

SUCESSÃO ECOLÓGICA

LCB1402 – 2011 - Prof. Sergius Gandolfi
(Texto adaptado - Meiners, J. S. and Pickett, S.T.A. (2011) **Succession.**)

Sucessão ecológica num sentido estrito refere-se à revegetação de uma área após a ocorrência de um distúrbio, como no abandono de uma área agrícola, ou na destruição de uma floresta por um grande incêndio, ou no recuo de uma geleira que expõe o relevo. A sucessão inclui uma série mudanças de composição e estrutura, e que ocorrem, em geral, de uma forma direcional. A ocorrência comum de distúrbios naturais e também a extensão da atividade humana no planeta faz com que a sucessão seja um dos processos ecológicos onipresentes.

Exemplo de Sucessão Secundária em área de pastagem próxima de um fragmento florestal.



2002



2012

O contexto da Sucessão

No estudo da sucessão ecologistas primeiro tiveram que estabelecer a ideia de que as comunidades vegetais não eram estáticas ao longo do tempo, mas sim dinâmicas em escalas de tempo curtas e longas. A longa história de estudos de sucessão gerou controvérsias e progresso, inclusive sobre como a sucessão é definida.

Os primeiros trabalhos descreviam a dinâmica da sucessão como sendo um processo direcional e com claro ponto final, idéias que hoje já não são mais aceitas sem que se façam muitas ressalvas.

Em muitos, se não na maioria casos, o processo de sucessão se dá através de uma mudança direcional nas comunidades ao longo do tempo. Por exemplo, sucessão, em muitos ambientes temperados méxicos, ou seja, ambientes nem secos demais, nem encharcados demais, leva à formação de uma floresta temperada de folhas caducas através de transições sucessionais que vão desde uma comunidade dominada por plantas herbáceas, depois arbustivas até chegar a comunidades florestais (Fig. 1).

No entanto, a literatura ecológica está também cheia de exemplos nos quais a dinâmica da sucessão fica paralisada em algum estágio intermediário do processo, ou então, em função de alguma alteração corrida no ambiente reverte sua direção voltando a estágios menos desenvolvidos. Por exemplo, quando afetada por secas, ou pelo fogo essa sucessão em áreas temperadas méxicas, descrita anteriormente, pode levar à formação de savanas ou de campos em vez de levar à uma floresta temperada decídua de dossel fechado.

Opiniões sobre a existência de um ponto final da sucessão, ou uma comunidade clímax, também mudaram ao longo do tempo. Embora em geral, a sucessão resulte numa comunidade que tem a capacidade de regenerar-se, as comunidades não são de maneira nenhuma estáveis. **Todas as comunidades são dinâmicas**, elas apenas exibem rotatividade e mudanças de composição em diferentes escalas de tempo. Se as condições mudarem, então a dinâmica inerente da comunidade também pode mudar e gerar uma nova estrutura de comunidade.

A estrutura das comunidades tende a mudar drasticamente durante a sucessão.

Muitas vezes, um distúrbio é quem inicia a sucessão produzindo aberturas dentro da comunidade que ficam disponíveis para serem colonizadas por plantas. As quantidades de substrato nu disponíveis podem variar, sendo total numa sucessão após erupções vulcânicas, ou ser pequena como na sucessão após o abandono de um campo agrícola, ou após um desmatamento pequeno numa floresta.

Ao longo da sucessão, conforme o tempo vai passando esse espaço colonizável diminui. Há também um aumento na biomassa total da comunidade, conforme plantas de maior porte maiores substituem as menores, como ervas invasoras, espécies tipicamente adaptadas a distúrbios.

Em sucessões que regeneram florestas, o aumento na biomassa será em grande parte devido à acumulação de material lenhoso. Já em sucessões que levam à campos perenes ou outros tipos de comunidades herbáceas, muito dessa biomassa pode ser acumulada abaixo do solo nas raízes e em estruturas de armazenamento.



FIGURE 1 A successional sequence from the Piedmont region of New Jersey. (A) Newly abandoned agriculture land. (B) Herbaceous stage, five years after abandonment. (Photographs courtesy of Steward Pickett.) (C) Increasing dominance of trees 40 years after abandonment. (Photograph courtesy of Scott Meiners.) (D) Mature forest. (Photograph courtesy of Helen Buell.) Data from this system are used in all of the examples illustrated.

Associado a esse aumento da biomassa está à capacidade da comunidade em acumular e reter nutrientes. Enquanto comunidades sucessionais jovens muitas vezes contêm quantidades relativamente baixas de nutrientes dentro do sistema, comunidades sucessionais mais tardias têm uma maior capacidade de retenção e tendem a conter maiores estoques de nutrientes na biomassa.

A diversidade da comunidade vegetal, e muitas vezes também das comunidades associadas de invertebrados, vertebrados e das comunidades microbianas, sofrem também alterações durante a sucessão. Em geral, comunidades sucessionais jovens tem relativamente pouca diversidade, sendo dominadas apenas por aquelas espécies que ou são capazes de sobreviver ao distúrbio que inicia a sucessão, por exemplo fogo, ou são capazes de rapidamente colonizar a área após esse distúrbio ter ocorrido e que conseguem persistir na área.

À medida que a sucessão prossegue, a comunidade acumula mais espécies, muitas das quais não são mais dependentes de distúrbios para a sua regeneração. Essa acumulação de espécies aumenta a diversidade das comunidades intermediárias. No entanto, à medida que as espécies tardias da sucessão se acumulam na comunidade, as oportunidades para a regeneração das espécies iniciais diminuem, eventualmente levando ao seu desaparecimento da comunidade. Por exemplo, com a formação de uma floresta jovem e o sombreamento da área espécies pioneiras intolerantes à sombra morrem. Assim, muitas vezes, os maiores níveis de diversidade tendem a ocorrer nas comunidades intermediárias do processo de sucessão que contém uma mistura de espécies iniciais e tardias.

As mais simples e claras transições que se observa durante uma sucessão são aquelas na composição de espécies da comunidade e que na realidade são principalmente mudanças nas formas de vida vegetal dominantes em uma determinada fase do processo (p.ex. primeiro herbáceas, depois arbustivas, etc. (Fig. 2).

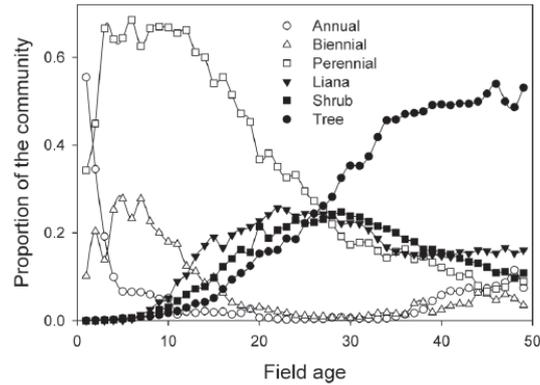


FIGURE 2 Successional transitions of life forms over time during succession from row crop agriculture to deciduous forest.

À medida que a sucessão continua, a comunidade muda em termos de dominância passando de uma dominância de espécies herbáceas de curta duração para espécies herbáceas de longa duração. Nas regiões temperadas em áreas em que o clima suporta o crescimento de florestas, essas espécies herbáceas serão substituídas por arbustos e lianas, e, finalmente, por árvores. Todavia, isso não significa que nas comunidades sucessionalmente tardias faltem outras formas de vida. Numa floresta sucessionalmente tardia também se espera encontrar espécies herbáceas tolerantes à sombra e espécies lenhosas no sub-bosque, lianas tolerantes à sombra, embora as árvores do dossel sejam claramente a forma de vida dominante.

Em substratos minerais nus, em que há uma limitação na disponibilidade de nutrientes, a sucessão pode se desenvolver através de períodos prolongados que são dominados por cianobactérias e musgos que precederão o domínio da área por espécies herbáceas.

Concomitantemente às mudanças nas formas de vida outras alterações também ocorrem nas características da comunidade (Fig. 3). Nas sucessões que culminam em florestas, com o tempo a comunidade vai se tornando mais alta à medida que plantas herbáceas menores são recobertas e substituídas por arbustos e depois por árvores do dossel.

Outras características da comunidade também mudam ao longo do tempo, por exemplo, com espécies de sementes pequenas passando para espécies de sementes que são capazes de regenerar na sombra sob dossel fechado.

Espécies de sementes pequenas tendem a depender mais de mecanismos abióticos, tais como o vento para a sua dispersão, enquanto as espécies de sementes maiores tendem a depender de mamíferos e aves. Portanto à medida que a sucessão evolui aumenta também a dependência de mamíferos e aves dispersores de sementes, uma mudança relacionada à mudança na massa que as sementes das espécies possuem em cada fase do processo sucessional.

CAUSAS DE SUCESSÃO

A dinâmica sucessional é o resultado da variação em três classes gerais de fatores condutores da sucessão: a disponibilidade diferencial de local, a disponibilidade diferencial de espécies, e o desempenho diferencial das espécies (Fig. 4).

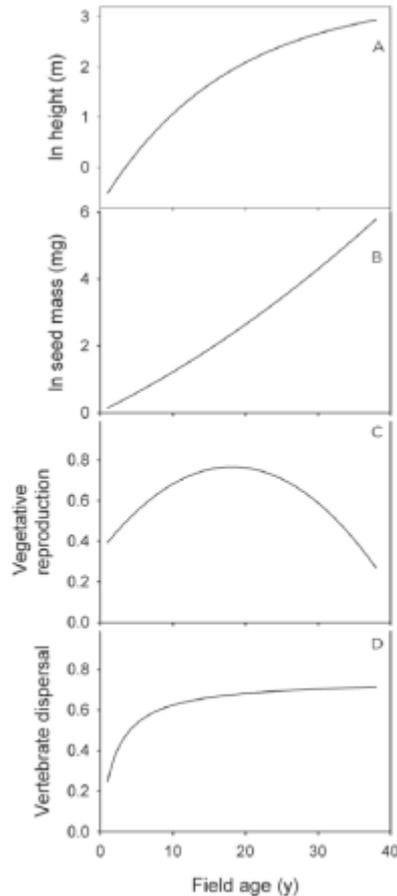


FIGURE 3 Functional changes during succession. (A) Plant height. (B) Seed mass. (C) Vegetative reproduction. (D) Vertebrate dispersal. Plant height and seed mass data are abundance-weighted means for the entire community, while vegetative reproduction and dispersal are the proportion of the community with each trait.

Disponibilidade diferencial de local para a sucessão

As condições que surgem após uma área sofrer um distúrbio são críticas para determinar a vegetação que irá se desenvolver durante a sucessão, uma vez que distúrbios de intensidade ou tipo variável vão gerar diferentes trajetórias de sucessão.

Mesmo dentro da mesma região, distúrbios causados pela exploração madeireira geram uma comunidade sucessional muito diferente da que se obtém quando a sucessão se desenvolve em uma área agrícola ou pastagem abandonada.

Da mesma forma, a extensão espacial do distúrbio irá influenciar da taxa de sucessão; grandes áreas perturbadas irão regenerar muito mais lentamente e de forma diferente do que áreas menores.

A condição do solo após o distúrbio é de importância fundamental. Práticas agrícolas, muitas vezes alteram a fertilidade dos solos, o que pode reduzir a velocidade de recuperação quando a fertilidade é baixa ou, ao contrário, pode gerar rapidamente novas comunidades de plantas, quando resíduos de fertilizantes geram alta fertilidade solos normalmente pobres.

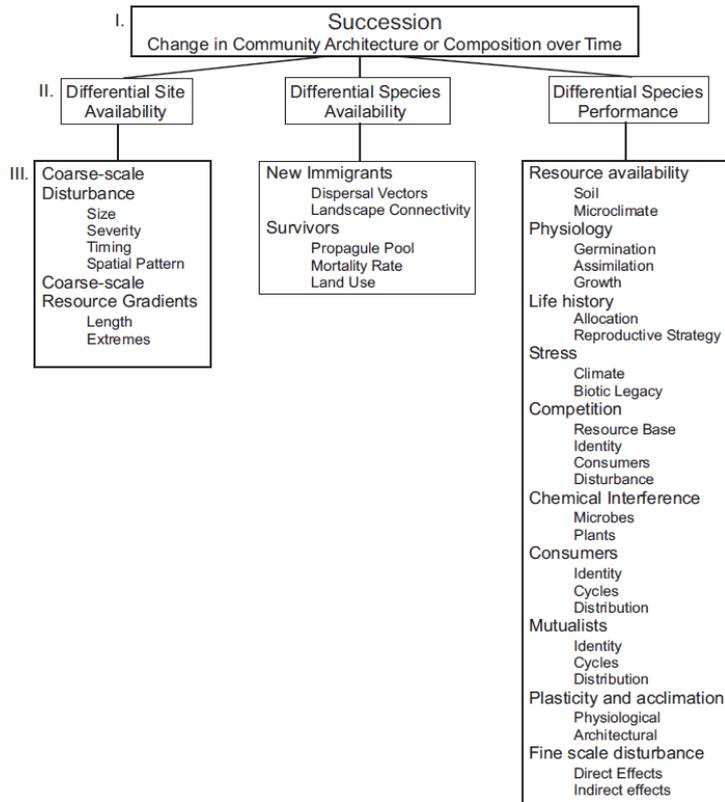


FIGURE 4 Hierarchy of successional drivers ranging from the broad classes of differential site availability, species availability, and species performance to the detailed mechanisms within each class. Successional dynamics within a site can result from one or many of these specific mechanisms within each broad class.

Vale no entanto lembrar que todos os locais em sucessão e todos os tipos e características de distúrbios estão sujeitos às limitações impostas condições climáticas locais. Assim, a sucessão em áreas relativamente úmidas tende a gerar florestas de forma relativamente rápida, enquanto a sucessão em habitats secos lentamente produz comunidades mais abertas compostas por arbustos e gramíneas.

Disponibilidade diferencial de espécies

A disponibilidade diferencial de espécies para a colonização de uma área perturbada pode ter grandes efeitos sobre os processos de sucessão. As espécies vegetais variam dramaticamente em sua capacidade de dispersão e na sua capacidade de sobreviver a um certo distúrbio.

Muitas espécies podem estar presentes imediatamente após um distúrbio, persistindo como fragmentos vegetativos ou como sementes dormentes no solo. Estas espécies geralmente dominam as primeiras comunidades que se formam na área, enquanto outras espécies têm de ser dispersas para conseguirem alcançar a área em sucessão.

A localização espacial dos indivíduos reprodutivos na paisagem circundante, a eficiência e o comportamento dos vetores de dispersão, e a conectividade da paisagem da área alterada pelos distúrbios com a fonte de populações, são fatores que irão determinar quais espécies irão chegar, e quais serão suas abundâncias relativas.

Como a produção de sementes de algumas espécies de plantas é temporalmente esporádica, a composição das comunidades sucessionais pode variar estocasticamente em função de quais espécies estavam reproduzindo quando a área aberta tornou-se disponível.

Assim, a disponibilidade e a abundância de uma espécie na paisagem circundante no período em que área foi abandonada e teve início uma sucessão pode determinar a importância inicial dessa espécie na comunidade em sucessão, mas uma vez que a espécie estando em fase reprodutiva, ela pode se espalhar por toda a comunidade.

Desempenho diferencial das espécies

O desempenho diferencial apresentado pelas espécies é que permite que elas sejam classificadas em relação ao desenvolvimento da sucessão. O desempenho das espécies é determinado por várias das suas características. Fatores como forma de vida e a longevidade determinam as limitações físicas e quanto tempo uma espécie potencialmente ocupará um lugar dentro da comunidade. Outros fatores incluem características, fisiológicas tais como taxa de crescimento, tolerância à sombra, resposta à herbivoria, e capacidade competitiva, apenas para se listar umas poucas características.

Todas essas características, em conjunto, determinam o resultado final das interações planta-planta na escala local.

Já em escalas espaciais mais amplas, as mudanças de composição dentro da comunidade serão a soma de todas as interações individuais. Naturalmente deve-se lembrar que todas essas interações ocorrem sempre dentro dos limites impostos pelas condições originais do local e podem, em função disso, variar dramaticamente de local para local.

Por exemplo, plantas anuais normalmente são rapidamente substituídas por espécies de vida mais longa, no entanto, quando a fertilidade do solo é mantida artificialmente em níveis muito elevados pelo uso de fertilizantes, as plantas anuais podem persistir e até mesmo dominar comunidade por anos.

Estas diferentes combinações de características adaptativas presentes em cada espécie geraram as diferentes estratégias ecológicas que se observa, e são elas quem irão determinar a capacidade de cada espécie ter ou não vantagens em uma fase específica da sucessão. Por exemplo, pioneiras em áreas abertas.

Considerando-se a sucessão da perspectiva da estratégia das plantas, as comunidades sucessionais do início da sucessão são dominadas pelas espécies de vida curta, que são capazes de tanto sobreviver aos distúrbios ou rapidamente serem dispersas no local após esse distúrbio. Estas espécies maximizam suas taxas de crescimento, mas são em grande parte dependentes de distúrbios para manter suas populações. Essas colonizadoras iniciais (pioneiras) são substituídas por espécies das fases intermediárias da sucessão, que empregam uma estratégia competitiva de rápida expansão e captação de recursos. Espécies competitivas tendem a se dispersar relativamente bem, mas são inicialmente mais lentas para crescer e reproduzir.

Finalmente as espécies sucessionalmente tardias, dentre todas as espécies são as que se expandem mais lentamente, mas podem regenerar sob as espécies intermediárias ou substituí-las quando elas morrem. Estas espécies tem vida longa, mas muitas vezes se dispersam mal devido grande massa das suas sementes. É claro que devido à heterogeneidade espacial dentro do habitat e devido a também a efeitos ao acaso as comunidades naturais contêm espécies cujas estratégias estão adaptadas a todas as posições existentes num gradiente sucessional, e não apenas as fases grosseiramente descritas aqui por conveniência, apresentando-se como mosaicos.

Espécies Invasoras e a Sucessão

As primeiras comunidades sucessionais em todo o mundo são tipicamente fortemente invadidas por espécies exóticas. O domínio de espécies não-nativas, particularmente na sucessão secundária, é provavelmente impulsionado por uma combinação de dois fatores.

Primeiro, os distúrbios que iniciam uma sucessão tendem também a gerar condições favoráveis para espécies não-nativas. Como o distúrbio abre áreas ele favorece a invasão desse local por novas espécies e sendo assim tanto pode favorecer espécies nativas (pioneiras) ou exóticas adaptadas a distúrbios.

Em segundo lugar, os tipos mais abundantes de habitats sucessionais são o resultado de atividades agrícolas e essas atividades agrícolas, sejam elas de pastagem, de cultivos, ou práticas silviculturais, suportam hoje uma grande comunidade de espécies daninhas associadas a elas, muitas das quais são espécies exóticas.

Atividades agrícolas aumentam tanto a abundância dessas espécies dentro da paisagem, quanto à contribuição dessas para a flora sucessional. Enquanto os primeiros habitats sucessionais são muitas vezes fortemente invadidos, a abundância relativa das espécies exóticas normalmente tende a diminuir durante a sucessão.

Enquanto os primeiros ambientes sucessionais são dominados por espécies adaptadas a distúrbios associados a práticas agrícolas, estas espécies tendem a não mais regenerar à medida que a influência da agricultura diminui após o abandono da área. (Fig. 5) No entanto, somente se espera a substituição sucessional dessas espécies exóticas quando elas forem dominadas pelas espécies pioneiras.

Além de ser componentes importantes de ecossistemas em sucessão, espécies não-nativas podem ter impactos diretos sobre os processos de sucessão. Como muitas espécies invasoras são colonizadoras agressivas de áreas degradadas, elas podem alterar a direção de trajetórias sucessionais ou reduzir a taxa de sucessão. Isto é particularmente verdadeiro se as espécies invasoras forem capazes de regenerar em comunidades mais tardias ou representarem uma nova forma de vida na comunidade. Por exemplo, em algumas áreas litorâneas do mundo espécies lenhosas, por vezes, podem gerar uma comunidade florestal persistente numa área anteriormente dominada por gramíneas nativas. Também áreas de cerrado no Brasil, podem ser invadidas por espécies exóticas do gênero *Pinus* spp, formando florestas onde antes existia um campo ou uma savana. De forma semelhante à invasão de florestas perturbadas por espécies exóticas de arbustos tolerantes à sombra pode gerar um estrato denso de arbustos no sub-bosque que pode inibir a regeneração das árvores e também o estrato herbáceo florestal.

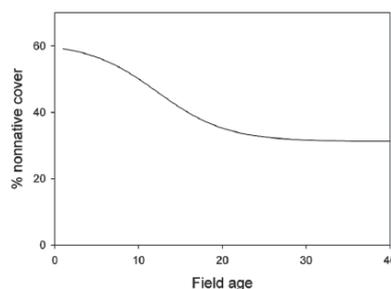


FIGURE 5 Change in relative cover of nonnative species during succession. While the relative abundance decreases sharply early in succession, nonnative species persist in later successional communities.

A maioria das espécies invasoras que são abundantes nas primeiras comunidades sucessionais, provavelmente, não sejam um grande problema, pois elas tendem a ser substituídas pelas espécies tardias no correr da sucessão. No entanto, qualquer espécie que iniba uma transição sucessional de uma fase para outra pode atrasar ou até mesmo parar a sucessão por longo tempo. Em ambientes méxicos nos quais a sucessão pode evoluir até se formar uma floresta, o estabelecimento de árvores é uma transição sucessional chave. Quando espécies exóticas invasoras reduzem ou previnem o crescimento das árvores, então nesses locais podem se desenvolver novas comunidades potencialmente persistentes. (p.ex.: gramíneas exóticas muito agressivas e que produzem muita massa)

Áreas agrícolas ou em sucessão frequentemente estão no entorno de áreas destinadas à conservação, e podem aí se tornar fontes importantes de dispersão de propágulos de espécies invasoras que tendem a invadir, sobretudo áreas de borda e de clareiras dessas áreas que se quer preservar. A presença de comunidades sem sucessão pode efetivamente aumentar a pressão de propágulos sobre unidades de conservação aumentando as taxas de invasão.

MANEJO DA SUCESSÃO

Grande parte da restauração ecológica envolve a manipulação da sucessão ecológica para alcançar as metas de gestão. Tipicamente, os manejos em geral envolvem medidas que visam o aumento da taxa de sucessão visando alcançar mais rapidamente comunidades sucessionais mais tardias. Quando as metas de manejo preveem o estabelecimento de espécies ou comunidades sucessionais mais tardias, várias intervenções potenciais podem ser pensadas. Por exemplo, como as espécies climáticas são geralmente menos capazes de se dispersar, pode ser necessário introduzidas artificialmente sementes ou mudas para se reduzir essa limitação de dispersão e acelerar a sucessão local.

A pequena presença de espécies climáticas numa área em sucessão pode ter outras causas que não a sua pequena capacidade de dispersão, então outra possível abordagem para o problema seria avaliar que outros fatores podem estar limitando o crescimento dessas espécies de interesse na área em sucessão. Competição e herbivoria são dois processos comuns que também limitam a regeneração de árvores. Assim, a remoção mecânica ou química de uma vegetação que está competindo com essas espécies, ou a proteção das espécies de interesse contra o ataque de herbívoros são ações que podem aumentar a taxa de crescimento de árvores e acelerar a conversão de uma comunidade dominada por herbáceas numa comunidade florestal.

Já no manejo de espécies invasoras entram em jogo dois métodos principais. Se dentro de uma região as espécies invasoras são principalmente as espécies iniciais, então a própria sucessão, e práticas que aumentem a taxa de sucessão, podem ser suficientes para reduzir a abundância ou eliminar essas espécies invasoras (p.ex.: sombreamento de braquiárias pela formação de uma capoeirinha). Em contraste, se a espécie invasora inibe transições sucessionais, então uma intervenção mais direta pode ser necessária para permitir que a sucessão possa continuar.

Quando se trata de espécies capazes de regenerar dentro de uma comunidade final de sucessão, o manejo de processos da sucessão terá pouca influência. Nestes casos, o manejo da invasão deve se concentrar diretamente na remoção da própria espécie invasora. No entanto, após a remoção do invasor, pode ser necessário continuar a restaurar a comunidade instalando-se aí espécies que possam impedir a recolonização do local pela

invasora. Por exemplo, em florestas com sub-bosque de arbustos invasores, é preciso substituir as espécies invasoras por arbustos nativos adequados que possam competir com as invasoras. Essas metas de manejo e as atividades associadas de manejo são exemplos práticos da importância da compreensão dos processos de sucessão.