

## SUCESSÃO ECOLÓGICA: CONCEITOS, MODELOS E PERSPECTIVAS

Jean Carlos Miranda<sup>1</sup>.

### RESUMO

Sucessão Ecológica é um dos mais antigos e importantes conceitos em Ecologia. Pode ser definido como um processo ordenado de mudanças no ecossistema, resultado da modificação do ambiente físico pela comunidade biológica, culminando em um tipo de ecossistema persistente: o clímax. Este trabalho apresenta o histórico e o desenvolvimento deste conceito, seus principais modelos e perspectivas.

**Palavras-chave:** *Sucessão Ecológica. Modelos. Revisão.*

### ECOLOGICAL SUCCESSION: CONCEPTS, MODELS AND PERSPECTIVES

### ABSTRACT

Succession is one of the oldest and most important concepts in ecology. It may be defined as an orderly process of changes in the ecosystem that results of modification of physical environment by biological community. This process culminates in a persistent type of ecosystem: the climax. This paper presents the history and development of this concept, including its main models and perspectives.

**Key words:** *Succession. Models. Review.*

## INTRODUÇÃO

O termo sucessão ecológica é usado para descrever processos de alteração na vegetação sobre várias escalas, como temporal, espacial ou vegetacional. Sucessão Ecológica é um dos mais antigos e fundamentais conceitos em ecologia e compreender sua dinâmica é necessário para o entendimento das comunidades (1, 2, 3). No entanto, para a compreensão da dinâmica da sucessão, duas questões precisam ser respondidas: (i) o que determina quando cada espécie se torna estável após um dado distúrbio? E (ii) o que determina quando cada espécie deixa a seqüência sucessional? Os processos sucessionais são essencialmente geográficos e apresentam complexas relações entre os ambientes físicos e bióticos. Tais processos interferem na estrutura e funcionamento da comunidade, bem como, do ecossistema.

Em seu trabalho de revisão sobre o tema, Johnson (1) traça um histórico sobre sucessão e o divide em quatro períodos, durante os quais o conceito de sucessão foi profundamente modificado. O primeiro período ocorreu entre 1859 e 1900 e foi meramente formativo, durante o qual a maior parte da arquitetura da teoria foi planejada. Após esse período, ocorreu a elaboração e o desenvolvimento da teoria, durante os anos de 1900 a 1930. Este segundo período foi denominado por Cowles e Clements, de período "clássico". O terceiro período, de 1930 a 1947, pode ser denominado intervalo escolástico. Depois de 1947 (quarto período) houve uma perda de credibilidade no conceito de sucessão.

Johnson (1) sugere ainda, que um quinto período iniciou-se, e daí o título do seu trabalho "Sucessão, uma revolução inacabada". Nesse período houve o desenvolvimento de uma nova visão sobre a

<sup>1</sup> Programa de Pós-Graduação em Biologia, Universidade do Estado do Rio de Janeiro.

dinâmica das comunidades, profundamente diferente de sucessão. Os primeiros estudos descritivos de sucessão em dunas de areia, florestas, litorais e outros locais e as mais recentes considerações funcionais têm conduzido para uma teoria básica incluída na definição sobre alguns dados.

## SUCCESSÃO ECOLÓGICA E O CLÍMAX

Sucessão é o processo ordenado de mudanças no ecossistema, resultante da modificação do ambiente físico pela comunidade biológica, culminando em um tipo de ecossistema persistente – o clímax. Este processo tem sido um dos assuntos mais estudado em ecologia (4).

Segundo Odum, (5) essas mudanças também ocorrem na estrutura das espécies e nos processos da comunidade ao longo do tempo. Begon e colaboradores (6) definem sucessão como um esquema contínuo, direcional e não estacional de colonização e extinção das populações de espécies em uma comunidade. Margalef (7) afirma que a sucessão consiste na ocupação de espaços “novos” e no desenvolvimento paulatino dos ecossistemas. A sucessão é definida por Odum (8) seguindo três parâmetros: (i) é um processo ordenado de desenvolvimento da comunidade, sendo por esta razão direcional e previsível; (ii) é resultado da modificação do ambiente físico feita pela própria comunidade, isto é, a sucessão é controlada pela comunidade, embora o ambiente físico determine o padrão, taxa de mudança e frequentemente o conjunto limitado de como o desenvolvimento deve seguir; e (iii) culmina na estabilidade do ecossistema.

As mudanças sucessórias são chamadas seres (9). As seres classificam-se em dois grupos de acordo com suas origens:

- Seres primárias são aquelas que ocorrem em locais previamente desocupados, habitats recém-formados como dunas de areia, campos de lava, rochas erodidas ou geleiras recuadas.
- Seres secundárias são aquelas que ocorrem em locais ocupados anteriormente, por uma comunidade logo após uma perturbação. Podendo ocorrer em áreas

como campos de agricultura abandonados (10).

Comunidades em equilíbrio, podem se desestabilizar devido a perturbações no ambiente. Após este período as comunidades tendem a se reconstruírem, ainda que lentamente, em uma sequência de mudanças nas quais as espécies competem por espaço e recursos.

As mudanças ocorrem durante o desenvolvimento da sucessão no ecossistema até atingir um estado de equilíbrio, que é usualmente chamado de clímax. O clímax exhibe a mais completa forma de exploração de recursos ambientais e a ocupação de todos os nichos disponíveis (11).

Segundo Clements, (12) a idéia de um clímax no desenvolvimento da vegetação foi sugerida por Hult em 1885. Depois disso vários outros autores trabalharam este tema. Clements (13) foi um dos primeiros especialistas no estudo das sucessões. Segundo ele, as sucessões teriam um estágio de equilíbrio e que em uma determinada região haveria somente uma verdadeira comunidade clímax, o ponto final de todas as sucessões. Esta visão de Clements foi muito discutida por vários autores. Whittaker (14) sumariou várias visões que discutiam o conceito de clímax, o estágio terminal ou estável da sucessão, de acordo com o proposto por Clements (13). Neste trabalho foi proposta a sua hipótese, considerando a existência de um conjunto de tipos de clímax, que variam ao longo dos gradientes ambientais e que não necessariamente podem ser separados em clímaxes distintos. A tendência para a hipótese de clímax tem sido acompanhada por algumas revisões de idéias concernentes aos conceitos de sucessão.

Vários autores têm realizado trabalhos que visam discutir a sucessão primária e sucessão secundária. Chapin III e colaboradores (15) realizaram um estudo sobre sucessão primária após uma deglaciação em Glacier Bay, Alaska, para testar a hipótese de que um maior efeito da fixação de nitrogênio pelas espécies colonizadoras, facilitaria o estabelecimento das espécies tardias da sucessão e que outras causas possibilitariam as mudanças sucessionais. Foi observado que, as condições iniciais do ambiente influem na taxa de mudanças e no estágio final da composição e produtividade da comunidade. Este resultado

foi corroborado pela visão de Egler (16), de que as condições iniciais têm impacto durável sobre a composição da comunidade, significando que tanto os estágios inicial e final da sucessão são determinados principalmente pelas mudanças ocorridas. Como conclusão desse trabalho os autores afirmam que um só fator ou mecanismo não explica a sucessão primária em Glacier Bay, e sim um conjunto de fatores atuando juntos para o desenvolvimento da comunidade.

Whittaker e colaboradores (17) analisaram o processo de sucessão em Krakatau Islands. Foi feita uma descrição do desenvolvimento da vegetação desde a “esterilização” da ilha em 1883. Christensen & Peet (18) discutiram sobre a convergência sucessional durante a sucessão secundária e apresentaram vários conceitos de convergência de composição de espécies utilizando dados de florestas dos piemontes da Carolina do Norte. Segundo os autores, a convergência sucessional tem sido definida muito vagamente. Neste estudo, a convergência sucessional na composição das comunidades foi examinada em termos de três questões: (i) para um dado local há uma contínua troca na composição em direção às características do clímax? (ii) a variação na composição da comunidade ao longo do gradiente ambiental aumenta ou diminui durante a sucessão?; (iii) até que ponto a composição de espécies ao longo do gradiente sucessional é determinada pelas características locais antes que por fatores ao acaso?

Hipóteses que consideram a natureza da convergência sucessional foram revisadas com bases nestas três questões. Os resultados obtidos pelos autores são coerentes com a hipótese de que a função dos fatores ao acaso diminui com o período sucessional. Mathews (19) encontrou resultados que não suportam a hipótese de que a sucessão tende para a convergência, o tema central no modelo clássico de sucessão de Clements (12, 13).

## MODELOS DE SUCESSÃO ECOLÓGICA

O modelo de facilitação parte do princípio de que as espécies pioneiras da sucessão possam alterar as condições e/ou a disponibilidade de recursos em um habitat de maneira que favoreça a entrada e o

desenvolvimento de novas espécies. Cada estágio da sucessão fomenta o estágio seguinte, fornecendo condições para que outras espécies se estabeleçam. Esse mecanismo é um importante componente da sucessão primária, na colonização de um novo substrato (23), onde as condições não são favoráveis. Porém, vários autores discutem a possibilidade da facilitação ocorrer também durante a sucessão secundária, em lugares, como por exemplo, campos de agricultura abandonados (24). A resolução dessa discussão é provavelmente a determinação de uma relativa importância desse mecanismo durante a sucessão secundária e as causas básicas de ambos os modelos – de facilitação e de inibição.

O modelo de inibição sugere que todas as espécies resistem a invasão de competidores. Os invasores iniciais (16) regulam a sucessão de modo a não permitir a invasão e o crescimento de outras espécies sem prejuízo para as espécies iniciais. As espécies de clímax inibem as espécies de estágios iniciais, as últimas não podem invadir as comunidades clímax, exceto após uma perturbação. Nesse modelo, a sucessão após o estabelecimento de uma espécie por outra ocorre somente através da morte ou substituição das espécies. Assim, a mudança sucessional leva ao predomínio das espécies de vida mais longa.

O modelo de tolerância afirma que a sucessão conduz a uma comunidade composta daquelas espécies mais eficientes na exploração de espaço e recursos, presumivelmente cada uma delas especializada em diferentes tipos ou proporções de recursos. As mudanças podem ocorrer em função das diferentes formas de exploração de recursos pelas espécies. Tolerância é a habilidade de indivíduos (particularmente os jovens) em sobreviverem em ambientes com poucas condições ambientais, sendo resultado da alta densidade de outros indivíduos (10). A discussão sobre tolerância é um tanto quanto complicada porque o termo pode ser interpretado de duas maneiras. Por um lado, refere-se à habilidade de um organismo sobreviver em locais com baixos níveis de recursos. Por outro lado, refere-se ao “turnover” sucessional, devido às diferentes necessidades apresentadas pelos organismos, além das diferenças apresentadas durante o seu desenvolvimento, como quando espécies de vida longa e baixa taxa de

crescimento dominam depois que as espécies de vida curta e rápido crescimento morrem.

As espécies tardias da sucessão são mais capazes de suportar baixos níveis de recursos que as espécies iniciais. Assim, elas podem invadir e crescer na presença das espécies que as precedem na colonização de um substrato.

Para analisar os efeitos do balanço entre inibição e facilitação, determinando os efeitos da competição sobre o crescimento das plantas, Berkowitz e colaboradores (23) procuraram observar em comunidades vegetais que modelo poderia ser aplicado para testar duas hipóteses de interação (facilitação e inibição) entre comunidades de plantas. Não foram detectadas diferenças consistentes, entre comunidades, na intensidade dos efeitos da competição sobre o crescimento de novas plantas. Como conclusão, os autores afirmam que ambas hipóteses têm mérito quando cuidadosamente aplicadas.

Pickett e colaboradores (24) discutiram a aplicação dos modelos de Connell & Slatyer (20) em seres mais complexos e a testabilidade destes modelos. Esse trabalho visou esclarecer conceitos fundamentais acerca da trajetória, do mecanismo e do modelo na sucessão ecológica e analisou a utilidade e aplicações desses modelos por meio de exemplos que enfocaram a atuação de cada mecanismo em vários tipos de diferentes sistemas. Para tanto, foram testadas hipóteses que proporcionaram um avanço nas teorias de sucessão para auxiliar estudos futuros, sendo esta uma necessidade apontada também por Finegan (10).

A maioria dos modelos de sucessão ecológica não inclui a herbivoria como um agente de mudanças sucessionais (25). Os trabalhos de Connell & Slatyer (20) ignoram a influência dos consumidores sobre a sucessão. Potencialmente, os herbívoros podem afetar a sucessão de três modos: (i) acelerando ou (ii) desacelerando a taxa de sucessão, na qual a sequência de espécies é inalterada; (iii) defletindo a sucessão em uma nova trajetória, em que a composição de espécies dominantes torna-se muito mais diferente que durante uma sucessão sem pastagem. Hixon & Brostoff (25) realizaram um estudo com algas bentônicas de recifes de corais no Havaí que sofrem predação por diferentes espécies de peixes “pastadores”. As espécies de peixes que ocorrem nestes recifes

têm maneiras bastante particulares de explorar as algas. Foram comparados os efeitos dessas diferentes formas de pastagem durante a sucessão primária e relacionados com a sucessão sem ocorrência de pastagem, visto que as diferentes espécies de peixes que habitam a região exploram áreas diferentes e de formas diferentes. Outros autores também verificaram os efeitos de consumidores sobre a taxa de sucessão. Farrel (3) encontrou resultados que suportam um modelo geral que avalia os efeitos dos consumidores sobre as taxas de sucessão.

Herbívoros podem influenciar a sucessão não só através da predação, mas também por afetarem parâmetros ambientais como disponibilidade de nutrientes.

Uma das questões mais importantes em ecologia de comunidade é: “Qual é a relativa importância dos três modelos de sucessão?”. Os trabalhos de Connell & Slatyer (20) indicavam que o modelo de inibição era o modelo dominante. Vários autores (e.g. 26) corroboram com esta ideia, sendo indicado que é realmente o processo mais frequente.

Um só modelo pode não ser suficiente para explicar a sucessão. Os mecanismos podem se alternar durante o processo, em determinado momento pode ocorrer facilitação, em outro pode ocorrer inibição (2). Um simples modelo pode ser resultado de um grande número de mecanismos.

## SUCCESSÃO E EVOLUÇÃO

Margalef (7) em seu artigo sobre sucessão e evolução afirma que “a sucessão é um fenômeno fundamental em ecologia, também para entender como funciona o marco ecológico de toda evolução”. Segundo ele, a biosfera é o que impulsiona a evolução e que os ecossistemas são a máquina da evolução. Sucessão e evolução andam sempre juntas, porque se as espécies mudam é porque muda também o entorno ou porque as espécies mudam de consumo (coevolução), com o qual, por sua vez, impõe certas mudanças em todo o ecossistema até em seu entorno. Para Margalef (7) é difícil separar sucessão de evolução, ou seja, a sucessão representa um comportamento dinâmico dos ecossistemas e um dos resultados do funcionamento dos ecossistemas é a evolução das espécies que os formam.

A sucessão tem sido muito eficaz em estimular e dirigir a evolução das espécies. MacArthur & Wilson (27) revisaram estágios de colonização de ilhas, que fornece paralelos com estágios na sucessão ecológica em continentes. Eles registraram que espécies com altas taxas de reprodução e crescimento são mais prováveis de sobreviverem no início da sucessão. Em contraste, a pressão da seleção favorece as espécies com crescimento inferior, mas, com melhor capacidade para sobrevivência competitiva.

As espécies que apresentam menor capacidade de dispersão e crescimento lento tornam-se dominantes nas fases finais da sucessão enquanto que as espécies que tem crescimento rápido e altas taxas de dispersão são aquelas que predominam nas fases iniciais da sucessão. As espécies pioneiras estão mais submetidas a uma seleção do tipo *r*, e as espécies de áreas já estabelecidas, seleção do tipo *k* (5,7). Podemos afirmar que a seleção-*r* predomina no início da sucessão, com seleção-*k* predominante à medida que mais e mais espécies e indivíduos tentam colonizar a área.

Segundo Pickett (28), uma interpretação evolutiva da sucessão inclui os seguintes pontos:

- 1) Uma determinada população pode estar bem adaptada a um determinado conjunto de condições, podendo não estar adaptada a outras condições. Há um limite entre largura do nicho e do habitat que uma população pode realmente explorar. A seleção preserva essa única adaptação e favorece a junção da população com o ambiente.
- 2) A sucessão produz um complexo gradiente de ambientes físicos e bióticos, análogos ao gradiente espacial, para o qual as espécies respondem no tempo ecológico e evolutivo. A seleção ajusta as populações no gradiente sucessional da mesma forma que são ajustados os gradientes espaciais.
- 3) A estratégia evolutiva que envolve duração do ciclo de vida, período reprodutivo e o grau de recombinação são os determinantes básicos para se afirmar a posição das espécies nos gradientes espacial e sucessional.
- 4) Os sinais de diferentes sucessões

ambientais estão mudando continuamente de tamanho, posição e relação geográficas, conforme o regime de distúrbio. Isso apresenta um padrão dinâmico de seleção que pressiona a paisagem, permitindo uma variedade de espécies em diferentes posições sucessionais.

Pickett (28) propõe o desenvolvimento de uma interpretação evolutiva da sucessão que pode ser a base de um modelo contemporâneo. Um modelo contemporâneo de sucessão poderia suavizar a confusão em afirmar o papel da sucessão em ecologia teórica.

## AGRADECIMENTOS

À Dra. Ana Angélica Monteiro de Barros e ao Msc. Luiz José Pinto pelas oportunas sugestões. À Daniele Almeida pela revisão do abstract.

Jean Carlos Miranda

*E-mail:* jeanmiranda@gmail.com

Doutor em Ecologia - UERJ (2005-2009)

Laboratório de Ecologia de Peixes

Departamento de Ecologia

Universidade do Estado do Rio de Janeiro, Instituto de Biologia Roberto Alcântara Gomes.

Rua São Francisco Xavier, 524

Maracanã

20550-013 - Rio de Janeiro, RJ - Brasil

Recebido em 22/01/09

Revisado em 10/05/09

Aceito em 25/06/09

## REFERÊNCIAS

- (1) JOHNSON, E.A. Succession an unfinished revolution. **Ecology**, v. 60, n. 238-240, 1977.
- (2) TURNER, T. Facilitation as a successional mechanism in a rocky intertidal community. **American Naturalist**, v. 121, p. 729-738, 1983.
- (3) FARREL, T.M. Models and mechanisms of succession: an example from a rocky intertidal community. **Ecological Monographs**, v. 61, p. 95-113, 1991.
- (4) MELLINGER, M.V.; MCNAUGHTON, S.J. Structure and function of successional vascular plant communities in Central New York. **Ecological Monographs**, v. 45, p. 161-182, 1975.
- (5) ODUM, E.P. **Ecologia**. Brasil: Interamericana, 1985.
- (6) BEGON, M.; HARPER, J.L.; TOWNSEND, C.R. **Ecología: individuos poblaciones y comunidades**. Barcelona: Omega, 1988.
- (7) MARGALEF, R. Sucesión y evolución: su proyección biogeográfica. **Paleontología y Evolución**, v. 20, p. 7-26, 1986.
- (8) ODUM, E.P. The strategy of ecosystem development. **Science**, v. 164, p. 262-270, 1969.
- (9) RICKLEFS, R.E. **A economia da natureza**. Rio de Janeiro: Guanabara Koogan, 1996.
- (10) FINEGAN, B. Forest Succession. **Nature**, v. 312, p. 109-114, 1984.
- (11) FOSBERG, F.R. Succession and condiction of ecosystems. **The Journal of the Indian Botanical Society**, v. XLVI n. 4, p. 312-316, 1967.
- (12) CLEMENTS, F.E. **Plant succession and indicators**. New York: s.N., 1928.
- (13) CLEMENTS, F.E. **Plant succession**. Carnegie Inst. Washington Pub. 242, 1916.
- (14) WHITTAKER, R.J. A consideration of climax theory: the climax as a population and patterns. **Ecological Monographs**, v. 23, p. 41-78, 1953.
- (15) CHAPIN III, F.S.; WALKER, L.R.; FASTIE, C.L.; SHARMAN, L.C. Mechanisms of succession following deglaciation at Glacier Bay, Alaska. **Ecological Monographs**, v. 64, p. 149-175, 1994.
- (16) EGLER, F.E. Vegetation Science Concepts. I. Inical Floristic Composition: a factor in old vegetation development. **Vegetatio**, v. 4, p. 412-477, 1954.
- (17) WHITTAKER, R.J.; BUSH, M.B.; RICHARDS, K. Plant recolonization and vegetation succession on the Krakatau Islands, Indonésia. **Ecological Monographs**, v. 59, p. 59-123, 1989.
- (18) CHRISTENSEN, N.L.; PEET, R.K. Convergence during secondary forest succession. **Journal of Ecology**, v. 72, p. 25-36, 1984.

(19) MATTHEWS, J.A. A study of the variability of some successional and climax plant assemblages-types using multiple discriminant analysis. **Journal of Ecology**, v. 67, p. 255-271, 1979.

(20) CONNELL, J.H.; SLATYER, R.R.O. Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization. **American Naturalist**, v. 111, p. 1119-1144, 1977.

(21) COWLES, H.C. The ecological relations of the vegetation and surface age Galcial Bay, Alaska. **Journal of Ecology**, v. 43, p. 427-448, 1899.

(22) COOPER, W.S. The climax forest of Isle Royale, Lake Superior and its development. **Botanical Gazetteer**, v. 55, p.1-44, 115-140, 189-235, 1913.

(23) BERKOWITZ, A.R.; CANHAM, C.D.; KELLY, V.R. Competition vs. facilitation of tree seedling growth and survival in early successional communities. **Ecology**, v. 76, n. 4, p. 1156-1168, 1995.

(24) PICKETT, S.T.A.; COLLINS, S.L.; ARMESTO, J.J. Models, mechanisms and pathways of succession. **The Botanical Review**, v. 58, p. 335-371, 1987.

(25) HIXON, M.A.; BROSTOFF, W.N. Succession and Herbivory: effects of differential grazing on Hawaiian coral-reef algae. **Ecological Monographs**, v. 66, p. 67-90, 1996.

(26) SOUSA, W.P. Experimental investigation of disturbance and ecological succession in a rocky intertidal algal community. **Ecological Monographs**, v. 49, p. 227-254, 1979.

(27) MACARTHUR, R.H.; WILSON, E.O. **Theory of island biogeography**. Princeton: Princeton Univ. Press, 1967.

(28) PICKETT, S.T.A. Succession: an evolutionary interpretation. **American Naturalist**, v. 110, p.107-119, 1976.