

Conceitos em Sucessão Ecológica

LUIZ ANTONIO FERRAZ MATTHES¹ e FERNANDO ROBERTO MARTINS²

¹Seção de Floricultura e Plantas Ornamentais, Instituto Agronômico de Campinas, C. P. 28, Campinas, 13001-970 (SP).

²Departamento de Botânica, Instituto de Biologia, Universidade Estadual de Campinas, C.P. 6108, Campinas, 13083-970 (SP).

RESUMO

Entender a sucessão ecológica é importante, pois é assunto central na teoria ecológica e pode ser usado na conservação e exploração auto-sustentadas de recursos naturais e na recuperação de áreas degradadas. A sucessão ecológica é um processo espontâneo e natural que ocorre toda vez que um novo ambiente é exposto. Nesse ambiente, cada vez mais espécies começam a se estabelecer e a se desenvolver, substituindo umas às outras, inicialmente numa taxa muito alta, depois diminuindo gradativamente, e por fim numa taxa muito baixa. O processo depende, de um lado, da disponibilidade de propágulos e de sítios de estabelecimento e, de outro, do desempenho de cada planta face às condições abióticas do sítio e às interações bióticas com outras espécies de plantas e animais. Esse trabalho faz uma revisão dos principais estudos práticos e teóricos sobre a sucessão ecológica, cujo desenvolvimento está polarizado entre o holismo e o reducionismo, o determinismo e o estocasticismo. Um conhecimento mínimo dos principais problemas e da literatura básica é essencial à consecução de novos estudos que possam contribuir para o desenvolvimento da teoria da sucessão ecológica. Um dos maiores problemas a limitar o desenvolvimento da teoria é a ausência de descritores adequados para classificar as espécies em tipos funcionais (grupos ecológicos). É possível que essa limitação decorra da falta de conhecimentos básicos sobre o ciclo

de vida das espécies e de dificuldades metodológicas inerentes ao estudo de espécies com indivíduos de grandes tamanhos e longos ciclos de vida.

Palavras-chave: sucessão, teoria da sucessão, regeneração, recomposição.

ABSTRACT

Concepts in ecological succession

It is important to understand ecological succession as this is a central topic in the theory of ecology and can be used in conservation, for self-sustainable exploration of natural resources, and for the recuperation of degraded areas. The ecological succession is a spontaneous and natural process that always happens when a new habitat is exposed. In such a habitat, more and more species start to establish and develop, one substituting the other, initially at a high rate, afterwards diminishing gradually, and at least at a low rate. On the one hand, this process depends on the availability of propagules and sites suitable for their establishment, and on the performance of each plant under the abiotic conditions of the sites as well as the on biological interactions with other animals or plants, on the other. In the present study a revision of the important practical and theoretical investigations on ecological succession is undertaken. The development of these is polarized between holism and

reductionism, deterministic and stochastic. A minimal knowledge of the principal problems and of the basic literature is essential for the execution of new studies which could contribute to the further development of the theory of ecological succession. One of the major problems that limits the development of the theory is the lack of adequate descriptors for the classification of species into functional types (ecological groups). It is possible that this limitation is due to the lack of basic data about the life cycles of species and the methodological difficulties inherent in the study of species with plants of big size and long life cycles.

Key words: succession, ecological succession concepts, regeneration, recomposition.

Com o agravamento das condições ambientais nas áreas rurais em virtude do desmatamento e posterior abandono dos campos, surgiu a necessidade, imperiosa, de recompor a vegetação original em muitas regiões.

A recomposição depende, principalmente, do conhecimento advindo dos estudos da sucessão secundária, da florística, da fitossociologia e dos solos.

A compreensão da evolução da conceituação teórica da sucessão é interessante aos que pretendem se dedicar à fascinante e intrigante atividade de recompor as matas nativas.

O conceito de sucessão foi desenvolvido primeiramente pelos botânicos De Candolle, De La Malle, Dureau, Hult e Vaupell. Em 1893, Warming apresentou uma visão geral do assunto, mas foram Cowles, em 1899, e Clements, em 1916, os que fizeram o uso mais extenso do conceito de sucessão, estabelecendo uma variada terminologia para as distintas séries e etapas (MARGALEF, 1974).

Os primeiros relatos envolvendo o conceito de sucessão ecológica em florestas tropicais pluviais foram os de Cook, em 1909, na América Central; de Beebe, em 1919, nas Guianas; de Brow, em 1919, e Bernoist, em 1924, nas Filipinas; e de Standley, em 1928, no Panamá (KENOYER, 1929).

De acordo com McINTOSH (1981), o conceito básico proposto por Clements, em 1916, como uma lei universal, estabelece que em todas as áreas desnudas desenvolvem-se comunidades, exceto naquelas onde são observadas as condições mais extremas de água, temperatura, luz e solo. Após a divulgação daquele conceito, as idéias de Clements passaram a ser aceitas ou refutadas pelos seus partidários ou oponentes. Alguns dos melhores complementos à visão de Clements foram fornecidos por DRURY & NISBET (1973), ODUM (1969) e PHILLIPS (1934, 1935a, 1935b).

ODUM (1969) aceitou a analogia da sucessão com o desenvolvimento de um organismo e concordou com a descrição de sucessão de Clements como sendo: - um processo ordenado, razoavelmente direcionado e, desse modo, previsível; - o resultado de modificações do ambiente físico pela comunidade, ou seja, controlado pela comunidade; - um processo culminando em um ecossistema estabilizado (clímax) com propriedades homeostáticas. A conceituação da sucessão por Odum em 1971, que inclui a evolução ocorrendo ao nível da comunidade, foi descrita como neoclementsiana por Miles, em 1979 (McINTOSH, 1981).

Para CLEMENTS (1928), o clímax é determinado pelo clima regional (clímax climático) e não pode existir senão um único clímax em cada região. De acordo com DAJOZ (1973), no entanto, essa concepção não é aceita pelos ecologistas europeus, para os quais podem existir vários clímax em uma mesma região - teoria de policlímax, desen-

volvida por Tansley em 1939 (SELLECK, 1960) e oposta ao do monoclímax. Atualmente, a teoria mais aceita é a do clímax padrão de WHITTAKER (1953), em que a composição, a estrutura de espécies, e a dinâmica de uma comunidade clímax são determinadas pelo ambiente total do ecossistema (todas as características bióticas e abióticas e não por um aspecto só, como por exemplo, o clima) (RICKLEFS, 1990).

Segundo COLINVAUX (1973), em 1926 Smuts concebeu uma nova filosofia denominada "holismo", baseada nas idéias de Clements, na qual o universo era visto como sendo construído de agregados, cada um dos quais sendo mais do que a soma de suas partes. Por este motivo, Clements e seus seguidores são chamados de holistas.

Um crítico da visão de Clements foi GLEASON (1917, 1926), que explicou todas as comunidades e sucessões como sendo o resultado de processos ao acaso, culminando em formações não ordenadas. A vegetação de um local passou a ser o produto da soma da distribuição de todos os indivíduos que o habitam (COLINVAUX, 1973).

Desde então, a compreensão da sucessão passou a ser importante por duas razões. A primeira é conceitual, considerando-se o desenvolvimento da Ecologia como ciência; e a segunda, mais pragmática, em razão de seu enorme potencial no desenvolvimento de programas para a conservação e exploração dos recursos biológicos (FINEGAN, 1984; RICHARDS, 1979). Todavia, o conceito de sucessão tem mantido uma característica controversa, conforme abordado anteriormente, envolvendo a confrontação entre o holismo, que enfatiza a unidade e integração da natureza, e o reducionismo, no qual o acaso e as interpretações darwinianas dominam (FINEGAN, 1984).

A teoria reducionista propõe que todos os fenômenos complexos podem ser explica-

dos pela sua redução em expressões as mais simples possíveis e que todos os fenômenos biológicos podem ser explicados por simples leis físicas (LINCOLN et al., 1985).

O desenvolvimento e o interrelacionamento das duas teorias foram revistos por FINEGAN (1984) e McINTOSH (1981), entre outros.

De acordo com FINEGAN (1984), as duas teorias têm em comum o fato de considerarem o ciclo de vida das árvores e que a maior distinção que pode ser feita entre as espécies participantes da sucessão está entre pioneiras (espécies que geralmente são mais proeminentes em áreas abertas e ausentes em florestas fechadas) e árvores da floresta (indivíduos que contribuem para a formação do dossel da floresta madura).

Em resumo, segundo FINEGAN (1984), a ecologia holista considera como objeto de estudo o ecossistema. Os ecossistemas são mantidos por suas propriedades emergentes, que não podem ser deduzidas das partes do sistema. As mudanças sucessionais são sempre consideradas como ocorrendo em estádios, através de "ondas", por grupos de espécies invasoras e controladas pela própria vegetação. Desse modo, as mudanças autogênicas, causadas pela presença de uma espécie ou de um grupo delas, tornam o ambiente próprio para o próximo grupo de espécies, facilitando as mudanças sucessionais. Essa hipótese é conhecida como a da "facilitação".

Na teoria holística, o controle biológico durante a sucessão dos ciclos de nutrientes também é enfatizado. A sucessão é interpretada, teleologicamente, como o processo de desenvolvimento de um ecossistema de estabilidade máxima e de máxima eficiência na utilização dos recursos. As mudanças sucessionais são sempre ordenadas, previsíveis e determinadas, convergindo para a formação da floresta, de diferentes pontos de partidas.

A teoria reducionista tem-se baseado nas interpretações de GLEASON (1917, 1926),

nas quais a comunidade de plantas é considerada como um conjunto fortuito de populações de espécies, cada qual com o seu próprio comportamento. Nesse conceito, o processo sucessional não é determinístico, como uma propriedade emergente da comunidade, mas, sim, uma função das variações apresentadas pelas populações de espécies ao longo do tempo. O processo de sucessão, portanto, não ocorre em séries de etapas distintas, e sim como mudanças irregulares e variáveis das populações através do tempo, faltando a ordenação ou uniformidade (WHITTAKER, 1953).

Ainda de acordo com FINEGAN (1984), a moderna interpretação do modelo da "composição florística inicial" (IFC) de EGLER (1954) se constitui na base da atual teoria reducionista. Nesse modelo, todas as espécies que participam da sucessão se estabelecem desde o início ou logo após a abertura de um sítio. A sucessão é meramente uma dominância fisionômica seqüencial do local por espécies com diferentes ciclos de vida, taxas de crescimento e diferentes tamanhos na maturidade. A hipótese da facilitação é rejeitada e as mudanças autogênicas são vistas mais como fatores neutros ou inibidores, do que como forças que dirigem a sucessão. A teoria enfatiza que, assim que a densidade de indivíduos aumenta com a sucessão, a disponibilidade de recursos pode decrescer. As espécies pioneiras são vistas como oportunistas explorando um ambiente livre de competição, enquanto que as árvores da floresta são eficientes e conservadoras no uso de recursos.

Essa interpretação de "autogênese" se decompõe em dois modelos subsidiários, o da "tolerância" e o da "inibição".

No modelo da tolerância, as modificações no ambiente devidas aos colonizadores iniciais não aumentam nem reduzem a taxa de recrutamento e crescimento, até a maturidade dos colonizadores mais tardios. As espécies que aparecem posteriormente na

fisionomia da vegetação são, simplesmente, aquelas que chegaram bem no início ou mais tarde na sucessão, em função do vagaroso crescimento das plantas. A seqüência de espécies é determinada unicamente pelas características de seu ciclo de vida. Em contraste com as espécies iniciais, os propágulos das tardias são dispersos mais vagarosamente e suas plantas crescem mais lentamente até a maturidade. Assim que a floresta se torna mais escura, algumas espécies têm mais sucesso em crescer na sombra (tolerantes) e, desse modo, a composição de espécies tolerantes se torna maior nas florestas clímax (CONNELL & SLATYER, 1977).

No modelo da inibição, os colonizadores iniciais se apoderam dos recursos e inibem a invasão subsequente de outras espécies ou interrompem o crescimento daquelas já presentes. A morte dos colonizadores é devida às perturbações causadas por extremos físicos ou por herbívoros, parasitas, etc. Por outro lado, a morte dos colonizadores, tanto no modelo de tolerância quanto no da facilitação, dá-se devido à competição com espécies tardias (CONNELL & SLATYER, 1977).

O modelo da composição florística inicial tem sido aceito para as sucessões primária e secundária. Embora o modelo se ajuste às observações de campo de uma maneira mais aproximada que as idéias holistas, ele não é certamente uma explicação e nem mesmo uma descrição geral da sucessão. Diversos trabalhos mostram que diferentes espécies aparecem ao longo dos anos e que os primeiros estádios são dominados por pioneiras. Verifica-se ainda que os estudos de sucessão secundária nas florestas tropicais têm sido ignorados pelos reducionistas. Desse modo, o modelo da IFC é limitado e a causa principal dessa limitação deve ser a dispersão diferencial das sementes (FINEGAN, 1984).

A generalização existente de que, em função da ausência de competição, o ambien-

te da sucessão inicial oferece maiores níveis de recursos do que o faz a floresta e o corolário de que as árvores pioneiras são exploradoras e as da floresta são conservadoras e tolerantes a recursos escassos não são mantidos pelas evidências. Frequentemente, as espécies pioneiras mostram tolerância, não à sombra, mas a extremos de temperatura, à infertilidade do solo e a substratos propensos a secar nos ambientes no início da sucessão. As espécies florestais devem ser tolerantes à competição, mas não devem ser muito tolerantes aos ambientes físicos considerados hostis. Sabe-se que as árvores pioneiras causam mudanças que devem aliviar os constrangimentos no estabelecimento de árvores de floresta em ambientes inicialmente adversos, mas tal hipótese e os elementos do reducionismo não são mutuamente exclusivos (FINEGAN, 1984).

FINEGAN (1984) sugeriu que uma terceira teoria deveria ser proposta e enfatizou que nem os reducionistas nem os holistas propuseram modelos que explicassem as observações de campo. Em essência, os reducionistas sustentam que a sucessão ocorre devido à existência de um espectro de tipos de ciclo de vida, os quais são a base para o modelo da composição florística inicial (IFC). As mudanças autogênicas são consideradas como tendo um papel subsidiário e seus efeitos não são vistos como negativos, como nos modelos de tolerância e inibição. Muita importância é também dada ao estocasticismo, um poder desorganizado tão enganoso quanto as propriedades emergentes dos holistas (Levins & Lewontin apud FINEGAN, 1984). O modelo reducionista apresenta algumas falhas ao não considerar os diferentes mecanismos de dispersão das sementes, ao formular generalizações sobre as mudanças ambientais e ao classificar as espécies como exploradoras ou conservadoras.

O ciclo de vida e a tolerância são importantes fatores em qualquer modelo de suces-

são, mas não se pode assumir que fornecerão uma explicação completa do fenômeno. É adequado supor que a aptidão de uma árvore pioneira é somente dependente de sua habilidade de colonizar, crescer e produzir sementes nos ambientes sucessionais iniciais. As mudanças do ambiente e o efeito sobre outras espécies são resultados secundários no processo. O modelo da facilitação deveria supor que certas mudanças ambientais autogênicas pudessem aumentar a entrada de sementes, o estabelecimento de plântulas ou o crescimento e a sobrevivência de indivíduos já estabelecidos na floresta.

A facilitação, a tolerância, a inibição e a alogênese são mecanismos independentes na sucessão e devem afetar o mesmo indivíduo, sucessivamente ou simultaneamente, durante o seu ciclo de vida (Cooper, 1923, 1931, 1939 apud FINEGAN, 1984). Esse último autor enfatizou que se teria mais progresso se a teoria sucessional fosse baseada nas observações e experimentações sobre a biologia populacional das plantas.

Estudando a dinâmica das comunidades maduras, AUBRÉVILLE (1938) sugeriu que a variação espacial da riqueza de espécies de árvores nas florestas tropicais pluviais seria mantida pela variação temporal da composição de espécies em um dado local. Aubréville concebia a floresta como sendo um mosaico de agregados de indivíduos de diferentes espécies e em diferentes estádios de uma sucessão cíclica (CRAWLEY, 1989). Essa teoria ficou sendo conhecida como do "mosaico" ou da "regeneração cíclica" (RICHARDS, 1979).

Ainda segundo o último autor, o agregado de Aubréville deveria ser um estado seral, proveniente de distúrbios ocorridos na comunidade no passado e que, conjuntamente com as mudanças, fariam parte do processo normal (não cíclico) do desenvolvimento da comunidade em direção ao clímax estável.

Baseando-se também nos processos de regeneração natural, Watt, em 1947, propôs um modelo no qual as mudanças de padrão espacial são dirigidas pelo ciclo de vida dos próprios indivíduos, assim que passam através das suas fases de crescimento de pioneiras, de construção, de maturidade e de degeneração (CRAWLEY, 1989).

O modelo de Watt é atualmente denominado de "ciclo de crescimento florestal" e consta de três fases subseqüentes: a clareira, a construção e a madura. Essas fases não são estanques e estão em contínua transformação na fase seguinte, com exceção da primeira fase, a da clareira, que é o ponto de partida para o processo sucessional (GANDOLFI, 1991).

Nos últimos 25 anos, modernos estudos da dinâmica das florestas tropicais têm revolucionado os conceitos gerais sobre a dinâmica da estrutura da floresta, como o papel das aberturas no dossel na regeneração natural, os agregados (manchas) de espécies nas comunidades florestais; a heterogeneidade interna das clareiras florestais, entre outros (HARTSHORN, 1989).

Os estudos pioneiros da dinâmica de clareiras, nas diferentes florestas tropicais, têm chamado a atenção para a alta frequência da caída natural das árvores e conseqüente abertura de clareiras.

Essa elevada ocorrência de clareiras tem dado lugar a hipóteses que colocam a perturbação natural como um mecanismo determinante da composição e estrutura das florestas (BROKAW, 1985), sendo as estratégias de regeneração dependentes do padrão de distribuição das clareiras (DENSLOW, 1980).

As clareiras, de natureza estocástica, constituem-se em uma fonte complexa como área para o estabelecimento de árvores florestais. Elas variam em tamanho e na frequência de ocorrência, tanto no tempo quanto no espaço (DENSLOW, 1980), estimulando a regeneração natural de muitas espécies into-

lerantes à sombra, muitas delas atualmente conhecidas como espécies típicas de clareiras.

O papel das clareiras na manutenção da alta diversidade de espécies, nas florestas tropicais, também tem sido considerado por diferentes autores (ASHTON, 1989; SWAINE, 1989).

Richards, em 1952, descreveu o processo de formação de clareira como sendo o resultado da morte de uma grande árvore que deixa um espaço livre no dossel da floresta tropical. Quando a árvore cai galho por galho, somente uma pequena clareira é formada, mas se uma grande árvore cai, tem-se, então, uma clareira maior (RICHARDS, 1979).

A origem de grandes clareiras está associada às perturbações naturais menos frequentes como, por exemplo, furacões e deslizamento de terras, mas também podem ser geradas pela ação do homem (HARTSHORN, 1980). A frequência de criação das clareiras naturais é sazonal em muitas florestas tropicais, com o máximo ocorrendo nos meses mais chuvosos (Brokaw, 1982 apud HUBBELL & FORSTER, 1989).

Entre os agentes criadores de clareiras destaca-se o fogo, de ocorrência natural ou antrópica. A regeneração das comunidades após a ação do fogo tem sido estudada, tanto nas formações vegetais de clima temperado como nas dos trópicos (BELL & KOCH, 1980; HARNETT & KROFTA, 1989; HOPKINS & ROBINSON, 1981; POSAMENTIER et al., 1981; SAXENA & RAMAKRISHNAN, 1982; SHANKMAN & DALY, 1988; SMITH, 1949; TAYLOR, 1973; UHL, 1987; VOGL, 1969).

É patente que quanto maior a clareira, mais o microclima dentro dela difere daquele sob o dossel da floresta (WHITMORE, 1976). A luz tem sido considerada um dos fatores mais importantes nos processos de regeneração e crescimento da mata tropical. Dados recentes confirmam que as espécies do sub-bosque têm taxas mais baixas de fotossíntese

do que as primárias do dossel e estas, por sua vez, têm taxas mais baixas do que as pioneiras (BAZZAZ, 1986). As plântulas podem permanecer latentes até morrer ou crescer lenta ou rapidamente, dependendo dos recursos disponíveis e, principalmente, da luz (VAZQUÉZ-YANES & GUEVARA, 1985).

A posição da clareira em relação às coordenadas geográficas também deve ser considerada, pois ela irá determinar um maior ou menor nível de luz e estas diferenças vão influenciar o padrão de reposição de diversas espécies (POULSON & PLATT, 1989).

A heterogeneidade dentro da clareira, especialmente em relação às variações microambientais, na zona das raízes, do tronco e da copa da árvore tombada, atua diretamente na composição florística da regeneração nas clareiras (HARTSHORN, 1978, 1980; ORIAN, 1982).

Outra característica importante da clareira, e que deve ser considerada, é o seu tamanho inicial, que está diretamente relacionado com as variações na composição de espécies. Esta variação mostrou ser maior para as espécies intolerantes à sombra do que para as tolerantes (BROKAW & SCHEINER, 1989). Os indivíduos tolerantes à sombra, por sua vez, dependem mais da frequência de distúrbios e da duração do período de clareira (abertura e fechamento) do que do tamanho e do nível de luz (CANHAM, 1989). O período de recuperação das clareiras foi calculado por HARTSHORN (1978) em 118 ± 27 anos para as florestas da Costa Rica e foi aceito por BROKAW (1985) e HARTSHORN (1989) como representativo para outras florestas tropicais de terras baixas, mas criticado, de certo modo, por BARDEN (1989).

LIEBERMAN et al. (1989), analisando as informações armazenadas a respeito das clareiras, declararam que não concordam com o paradigma da clareira versus não-clareira e concluíram que o gradiente de luz da sombra

densa à plena luz solar é a situação que ocorre normalmente nas florestas tropicais.

Também se postula que a herbivoria e as interações entre plantas poderão, ao menos parcialmente, determinar a sobrevivência diferencial das plântulas que se estabelecem nas clareiras (NÚNEZ-FARFÁN & DIRZO, 1985).

WHITMORE (1976) observou que nas clareiras ocorrem, de modo geral, o aumento de nutrientes, a diminuição da competição de raízes e também mudanças no microrrelevo e perfil do solo. As espécies pioneiras arbóreas em início de sucessão crescem rapidamente porque estão bem adaptadas para a retirada de nutrientes ou a retenção dos nutrientes sob baixas concentrações destes no solo. Desse modo, durante o processo de sucessão, ocorre uma acumulação de nutrientes na vegetação e a recuperação da fertilidade do solo, sendo este um papel muito importante da vegetação secundária (WILLIAMS-LINERA, 1983; WERNER, 1984).

Em resumo, conclui-se que a luz, a temperatura, a umidade, os nutrientes e a herbivoria estão entre os fatores que afetam a germinação, a fotossíntese e o crescimento das plantas e que precisam ser considerados como parte do ambiente no qual a regeneração ocorre (BAZZAZ, 1986).

VAZQUÉZ-YANES (1980) fez uma revisão sobre o conhecimento existente relativo à dispersão de sementes, germinação, colonização, crescimento e o papel na sucessão de certas espécies pioneiras de rápido crescimento e ciclo de vida curto, em florestas tropicais pluviais. Concluiu que essas plantas têm um importante significado na regeneração de clareiras da floresta e de algumas áreas agrícolas abandonadas. Concluiu, também, que a colonização é difícil em solos degradados, onde outros tipos de vegetação podem crescer e perpetuarem-se, interrompendo o processo sucessional, na presença de distúrbios recorrentes.

Diversos trabalhos indicam a existência de um banco de sementes enterradas nos solos das regiões tropicais (GUEVARA & GÓMEZ-POMPA, 1972; HALL & SWAINE, 1980; UHL & CLARK, 1983; UHL et al., 1981; UHL et al. 1982; YOUNG et al., 1987). Estes últimos autores esclareceram que o recrutamento de plântulas do banco de sementes sobrepõe numericamente as sementes vindas após o distúrbio ou brotação e que, imediatamente após o distúrbio, o número de sementes no solo cai verticalmente devido à mortalidade, pouca entrada e germinação. Concluíram que a alta frequência de distúrbios deve resultar em uma redução da riqueza das espécies, em um aumento da dominância de espécies com sementes de vida longa e em um rápido reflorestamento por plântulas recrutadas do banco de sementes.

A proximidade da fonte de sementes e os mecanismos de dispersão de diásporos de diferentes espécies também são fatores importantes na determinação de quais espécies irão colonizar as clareiras (HARNET & KROFTA, 1989; HARTSHORN, 1978; KELLMAN, 1970; PICKETT, 1983; WHITMORE, 1982).

McCLANAHAM (1986) verificou que a falta de sementes de espécies climácicas pode, em algumas áreas, resultar em um atraso da sucessão e observou, ainda, que o índice de diversidade diminui com o aumento da distância da fonte de sementes.

A alta capacidade de regeneração vegetativa, depois de distúrbio, a partir de restos persistentes, pode explicar a presença muito cedo na sucessão das espécies secundárias tardias, quando a perturbação não destrói totalmente os restos da vegetação precedente (BERNAL & GÓMEZ-POMPA, 1976; CASTELLANI, 1986; KELLMAN, 1980; TORRES et al. 1990; UHL & CLARK, 1983; UHL et al. 1981, 1982). A regeneração, portanto, depende de três pontos importantes: sementes

presentes no solo na hora do distúrbio, sementes que entram após o distúrbio e brotação de troncos e raízes (YOUNG et al., 1987).

Nas descrições do processo de sucessão secundária freqüentemente são mencionadas diferentes etapas serais e a estas têm sido propostas diversas classificações, com o intuito de caracterizá-las.

VAN STEENIS (1958) denominou as espécies participantes da floresta clímax de estacionárias ou dríades e as espécies que não se regeneram no interior da floresta mas em sua borda, de temporárias ou nômades.

Em 1951, Hutchinson criou o termo "espécies fugitivas" para descrever espécies com competitividade inferior, que somente sobrevivem através de colonização de locais perturbados (ABUGOV, 1982).

BUDOWSKI (1963, 1965, 1970), analisando uma série de características das espécies que compunham os estádios serais, estabeleceu, por conveniência, quatro fases: pioneira, secundária inicial, secundária tardia e clímax. Considerou as espécies pioneiras e secundárias iniciais como tendo uma ampla distribuição nas florestas tropicais pluviais. Considerou ainda as espécies secundárias tardias como aquelas decíduas, que podem atingir tamanho considerável quando crescem até idade avançada e que fazem parte do clímax nas florestas secas ou decíduas.

Outros autores classificaram as espécies em: pioneiras pequenas (que requerem clareiras para germinar e se estabelecer, têm vida relativamente curta e raramente são maiores que 30 metros); pioneiras grandes (que também requerem clareiras, atingem mais de 30 m de altura e são persistentes no dossel); e espécies primárias (capazes de germinar e de estabelecer pelo menos em uma leve sombra e persistem na floresta madura). As duas primeiras categorias foram chamadas de secundárias e a última, de primária (SWAINE & HALL, 1983).

PICKET (1983), Bazzaz & Picket (1980) apud OLDEMAN & van DIJK, 1986), propuseram as estratégias de "jogador" e "lutador". As espécies jogadoras são aquelas que produzem grande número de plântulas, as quais não podem sobreviver à sombra. Somente as que recebem a luz é que sobrevivem. O esforço reprodutivo é grande e, assim, pelo menos um indivíduo poderá encontrar uma clareira para crescer. As espécies lutadoras seriam aquelas que produzem pequeno número de plântulas e que podem lutar para sobreviver. Crescem pouco e algumas completam o ciclo de vida dentro do sub-bosque densamente sombreado.

Considerando o papel seletivo das clareiras na definição dos atributos do ciclo de vida das espécies arbóreas, MARTÍNEZ-RAMOS (1985), baseando-se em terminologia de diferentes autores, classificou-as em três grandes grupos: pioneiras, nômades e tolerantes. As árvores pioneiras são aquelas que completam o ciclo de vida unicamente nas clareiras, desenvolvendo-se nesses locais desde o estágio de sementes, as mais longevas provavelmente não passando de 50 anos. As espécies nômades chegam do estágio de plântula ou juvenil ao reprodutivo com a participação das clareiras. São árvores de vida longa, geralmente mais que 100 anos, alcançando o dossel mais alto ou emergente da comunidade. As árvores tolerantes não estão condicionadas de maneira estrita pelas clareiras para completarem seus ciclos de vida, mas têm um período de vida similar ao das nômades, chegando a permanecer em condições limitantes de luz uma grande proporção de suas vidas. As árvores tolerantes nunca alcançam o dossel superior. MARTÍNEZ-RAMOS (1985), entretanto, enfatizou que a escala não é absoluta e que muitas espécies ficam na interseção das diferentes fases.

Preocupado com a proliferação da terminologia empregada na análise das flores-

tas tropicais, WHITMORE (1986) propôs a existência de dois grupos: a classe de pioneiras, que tem como sinônimos as intolerantes à sombra, requerentes de luz, nômades, pioneiras ou secundárias, e a classe das primárias, que são as tolerantes à sombra, driades, climácicas ou primárias.

CLARK & CLARK (1987), baseando-se na dinâmica de clareiras, consideraram a existência de dois extremos. Em um deles situam-se as espécies pioneiras, árvores que dependem das condições de alta luminosidade encontradas em áreas onde a mata foi derrubada ou grandes clareiras. No outro, posicionam-se as não-pioneiras, categoria que se baseia em conceitos diversos de tolerância e dependência de clareira.

LIEBERMAN & LIEBERMAN (1987) mencionaram árvores do dossel como tolerantes à sombra, as quais apresentam grande variação, freqüentemente crescendo rápido e tendo vida longa; e árvores intolerantes à sombra, que também crescem rapidamente, mostram pouca variação e têm ciclo de vida curto.

Posteriormente, SWAINE & WHITMORE (1988) e WHITMORE (1989) propuseram a denominação de climácicas ou pioneiras para caracterizar as espécies da comunidade florestal. As espécies pioneiras são as de clareiras com luz incidente no solo, por pelo menos parte do dia. Nas espécies climácicas, as sementes podem germinar sob o dossel e as plântulas conseguem aí sobreviver. Uma espécie somente pode ser considerada como pertencente a uma dessas guildas através do conhecimento da ecologia de suas sementes e plântulas. As pioneiras variam de vida longa ou curta, pequenas ou grandes e pode-se, ainda, dividi-las em outras categorias, mas sem se esquecer que se trata de um contínuo.

O importante a ser considerado é que as fases ou estádios do ciclo da floresta são

arbitrários e que suas subdivisões são práticas (WHITMORE, 1989). A definição de classes e a locação de espécies dentro delas são fortemente influenciadas pela experiência pessoal e pelas tradições culturais e filosóficas de seus proponentes. Além disso, tais paradigmas têm sempre focado as características médias e têm ignorado a variação ou a amplitude ecológica das espécies (SWAINE et al., 1987).

O desconhecimento das mudanças populacionais das espécies arbóreas, do ciclo de vida da fauna na sucessão secundária e da dinâmica da flora microbiana ou saprófita restringe o entendimento dos próprios ciclos de vida das árvores. É conhecido o fato de que a presença ou ausência de determinadas espécies de plantas está associada à presença ou ausência de certos animais ou microorganismos, sejam eles dispersores, predadores, inibidores ou estimulantes do crescimento (GÓMEZ-POMPA & VAZQUÉZ-YANES, 1985).

O estudo dos ciclos de vida das espécies primárias e secundárias, ligado ao modelo da distribuição dos mesmos através do tempo, permite-nos entender a sucessão como um processo autoecológico e compreender o fenômeno da regeneração em aspectos que têm ficado fora das possibilidades dos trabalhos sincológicos tradicionais, permitindo analisar as relações diretas entre as espécies particulares e o ambiente (GÓMEZ-POMPA & VAZQUÉZ-YANES, 1985).

LITERATURA CITADA

ABUGOV, R. Species diversity and phasing of disturbance. *Ecology*, Durham (North Carolina), v. 63, p.289-93, 1982.

ASHTON, P.S. Species richness in tropical forests. In: HOLM NIELSEN, L.B.; NIELSEN, I.C. & BALSLEV, H. *Tropical Forests*. London: Academic Press., 1989. p.101-110.

AUBRÉVILLE, A. La forêt coloniale: les forêts de l'Afrique occidentale française. *Ann. Acad. Sci. Colon.*, Paris, v. 9, p.1-245, 1938.

BARDEN, L.S. Repeatability in forest gap research: studies in the great smoky mountains. *Ecology*, Durham (North Carolina), v.70, p.558-559, 1989.

BAZZAZ, F.A. Ecological processes and rain forest regeneration. In: HADLEY, M. *Rain forest regeneration and management; report of a workshop*. Paris, International Union of Biological Sciences, 1986. p.11-13. (Biology International - special issue, 18).

BELL, D.T. & KOCH, J.M. Post-fire succession in the northern jarrah forest of western Australia. *Aust. J. Ecol.*, Sidney, v. 5, p.9-14, 1980.

BERNAL, M.R. & GÓMEZ-POMPA, A. Estudio de las primeras etapas sucesionales de una selva alta perenifolia en Veracruz, México. In: GÓMEZ-POMPA, A., VÁZQUEZ-YANES, C., AMO, R.S. del & BUTANDA, A.C. *Investigaciones sobre la regeneración de selvas altas en Veracruz, México*. México: Compañía Editorial Continental, 1976. p.112-192.

BROKAW, N.V.L. Treefalls, regrowth and community structure in tropical forests. In: PICKETT, S.T.A. & WHITE, P.S. *The ecology of natural disturbance an patch dynamics*. New York: Academic Press, 1985. p.53-69.

BROKAW, N.V.L. & SCHEINER, S.M. Species composition in gaps and structure of a tropical forest. *Ecology*, Durham (North Carolina), v. 70, p.538-41, 1989.

- BUDOWSKI, G. Forest succession in tropical lowlands. *Turrialba*, Turrialba, v.13, p.43-4, 1963.
- BUDOWSKI, G. Distribution of tropical American rain forest species in the light of successional processes. *Turrialba*, Turrialba, v.15, p.40-2, 1965.
- BUDOWSKI, G. The distinction between old secondary and climax species in tropical Central American lowland forests. *Trop. Ecology*, Varanasi, v.11, p.44-8, 1970.
- CANHAM, C.D. Different responses to gaps among shade-tolerant tree species. *Ecology*, Durham (North Carolina), v.70, p.548-50, 1989.
- CASTELLANI, T.T. **Sucessão secundária inicial em mata tropical semidecídua, após perturbação por fogo.** Campinas: Universidade Estadual de Campinas, 1986. 180p. Dissertação (Mestrado em Ecologia)
- CLARK, A. & CLARK, D. Análisis de la regeneración de árboles del dosel en bosque muy húmedo tropical y aspectos teóricos y prácticos. *Rev. Biol. Trop.*, San José, v.35, p:41-54, 1987. (Suplemento 1)
- CLEMENTS, F.E. **Plant succession and indicators.** New York: H.W. Wilson, 1928. 453p.
- COLINVAUX, P.A. **Introduction to ecology.** New York: John Wiley & Sons, 1973. 621p.
- CONNELL, J.H. & SLATYER, R.O. Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization. *Am. Nat.*, Chicago, v.111, p.1119-143, 1977.
- CRAWLEY, M.J. The structure of plant communities. In: CRAWLEY, M.J. **Plant Ecology.** London: Blackwell Scientific Publications, 1989. p.1-50.
- DAJOZ, R. **Ecologia geral.** Petrópolis: Ed. Vozes, São Paulo: Editora da Universidade de São Paulo, 1973. 472p.
- DENSLOW, J.S. Gap partitioning among tropical rainforest trees. *Biotropica*, Madison, v.12, p.47-55, 1980. (Supplement).
- DRURY, W.H. & NISBET, I.C.T. Succession. *Journal of Arnold Arboretum*, Boston, v. 54, p.331-68, 1973.
- EGLER, F.E. Vegetation science concepts. I. Initial floristic composition, a factor in old-field vegetation development. *Vegetatio*, Den Haag, v.4, p.412-17, 1954.
- FINEGAN, B. Forest succession. *Nature*, London, v.312, p.109-14, 1984.
- GANDOLFI, S. **Estudo florístico e fitossociológico de uma floresta residual na área do Aeroporto Internacional de São Paulo, município de Guarulhos, SP.** Campinas: Universidade Estadual de Campinas, 1991. 232p. Dissertação (Mestrado em Ecologia).
- GLEASON, H.A. The structure and development of the plant association. *Bull. Torrey Bot. Club*, New York, v.43, p.463-81, 1917.
- GLEASON, H.A. The individualistic concept of the plant association. *Bull. Torrey Bot. Club*, New York, v.53, p.7-26, 1926.
- GÓMEZ-POMPA, A. & VÁZQUEZ-YANES, C. Estudios sobre la regeneración de selvas en regiones cálido-húmedas de México. In: GÓMEZ-POMPA, A. & AMO, S.R. del. **Investigaciones sobre la regeneración de selvas altas en Veracruz, México.** México: Instituto Nacional de Investigaciones sobre Recursos Bióticos, 1985. p.1-25. (Tomo II)
- GUEVARA, S.S. & GÓMEZ-POMPA, A. Seeds from surface soils in a tropical region of Veracruz, México. *J. Arnold Arbor.*, Boston, v.53, p.312-35, 1972.
- HALL, J.B. & SWAINE, M.D. Seed stocks in Ghanaian forest soil. *Biotropica*, Madison, v.12, p.256-63, 1980.

- HARNETT, D.C. & KROFTA, D.M. Fifty-five years of post-fire succession in a southern mixed hard wood forest. **Bull. Torrey Bot. Club**, New York, v.116, p.107-13, 1989.
- HARTSHORN, G.S. Tree falls and tropical forest dynamics. In: TOMLINSON, P.B. & ZIMMERMANN, M.H. **Tropical trees as living systems**. Cambridge: Cambridge University, 1978. p.617-38.
- HARTSHORN, G.S. Neotropical forest dynamics. **Biotropica**, Madison, v.12, p.16-23, 1980.
- HARTSHORN, G.S. Gap-phase dynamics and tropical tree species richness. In: HOLM-NIELSEN, L.B.; NIELSEN, I.C. & BALSLEV, H. **Tropical Forest**. London: London Academic, 1989. p:3-21.
- HOPKINS, A.J.M. & ROBINSON, C.J. Fire induced structural change in a western Australian woodland. **Aust. J. Ecol.**, Sidney, v.6, p.177-88, 1981.
- HUBBELL, S. & FORSTER, R. Canopy gaps and the dynamics of a neotropical forest. In: CRAWLEY, M.J. **Plant Ecology**. Oxford: Blackwell Scientific Publications, 1989. p.77-96.
- KELLMAN, M.C. **Secondary plant succession in tropical Montane Mindanao**. Department of Biogeography and Geomorphology Publication B1/2. Canberra: Australian National University, 1970. 174p.
- KELLMAN, M. Geography patterning in tropical weed communities and early secondary successions. **Biotropica**, Madison, v.12, p.34-46, 1980. (Supplement)
- KENOYER, L.A. General and successional ecology of the lower tropical rain-forest at Barro Colorado Island, Panama. **Ecology**, Durham (North Carolina), v.10, p.201-22, 1929.
- LIEBERMAN, D. & LIEBERMAN, M. Forest tree growth and dynamics at La Selva, Costa Rica (1969-1982). **J. Trop. Ecol.**, Cambridge, v.3, p.347-58, 1987.
- LIEBERMAN, M. & LIEBERMAN, D. & PERALTA, R. Forest are not just swiss cheese: canopy stereogeometry of non-gaps in tropical forest. **Ecology**, Durham (North Carolina), v.70, p.550-52, 1989.
- LINCOLN, R.J.; BOXSHALL, G.A. & CLARK, P.F. **A dictionary of ecology, evolution and systematics**. London: Cambridge University, 1985. 198p.
- MARGALEF, R. **Ecologia**. Barcelona: Omega, 1974. 951p.
- MARTÍNEZ-RAMOS, M. Claros, ciclos vitales de los arboles tropicales y regeneración natural de las selvas altas perenifolias. In: GÓMEZ-POMPA, A.; AMO, S.R. del. **Investigaciones sobre la regeneración de selvas altas en Veracruz, México**. México: Instituto Nacional de Investigaciones sobre Recursos Bióticos y Alhambra Mexicana, 1985. p.191-239. (Tomo II)
- McCLANAHAN, T.R. The effect of a seed source on primary succession in a forest ecosystem. **Vegetatio**, Den Haag, v.65, p.175-78, 1986.
- McINTOSH, R.P. Succession and ecological theory. In: WEST, D.C.; SHUGART, H.H. & BOTKIN, D.B. **Forest succession: concepts and application**. New York: Springer-Verlag, 1981. p.10-23.
- NÚÑEZ-FARFÁN, J. & DIRZO, R. Herbivoria y sucesión en una selva alta perenifolia. In: GÓMEZ-POMPA, A. & AMO, S.R. del. **Investigaciones sobre la regeneración de selvas altas en Veracruz, México**. México: Instituto Nacional de Investigaciones sobre Recursos Bióticos y Alhambra Mexicana, 1985. p.313-332. (Tomo II)
- ODUM, E.P. The strategy of ecosystem development. **Science**, Washington, v.164, p.262-70, 1969.

- OLDEMAN, R.A.A. & van DIJK, J. Tree characteristics, sylvigenesis and architectural diversity. In: HADELY, M. **Rain forest Regeneration and management; report of a workshop**. Paris: International Union of Biological Sciences, 1986. p.18-22. (Biology International - special issue, 18)
- ORIAN, G.H. The influence of tree-falls in tropical forests in tree species richness. **Trop. Ecol.**, Varanasi, v. 23, p.255-79, 1982.
- PHILLIPS, J. Succession, development, the climax, and the complex organism: an analysis of concepts. **J. Ecology**, London, v.22, p.554-71, 1934. (Part I)
- PHILLIPS, J. Succession, development, the climax, and the complex organism: an analysis of concepts. Development and the climax. **J. Ecology**, London, v.23, p.210-46, 1935a. (Part II)
- PHILLIPS, J. Succession, development, the climax, and the complex organism: an analysis of concepts. The complex organism: conclusions. **J. Ecology**, London, v.23, p.488-508, 1935b. (Part III)
- PICKETT, S.T.A. Differential adaptation of tropical tree species to canopy gaps and its role in community dynamic. **Trop. Ecol.**, Varanasi, v.24, p.68-84, 1983.
- POSAMENTIER, H.G.; CLARK, S.S.; HAIN, D.L. & RECHER, H.F. Succession following wildfire in coastal heathland. **Aust. J. Ecol.**, Sidney, v. 6, p.165-175, 1981.
- POULSON, T. & PLATT, W. Gap light regimes influence canopy tree diversity. **Ecology**, Durham (North Carolina), v.70, p.553-55, 1989.
- RICHARDS, D.W. **The tropical rain forest**. Cambridge: Cambridge University, 1979. 450p.
- RICKLEFS, R.E. **Ecology**. New York: W.H. Freeman, 1990. 896p.
- SAXENA, K.G. & RAMAKRISHNAN, P.S. Reproductive efficiency of secondary successional herbaceous populations subsequent to slash and burn of sub-tropical humid forest in North-Eastern India. **Proc. Indian Acad. Sci (Plant Sci)**, Indian, v. 91, p.61-8, 1982.
- SELLECK, G.W. The climax concept. **Bot. Rev.**, New York, v. 26, p.534-45, 1960.
- SHANKMAN, D. & DALY, C. Forest regeneration above tree limit depressed by fire in the Colorado front range. **Bull. Torrey Bot. Club**, New York, v.115, p.272-79, 1988.
- SMITH, W.J. Regrowth in cleared areas. **Malayan Forester**, Kuala Lumpur, v. 12, p.83-6, 1949.
- SWAINE, M.D. Population dynamics of tree species in tropical forests. In: HOLM-NIELSEN, L.B.; NIELSEN, I.C. & BALSLEV, H. **Tropical Forests**. London: London Academic, 1989. p.101-10.
- SWAINE, M.D. & HALL, J.B. Early succession on cleared forest land in Ghana. **J. Ecol.**, London, v.71, p.601-27, 1983.
- SWAINE, M.D. & WHITMORE, T.C. On the definition of ecological species groups in tropical rain forests. **Vegetatio**, Den Haag, v.75, p.81-6, 1988.
- SWAINE, M.D.; LIEBERMAN, D. & PUTZ, F.E. The dynamics of tree populations in tropical forest: a review. **J. Trop. Ecol.**, Cambridge, v. 3, p.359-66, 1987.
- TAYLOR, D.L. Some ecological implications of forest fire control in Yellowstone National Park, Wyoming. **Ecology**, New York, v. 54, p.1394-96, 1973.
- TORRES, R.B.; MATTHES, L.A.F.; RODRIGUES, R.R. Análise da rebrota após fogo de espécies arbóreas, em uma floresta de planalto, Campinas, São Paulo. In: V CONGRESSO LATINOAMERICANO DE BOTÂNICA, 5, Ciudad de La Habana, Cuba. **Resumos...**, 1990. p.122.
- UHL, C. Factors controlling succession following slash-and-burn agriculture in

- Amazonia. *J. Ecol.*, London, v.75, p.377-407, 1987.
- UHL, C. & CLARK, K. Seed ecology of selected Amazon basin successional species. *Bot. Gaz.*, Chicago, v.144, p.419-25, 1983.
- UHL, C.; CLARK, K.; CLARK, H.; & MURPHY, P. Early plant succession after cutting and burning in the upper Rio Negro region of the Amazon basin. *J. Ecol.*, London, v.69, p.631-49, 1981.
- UHL, C. ; JORDAN, C.; CLARK, K.; CLARK, H. & HERRERA, R. Ecosystem recovery in Amazon caatinga forest after cutting, cutting and burning, and bulldozer clearing treatments. *Oikos*, Copenhagen, v. 38, p.313-30, 1982.
- VAN STEENIS, C.G.G.J. Rejuvenation as a factor for judging the status of vegetation types: the biological nomad theory. In: KANDY SYMPOSIUM, 1958, Paris, *Proceedings...* Paris: UNESCO, 1958. p. 212-215.
- VÁZQUEZ-YANES, C. Notas sobre la autoecología de los árboles pioneros de rapido crecimiento de la selva tropical lluviosa. *Trop. Ecol.*, Varanasi, v.21, p.103-12, 1980.
- VÁZQUEZ-YANES, C. & GUEVARA, S.S. Caracterización de los grupos ecológicos de árboles de la selva húmeda. In: GÓMEZ-POMPA, A.; VÁZQUEZ-YANES, C.; RODRÍGUEZ, S. del A. & CERVERA, A.B. *Investigaciones sobre la regeneración de selvas en Veracruz, México*. México: Compañía Editorial Continental, 1985. p.67-8.
- VOGL, R.J. One hundred and thirty years of plant succession in a southeastern Wisconsin lowland. *Ecology*, Durham (North Carolina), v.50, p.248-55, 1969.
- WERNER, P. Changes in soil properties during tropical wet forest succession in Costa Rica. *Biotropica*, Madison, v.16, p.43-50, 1984.
- WHITMORE, T.C. Gaps in the forest canopy. In: TOMLINSON, P.B. & ZIMMERMANN, M.H. *Tropical trees as living systems*. Cambridge: Cambridge University, 1976. p.639-55.
- WHITMORE, T.C. On pattern and process in forests. In: NEWMAN, E.I. *The plant community as a working mechanism*. Oxford: Blackwell, 1982. p.45-59. (British Ecological Society - special publications series, 1)
- WHITMORE, T.C. Forest dynamics and questions of scale. In: HADLEY, M. *Rain forest regeneration and management: report of a workshop*. Paris: International Union of Biological Sciences, 1986. p.13-17 (Biology International - special issue, 18)
- WHITMORE, T.C. Canopy gaps and two major groups of forest trees. *Ecology*, Durham (North Carolina), v.70, p.536-38, 1989.
- WHITTAKER, R.H. A consideration of climax theory: the climax as a population and pattern. *Ecol. Monog.*, Washington, v.23, p.42-78, 1953.
- WILLIAMS-LINERA, G. Biomass and nutrient content in two successional stages of tropical wet forest in Uxpana Pa, Mexico. *Biotropica*, Madison, v.15, p.:275-84, 1983.
- YOUNG, K.R.; EWEL, J.J. & BROWN, B.J. Seed dynamics during forest succession in Costa Rica. *Vegetatio*, Den Haag, v.71, p.157-73, 1987.