a atividade microbiana e imobilizam grande parte do nitrogênio (Averett et al., 2002, 2004; Morgan, 1994; Baer et al., 2003). As plantas nativas de pradaria que crescem sob essas condições possuem concentrações mais baixas de nitrogênio nas folhas, o que, desse modo, reduz a taxa na qual o nitrogênio é ciclado através do solo (Wedin e Tilman, 1990; ver Capítulo 14).

Esses estudos sugerem que a história regional de uso da terra pode ter efeitos marcantes no processo de restauração. Jennifer Fraterrigo e coautores (2005) estudaram estandes de florestas nos Montes Apalaches, na Carolina do Norte, que foram usados para pastagem ou extração de madeira, mas que estão abandonados por mais de 60 anos, e os compararam a estandes de floresta madura. Eles constataram que a história de uso da terra teve efeitos fortes sobre a heterogeneidade espacial dos solos: pastagens antigas tiveram níveis similares de C, K e P, enquanto estandes de extração madeireira tiveram níveis de Ca aumentados e altamente variáveis. Essas mudanças na heterogeneidade espacial de nutrientes provavelmente têm efeitos marcantes nas comunidades resultantes, devido aos seus efeitos sobre as interações competitivas (ver Capítulos 10 e 16).

Como vimos, algumas mudanças sucessionais usadas em restauração envolvem manipulações das comunidades do solo – fungos, bactérias e microartrópodes. Um projeto de restauração, realizado por Roger Smith e colegas

(2003) em prados no Reino Unido, foi significativamente acelerado pelo plantio de leguminosas fixadoras de nitrogênio que promoveram o crescimento de fungos do solo. Julie Korb e coautores (2003) verificaram que a rarefação mecânica de estandes de *Pinus ponderosa* (pinheiro ponderosa, Pinaceae) no norte do Arizona, seguida por queimada, provocou aumentos substanciais na densidade de micorrizas arbusculares e acelerou o restabelecimento de gramíneas e ervas no sub-bosque florestal. Ainda há muito para ser aprendido sobre a restauração de comunidades do solo e suas interações com as comunidades de plantas acima do solo.

Nenhum programa de restauração pode recriar uma comunidade se não há fonte de sementes para algumas das espécies. A não ser que haja semeadura manual, as sementes precisam vir de remanescentes próximos das comunidades-alvo. Alguns princípios da teoria de biogeografia de ilhas (ver Capítulo 16) são proveitosos aqui: a colonização é mais provável a partir de remanescentes próximos ou de grandes Remnants. Se o estabelecimento e a persistência em um sítio dependem muito de quais indivíduos chegam primeiro (como no modelo de loteria; ver Capítulo 10), e as fontes de sementes são relativamente distantes ou pequenas, pode ser difícil prever o resultado da sucessão.

Sucessão primária

Há três razões principais pelas quais a sucessão primária pode ser bastante diferente de uma secundária. Primeiro, na sucessão primária, em geral, há pouco ou nenhum solo verdadeiro – o substrato não tem estrutura e nenhum componente orgânico substancial (Figura 12.15). A maioria das espécies é incapaz de persistir sob essas circunstâncias e pode colonizar o sítio apenas depois de um desenvolvimento substancial do solo. Portanto, uma questão-chave em vários cenários de sucessão primária é como as plantas colonizadoras iniciais afetam o desenvolvimento do solo. Uma segunda característica da sucessão primária é que, ao menos inicialmente, os propágulos (principalmente sementes e esporos) que chegam ao sítio têm pouca ou nenhuma interação com as populações residentes, pois estas inexitem no local. A competição inexistente ou tem pouca importância e a herbivoria pode ser drasticamente reduzida. Terceiro, dependendo da escala espacial da perturbação que inicia a sucessão, o ambiente físico (p. ex., temperatura à superfície do solo) pode ser muito mais variável e muito mais extremo na sucessão primária do que na secundária.

Provavelmente, o local melhor estudado de sucessão primária é na Geleira Bay, no Alasca (Cooper, 1923). William Cooper estabeleceu um estudo com parcelas permanentes em 1916, em áreas onde as geleiras tinham retraído há menos de 40 anos. Nesse sistema, o primeiro colonizador da superfície exposta geralmente é uma **crosta criptogâmica**, uma camada delgada de musgos, fungos, diversos organismos fotossintéticos unicelulares, líquens e bactérias fotossintéticas (cianobactérias). A crosta criptogâmica limita a erosão e ajuda a reter a umidade, as partes mortas da crosta fornecem a matéria orgânica inicial para a



Figura 12.15 Área de solo desnudo com rochas espalhadas, na base da Geleira Franz Josef, Nova Zelândia. Essa área ainda não foi colonizada por quaisquer plantas (fotografia cedida por L. Walker).

formação do solo, e as sementes dispersadas podem alojarse em fissuras na crosta. O pequeno arbusto *Dryas drummondii* (Rosaceae) é tipicamente o próximo colonizador. Tal espécie apresenta simbioses fixadoras de nitrogênio em suas raízes e forma aglomerados densos de vegetação. Em algumas regiões da Geleira Bay, *Alnus sinuata* (almieiro, Betulaceae), uma outra planta com simbioses fixadoras de nitrogênio (ver Capítulo 4), também forma moitas densas. Não surpreende parecer que essas iniciais fixadoras de nitrogênio facilitam a colonização tardia de *Populus trichocarpa* (choupo-do-canadá) e *Picea sitchensis* (espruce Sitka, Pinaceae), as quais não fixam nitrogênio. O espruce tem muito mais sucesso como colonizador de moitas de almieiro do que de estágios sucessionais iniciais, sem dúvida em parte por causa do nitrogênio e da matéria orgânica presentes no solo e de fungos micorrízicos que os almieiros possuem. Alguns indivíduos de espruce são inibidos, enquanto outros são facilitados pela presença de crostas criptogâmicas, *D. drummondii* e almieiros, assim como por outros indivíduos de espruce (Chapin et al., 1994). Desse modo, tanto a facilitação quanto a inibição ocorrem nesse sistema. Locais diferentes na Geleira Bay seguem trajetórias sucessionais distintas; em especial, os almieiros não ocorrem em algumas áreas, principalmente devido à sua limitada capacidade de dispersão (Chapin et al., 1994).

A atividade vulcânica é importante em muitas partes do mundo, e fluxos de lava e depósitos de cinza criam substratos novos sobre os quais ocorre a sucessão primária. Embora as erupções vulcânicas possam ser perturbações massivas, é um engano pensar que elas sempre criam grandes áreas desprovidas de vida. Estudos de sucessão seguinte à erupção do Monte St. Helens mostraram que a maior parte do crescimento inicial e da propagação de populações vegetais foi dominada por "heranças biológicas" – raízes enterradas, pequenas áreas de plantas sobreviventes e sementes de declives próximos (Frenzen et al., 1986; Franklin, 1990; Halpern et al., 1990). Atualmente, esses focos de propagação de populações permanecem importantes na área. Ao redor do vulcão Kilauea no Havaí, correntes de lavas frequentemente resultam em pequenas ilhas de vegetação (*kipukas*), as quais são importantes fontes de propágulos para a colonização da lava (Figura 12.16).

O complexo vulcânico Krakatoa na Indonésia forneceu dados importantes sobre sucessão primária, por causa de seu tamanho e isolamento. Em 1883, o Krakatoa teve uma erupção tão violenta que a explosão foi ouvida a 3.500 km de distância. Após a erupção, apenas cerca de um terço da ilha original permaneceu acima do nível do mar, mas várias novas ilhas foram formadas a partir do material vulcânico ejetado. Sucessivas atividades vulcânicas foram acrescidas à área de terra. As primeiras descrições de Krakatoa rela-

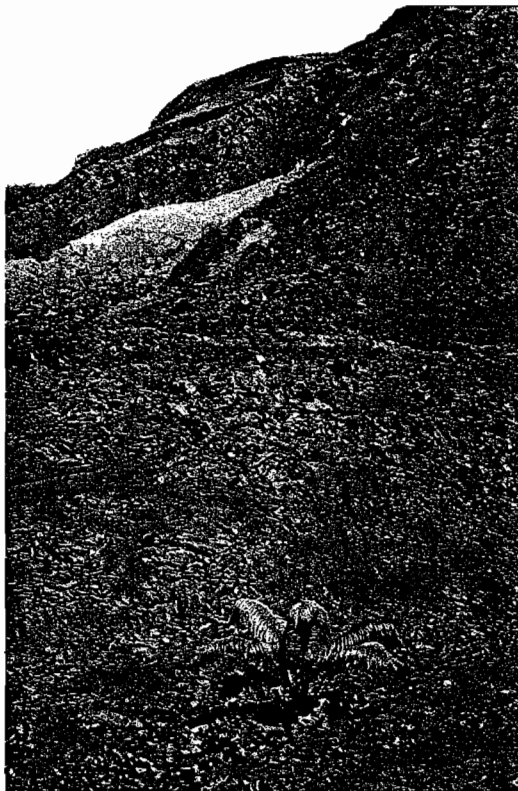


Figura 12.16 Campo de lava na ilha do Havaí, mostrando uma pteridófito jovem, *Cibotium glaucum* (hapu'u, Dicksoniaceae), que colonizou a superfície exposta. Esta espécie, comum sobre lavas relativamente recentes, é endêmica do Havaí (fotografia cedida por K. Whitley).

tam que a correnteza da erupção principal essencialmente "limpou" os seres vivos e que os colonizadores chegaram lentamente de fontes distantes. É impossível julgar se esse foi realmente o caso ou se os observadores não conseguiram ver as "heranças biológicas", as quais provaram ser importantes em estudos de outras regiões.

Pesquisas recentes no arquipélago Krakatoa, por Susanne Schmitt e Robert Whittaker (1996), sugerem que as limitações na dispersão podem ser bastante importantes. As espécies costeiras recolonizam as ilhas muito rapidamente, mas elas são dispersadas principalmente pela água. As espécies que crescem no continente colonizaram as ilhas muito mais lentamente. As dispersadas por vento, especialmente gramíneas, compostas e samambaias, predominaram entre os primeiros colonizadores continentais, criando campos. As plantas lenhosas começaram a colonizar as ilhas um tanto mais tarde; as florestas dominaram as ilhas na década de 1920. As trajetórias sucessionais foram similares entre as ilhas, mas também houve diferenças entre elas e entre sítios dentro delas. Essas diferenças parecem ocorrer devido a diferenças ao acaso na dispersão, bem como diferenças ambientais (Schmitt e Whittaker, 1996). A atividade vulcânica continuada, resultando no depósito pesado de cinzas sobre algumas ilhas, tem contribuído para aumentar as diferenças entre as ilhas ao longo do tempo.

Embora (por definição) a sucessão primária ocorra em áreas não-vegetadas, as distâncias de dispersão podem não ser suficientemente grandes para limitar a capacidade de espécies em particular colonizarem uma área perturbada. No Monte St. Helens e em Kilauea, remanescentes da vegetação anterior estavam espalhados por toda a área perturbada, onde serviram como fontes importantes de propágulos. A maior parte de outras sucessões primárias, como aquelas sobre novas praias e em bancos de areia em rios, ocorrem sobre áreas perturbadas menores, cujas distâncias de dispersão podem ser também menores.

Clímax revisitado

Antigamente, o conceito de clímax – a hipótese de um ponto final estático e determinístico para a sucessão – dominou o pensamento de ecólogos sobre sucessão. De acordo com essa ideia, uma vez alcançado o estado climático, a comunidade pararia de mudar, a não ser que ocorresse uma perturbação que colocasse a comunidade de volta a um estágio seral anterior. Existem grandes dificuldades envolvidas nesse conceito, as quais têm se tornado incrivelmente aparentes com o passar dos anos.

A noção de um clímax sucessionais foi delineada por Hult (1885) e desenvolvida ao longo de várias décadas seguintes (Clements, 1916). Um dos seus proponentes foi Frederick Clements. Suas ideias podem ter sido influenciadas pela filosofia grega clássica, uma parte fundamental da tradição intelectual do seu tempo, a qual enfatizava tipos idealizados na natureza. Os ecólogos da época viam o estado natural da comunidade como sendo imutável e a perturbação como um processo não-natural e externo. Contudo, como vimos neste capítulo, diversos tipos de perturbações são intrínsecas à maioria das comunidades.

À medida que em décadas recentes os ecólogos vegetais têm reconhecido esse fato, muitos têm questionado o conceito integral de clímax como o ponto final da sucessão.

O resultado é uma mudança conceitual, levando em consideração os padrões de estagnação e a mudança em diferentes escalas espaciais. Considere uma paisagem dotada de muitas comunidades diferentes, cada uma contendo muitas manchas diferentes. Uma única mancha pequena pode estar sempre em estado de fluxo conforme as populações mudam e uma espécie substitui outra (como no modelo de carrossel de van der Maarel; ver Capítulo 10). Nessa escala, as mudanças podem ser vistas como não-direcionais e sujeitas a fatores imprevisíveis, como clima e herbivoria. A comunidade como um todo, ao contrário, pode estar passando por um processo sucessional lento de gradual substituição de um conjunto de espécies por outro. Nessa escala maior, podem ainda ocorrer perturbações a aproximadamente cada século, revertendo o ciclo sucessional. Por fim, a paisagem inteira pode consistir em um mosaico de comunidades em diferentes estados ao longo do ciclo sucessional. Embora cada comunidade esteja mudando, a proporção da paisagem inteira em cada estágio sucessional permanece praticamente a mesma. Portanto, pode existir um equilíbrio dinâmico em escala da paisagem, embora nenhuma comunidade individual esteja em equilíbrio. No Capítulo 16, retornaremos a esse tema de hierarquias de escalas, quando discutirmos paisagens em detalhe.

Hoje em dia, os ecólogos vegetais reconhecem que a comunidade e as paisagens nunca atingem um estado constante e imutável. Em vez disso, as comunidades podem alcançar um equilíbrio dinâmico, se é que um equilíbrio é alcançado integralmente. As mudanças climáticas de longo prazo (ver Capítulo 20), a introdução ou a evolução de novas espécies, as transformações geomorfológicas, a formação de montanhas e os movimentos continentais indicam que o mundo está sempre em fluxo. Na melhor das hipóteses, essas mudanças ocorrem de modo suficientemente lento para que as comunidades e as paisagens estejam em quase-equilíbrio. Assim, a concepção de mudança ou de equilíbrio depende da escala considerada.

Neste capítulo e nos anteriores, dirigimos muitas questões sobre a natureza das comunidades. Começamos

perguntando se as comunidades são entidades por si mesmas ou meras coleções de populações que casualmente coocorrem. Descrevemos muitas maneiras pelas quais as espécies interagem. Essas interações podem ser diretas ou indiretas, positivas ou negativas. Por exemplo, a competição por nutrientes comuns é uma interação direta e negativa. Ao contrário, a estabilização de uma duna de areia por *Elymus canadensis*, permitindo a colonização por outras espécies, é uma interação indireta e positiva. Essas interações ajudam a formar comunidades. A sucessão ocorre, em parte, por causa dessas interações. Portanto, uma comunidade é mais do que simplesmente a soma das suas espécies constituintes. A maneira como essas espécies interagem é também importante no estabelecimento da composição e da estrutura de comunidades.

Resumo

O processo de sucessão tem várias implicações para nossa compreensão sobre a natureza das comunidades. Todas as comunidades experimentam perturbações. Essas perturbações podem ser pequenas (um galho caindo de uma árvore, um texugo criando um monte) ou grandes (um fogo florestal, uma erupção vulcânica). Elas podem ocorrer a cada ano ou uma vez em um milênio. Podem também resultar de uma multiplicidade de fatores – fogo, vento, chuva, neve, animais, doenças. Após uma perturbação, novas espécies podem colonizar o local perturbado. Essas espécies, então, interagem umas com as outras, de modo que a comunidade muda ao longo do tempo, resultando no processo de sucessão. Uma diversidade de processos exerce papel na determinação de trajetórias sucessionais, incluindo: facilitação, inibição, tolerância e composição florística inicial. Em um determinado tipo de comunidade, a trajetória sucessional pode ser previsível e conduzir a um único ponto final. Caso as perturbações sejam relativamente raras, a comunidade pode alcançar um estado de equilíbrio dinâmico. Os primeiros ecólogos admitiam que um ponto final estático para a sucessão, chamado de clímax, era uma ocorrência comum em comunidades vegetais. Na atualidade, existem boas razões para pensar que mesmo um estado de equilíbrio dinâmico de longo prazo pode ser excepcional.

Questões para estudo

1. Descreva como a supressão do fogo poderia modificar a composição de uma comunidade.
2. Descreva a diferença entre sucessão e mudança devido à variação no clima ou na base geológica.
3. As ideias sobre perturbação e sucessão modificaram-se durante os últimos 100 anos. Quais são as implicações dessas diferentes ideias sobre como manejamos florestas? Quais efeitos essas diferentes estratégias de manejo podem ter sobre a diversidade de espécies?
4. As perturbações ocorrem em diferentes escalas espaciais. Como o tamanho de uma perturbação pode afetar a previsibilidade da sucessão?
5. Elabore um experimento que possa ser conduzido em uma comunidade florestal, em menos de 10 anos, e que pudesse testar diferentes causas de sucessão.

Leituras adicionais

Referências clássicas

- Cowles, H. C. 1899. The ecological relations of the vegetation on the sand dunes of Lake Michigan. *Bot. Gaz.* 27: 95-117, 167-202, 281-308, 361-391.
- Cooper, W. S. 1923. The recent ecological history of Glacier Bay, Alaska. II. The present vegetation cycle. *Ecology* 4: 223-246.
- Oosting, H. J. 1942. An ecological analysis of the plant communities of Piedmont, North Carolina. *Am. Mide. Nat.* 28:1-126.

Fontes adicionais

- Johnson, E. A. 1992. *Fire and Vegetation Dynamics*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Pickett, S. T. A. and P. S. E. White. 1985. *The Ecology of Natural Disturbance and Patch Dynamics*. Academic Press, Orlando, FL.
- Pyne, S. J., P. L. Andrews and R. D. Laven. 1996. *Introduction to Wildland Fire*. 2nd ed. Wiley, New York.