

SUCESSÃO ECOLÓGICA

META

Nessa aula é importante aprender os conceitos básicos sobre sucessão ecológica, os principais tipos e observar alguns exemplos.

OBJETIVOS

Ao final desta aula, o aluno deverá:

Discutir e conceituar sucessão;

Observar alguns questionamentos a respeito da temática;

Saber identificar em alguns exemplos que tipo de sucessão é empregada;

PRÉ-REQUISITO

Organização das comunidades.

INTRODUÇÃO

Sucessão ecológica nada mais é do que mudanças contínuas de estado numa comunidade, como, por exemplo, sua composição específica. Esse fato é muito evidente quando há um distúrbio externo, como fogo ou enchente. Mesmo quando as comunidades estão em equilíbrio, tal estado é dinâmico. Há uma constante

Conceitos Básicos

Uma das mais interessantes características observadas nas comunidades é o fato de que elas mudam continuamente de estado, como, por exemplo, a sua composição específica. Esse fato é muito evidente quando há um distúrbio externo, como fogo ou enchente. Mesmo quando as comunidades estão em equilíbrio, tal estado é dinâmico. Há uma constante troca de espécies, que estão continuamente saindo e entrando no sistema.

A sucessão ecológica refere-se a uma seqüência de mudanças estruturais e funcionais que ocorrem nas comunidades, mudanças essas que, em muitos casos, seguem padrões mais ou menos definidos. O conceito de sucessão foi inicialmente desenvolvido pelos botânicos, dentre eles Cements e Warming, este último naturalista dinamarquês que trabalhou m Lagoa Santa, Minas Gerais, no final do século XIX. Trata-se de uma mudança que se superpõe a flutuações e ritmos mais breves, com progressiva ocupação do espaço e aumento da complexidade estrutural. À medida que avança a sucessão, a intensidade dos ritmos e flutuações tende a diminuir.

Se a comunidade pode ser vista como uma constelação de nichos, a sucessão opera dentro de cada um deles. Há uma subdivisão dos nichos como conseqüência da progressiva alteração das funções ecológicas, muitas vezes como resultado de uma crescente especialização. A sucessão é um processo convergente (pode ser fechado ou aberto) É um processo assintótico de auto-organização que progressivamente restringe suas possibilidades iniciais. É também um processo de acúmulo de informação biológica no qual os componentes biológicos vão assumindo progressivamente o controle do meio.

A base conceitual para a sucessão foi estabelecida por Clements (1916 e 1936), que estabeleceu alguns dos conceitos mais importantes: sucessão primária, secundária, estágio seral e clímax.

Sucessão primária

Ocorre em substratos recém-formados tais como áreas atingidas por erupções vulcânicas. Envolve modificações substanciais do ambiente causadas direta ou indiretamente pelos organismos pioneiros.

Sucessão secundária

Ocorre em comunidades preexistentes seguindo a um certo distúrbio natural ou não.

Estágio seral

Toda seqüência sucessional envolve a existência de estágios mais ou menos definidos ao que se convencionou chamar estágio seral. O ponto de convergência seria o estágio final ou clímax. Cada região tem um clímax definido basicamente pelas condições climáticas regionais ou clímax climático. Variações locais podem ocorrer muitas vezes como reflexo de mosaicos pedológicos, como, por exemplo, os afloramentos de calcário no cerrado. Nesse caso, fala-se em clímax edáfico.

Clímax

Etapa de maior maturidade em uma determinada sucessão. Não é um limite de maturidade. Em sistemas explorados ou que não capitalizam a produção, esse estágio não é atingido (potamoplâncton). A produção pode ser, em alguns casos, consumida pelo próprio ecossistema (fogo, herbivoria, predadores) e, nesses casos, o clímax não é atingido igualmente. Há estágios maduros autodestrutivos, como é o caso dos agos distróficos. Em relação ao conceito de clímax, existem diferentes visões teóricas: teoria de monocímax, teoria de policlímax, teoria de policlímax e hipótese do clímax padrão.

REGULARIDADES DA SUCESSÃO

A síntese de Odum

Uma das sínteses mais usadas no estudo da sucessão foi proposta por Odum (1972). O autor faz uma comparação entre estágios serais pioneiros e fases mais maduras da sucessão usando diferentes atributos dos ecossistemas;

Atributos do ecossistema	Estágio imaturo	Clímax
Energia		
1. Produção/energia	<1 ou =1	=1
2. Produção/estrutura	alta	alta
3. Biomassa/fluxo energético	baixa	alta
4. Produção líquida	alta	baixa
5. Cadeias alimentares	simples/curtas	complexas/longas
6. Produção	quantidade	qualidade
Estrutura		
7. Matéria orgânica total	estruturada	grupos
8. Nutrientes disponíveis	alta de nutrientes	estruturados
9. Diversidade funcional	baixa	alta
10. Diversidade de produtividade	baixa	alta
11. Diversidade de espécies	baixa	alta
12. Diversidade de estrutura	baixa	alta
Reserva de vida		
13. Conservação de vida	simples	estruturada
14. Tamanho das organizações	pequenas	grandes
15. Ciclo de vida	curtas/lineares	longas/complexas
Organismo de sobrevivência		
16. Ciclo reprodutivo	rápido	lento
17. Tempo entre meio ambiente e os organismos	rápido	lento
18. Papel dos detritívoros	pequeno	grande
Processo de seleção		
19. Forma de crescimento	seleção r	seleção K
Resistência		
20. Resistência física	alta	baixa
21. Conservação de nutrientes	alta	baixa
22. Estabilidade estrutural	alta	baixa
23. Diversidade	alta	baixa
24. Informação	baixa	alta

Modificações nos principais atributos de um ecossistema durante um processo sucessório.

Uma das características dessa tabela refere-se ao uso tanto de atributos estruturais (diversidade, zonação e estratificação, por exemplo) quanto de atributos dinâmicos relacionados à produção, ciclagem e homeostasia do ecossistema.

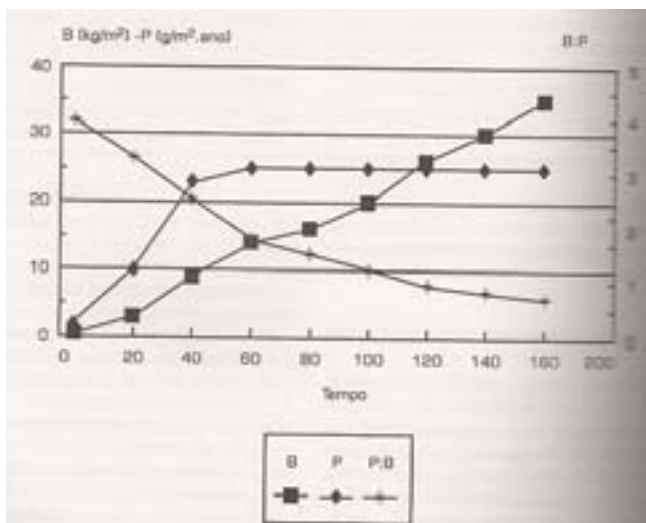
A síntese de Margalef

A síntese de Margalef (1977) sobre as regularidades durante o processo sucessório é, em muitos aspectos, similar à apresentada por Odum, embora mais detalhada. Esse autor afirma que tais regularidades, embora disseminadas, são fáceis de observar na maioria dos processos sucessórios e estão sujeitas a numerosas exceções. A teoria sobre sucessão sugere a existência de mecanismos convergentes, dentre os quais poderíamos assinalar:

- Aumento da biomassa total (partes menos ativas);
- Aumento da produção primária;
- Diminuição da relação P/B;
- Queda relativa da clorofila-a em relação a outros pigmentos;
- Permanência maior dos elementos dentro da biomassa;
- Aumento dos determinismos nos sistemas de transporte;
- Aumento da complexidade estrutural;
- Aumento do número de simbioses.

Aumento de biomassa total (partes menos ativas)

É uma das regularidades mais evidentes em um processo sucessório. Trata-se de uma capitalização da produção que obedece a uma função assintótica. O acúmulo dá-se principalmente em termos de biomassa não-fotossintética (madeira, quitina), bem como o acúmulo de partes subterrâneas em relação às partes aéreas. Certos organismos podem deter este processo: por exemplo, roedores, formigas, térmitas, castores, etc.



Relações entre a biomassa (B), produção (P) e a razão P/B em um processo sucessório hipotético. Original

Aumento da produção primária

Esse aumento na taxa de produção não deve ser confundido com aumento do rendimento. O que é maximizado é a quantidade de energia investida na manutenção do próprio ecossistema. Já a eficiência de exploração (rendimento) pode cair.

Diminuição da relação P/B

É um dos melhores critérios para se medir a sucessão. Existe uma tendência a uma gradual predominância de organismos K-estrategistas, que exibem menores taxas metabólicas e, portanto, possuem um maior

tempo de renovação da biomassa. O retardo na taxa P/B é mais conspícuo em níveis tróficos superiores.

Queda relativa da clorofila-a em relação a outros pigmentos

A sucessão está muitas vezes associada a uma diminuição da produção líquida. Os pigmentos apresentam diferentes taxas de renovação, sendo a da clorofila-a a maior delas. A clorofila-b está mais bem representada em estágios maduros ou menos ativos.

A relação D430/D665 (total de pigmentos/clorofila-a) tende a aumentar, indicando a ocorrência de uma sucessão bioquímica (aumento nas proteínas, carboidratos, lipídeos e uma renovação mais lenta de alguns componentes estruturais, tais como a celulose e lignina).

Permanência maior dos elementos dentro da biomassa

A intrabiotização dos ciclos biogeoquímicos, outra característica associada à sucessão, acarreta a diminuição das possíveis flutuações na concentração desses elementos.

Aumento dos determinismos nos sistemas de transporte

O fluxo de energia torna-se mais lento, mais longo e mais constante. Os fenômenos de turbulência (ressurgências nos sistemas planctônicos) podem acelerar localmente esses processos. O plâncton apresenta duas estratégias em relação à turbulência e à disponibilidade de nutrientes:

- a) Caso haja turbulência, não há estratificação e só uma parte da população conserva-se em níveis adequados de iluminação e sua sobrevivência requer uma alta P/B (r-estrategistas);
- b) Em águas estratificadas, a seleção favorece as espécies que conseguem manter-se em determinado nível (flotabilidade), que têm um ritmo baixo de multiplicação e grande tamanho, ou que possuem prolongamentos (setas, espinhos, expansões de carapaça, etc.) que dificultam a ação dos herbívoros ou, ainda, elevada toxidez (K-estrategistas);

Aumento da complexidade estrutural

A sucessão favorece aumento da biomassa, da produção e da diversidade biológica, assim como de outros atributos estruturais das comunidades (estratificação, níveis tróficos, simbioses, formas de vida). Nas etapas mais avançadas, pode haver um ligeiro decréscimo na diversidade. A diversidade dentro de cada nicho tende a diminuir, mas o número de nichos aumenta.

Aumento do número de simbioses

A sucessão parece favorecer aumento da capacidade homeostática do sistema. A probabilidade de incorporação/extinção de espécies tende a

decrecer. Há, ainda, um rigor nos padrões fenológicos das diferentes espécies, além de uma menor variabilidade na produção.

Padrões Gerais de Sucessão:

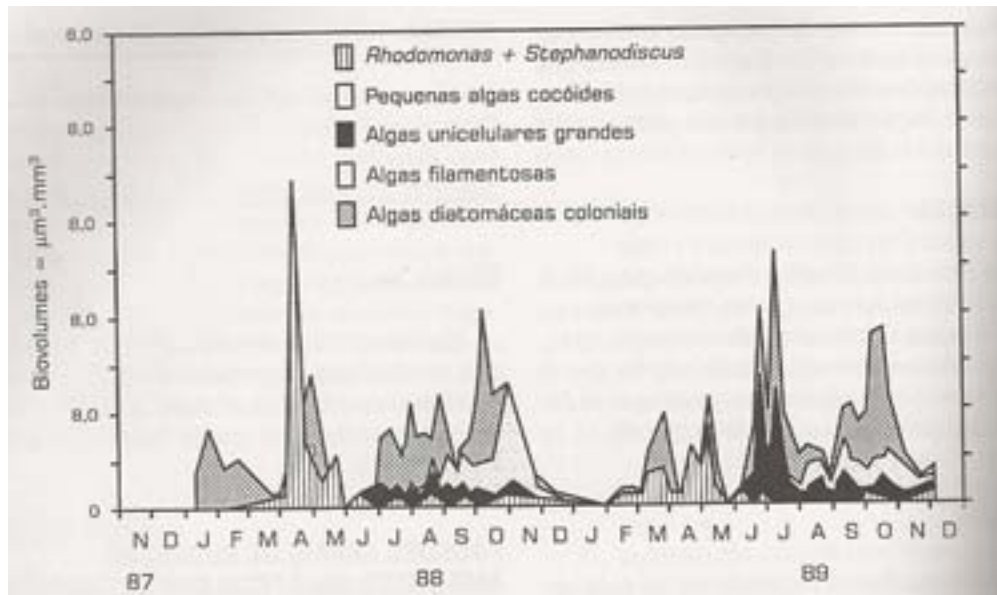
Ambientes Aquáticos Epicontinentais

Há vários tipos: sucessão breves (anual) e seculares (por exemplo, a eutrofização natural). A principal dificuldade é de ordem metodológica, uma vez que a seqüência de espécies pode ser fruto tanto da sucessão quanto da translação (horizontal e vertical)

Sucessão sazonal em lagos de diferentes latitudes

Sucessão em lagos temperados

No inverno a coluna d'água mantém-se em geral isotérmica e há uma boa oferta de nutrientes. O fitoplâncton é dominado por diatomáceas em densidades pequenas e/ou com taxas de reprodução muito baixas



Sucessão anual da comunidade fitoplanctônica no Lago de Constança (Alemanha)

Na primavera, a coluna começa a estratificar-se (fenômeno instável e reversível). Há boa oferta de nutrientes e de radiação. Na maioria dos lagos temperados ainda estão dos 10 a 12 C. Ocorre então em florescimento (*spring bloom*) no desenvolvimento do fitoplâncton. Pequenas diatomáceas e crisofíceas flageladas dominam durante o florestamento primaveril. Normalmente algumas semanas após esse florestamento, ocorre um grande desenvolvimento de organismos zooplancônicos, principalmente cladóceros filtradores de grande porte (*Daphnia galeata*, *D. hyalina*, *D. pulex*). Quando essas populações de herbívoros filtradores atingem seu máximo, a biomassa de algas é drasticamente reduzida, o que faz a transparência da água crescer muito rapidamente. É a fase das águas transparentes ou *clear water phase* (Sommer, 1987)

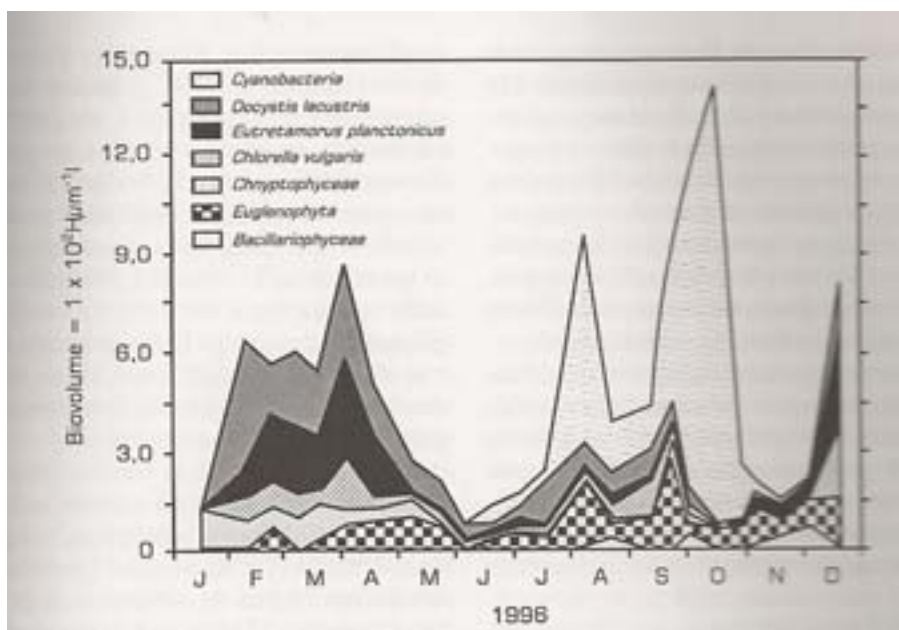
No verão, a coluna está estratificada. As temperaturas na superfície freqüentemente atingem valores ao redor de 19 a 23 C. Nesse período, é normalmente baixa a disponibilidade de nutrientes, e a imitação por um deles, normalmente N ou P, pode ocorrer. O fitoplâncton é caracterizado por uma comunidade com composição complexa e variável. “Picos” mais ou menos previsíveis na biomassa de algas e de sua atividade fotossintética podem ocorrer. Nesse período, pode ainda ser observada a dominância de cianobactérias coloniais e algas verdes unicelulares e filamentosas.

No outono, ocorre o gradual resfriamento da coluna d’água e com ele a estratificação torna-se instável. A oferta de radiação decresce e a de nutrientes melhora. Verifica-se, então, o desaparecimento gradual da comunidade algal estiva que cede lugar às grandes diatomáceas invernais (*Asterionella*, *Fragillaria*)

Sucessão em lagos tropicais

Até recentemente se acreditava que não existia uma clara seqüência de estágios sucessionais, tais como aqueles descritos acima para os lagos temperados.

Contudo, alguns trabalhos recentes Araújo e Pinto-Coelho, 1998; Pinto-Coelho, 29980, têm relatado alguns padrões recorrentes na sazonalidade de comunidades planctônicas tropicais. Ao contrário da zona temperada, onde a sazonalidade está ligada ao regime térmico e da luz, nos trópicos o principal regulador da sucessão sazonal seria a ocorrência das chuvas. O reservatório da Pampulha, situado em Belo Horizonte, tem sido estudado há muitos anos. O exame da sucessão anual do fitoplâncton indica que alguns padrões recorrentes podem ser identificados. A estação chuvosa que normalmente se estende entre os meses de novembro a março é, sem dúvida, um dos agentes determinantes do ciclo sazonal do fitoplâncton.



Sucessão anual do fitoplâncton na represa da Pampulha em 1996.

Ao contrário do que ocorre na faixa temperada, a sucessão no reservatório da Pampulha começa ao final da estação chuvosa quando o lago está com níveis mais baixos de nutrientes. Nesse período, o fitoplâncton têm sido normalmente dominado por flagelados (*Cryptomonas*) e pequenas algas clorofíceas (*Oocystis*, *Eutretamorus* e *Chlorella*).

No decorrer da estação seca, a comunidade passa a ser sucessivamente dominada por algas filamentosas e coloniais de médio a grande portes. Quando se estabelece a estratificação térmica, e a temperatura e a radiação são suficientemente altas, pode haver grandes florestamentos de cianobactérias coloniais, como ocorre com *Microcystis spp.*

O final da sucessão é caracterizado pelo domínio ou alta prevalência de algas diatomáceas ou desmidiáceas que normalmente passam a florescer em decorrência das alterações físico-químicas na coluna d'água causadas pelas primeiras chuvas.

Em sistemas acustres/fluviais, como lagoas marginais e reservatórios, a oscilação do nível das águas é um fator importante como agente determinante da sazonalidade da produção primária, principalmente em decorrência da entrada de matéria alóctone que as cheias propiciam. Esse material pode ser tanto de origem orgânica (frutos, sementes e detritos) quanto inorgânica (site, etc.) As cheias influenciam não só a produção primária de várias comunidades aquáticas, fitoplâncton, perifíton e macrófitas, delas depende toda uma série de eventos ecológicos, como a reprodução de muitas espécies de peixes migratórios, de várias aves aquáticas, migratórias ou não, bem como a fenologia de muitas espécies vegetais das matas ripárias e da vegetação da várzea adjacente.

Sucessão secular ou de longo curso

A eutrofização cultural consiste fundamentalmente no enriquecimento das águas com nutrientes em um ritmo tal que não pode ser compensado pela taxa de remineralização do ecossistema atingido. Há uma queda progressiva dos valores de oxigênio nas camadas mais profundas. O fitoplâncton fica mais denso e rico em espécies. As crisofíceas e diatomáceas são lugar às cianobactérias e clorofíceas no zooplâncton; há uma predominância de rotíferos e microton; há uma predominância de rotíferos e micro-crustáceas de curto ciclo de vida. Há também maior desenvolvimento de macrófitas e uma expansão qualitativa da comunidade litorânea. Na zona bentônica, há o aparecimento de dominância de vermes anelídeos (tubificídeos) e dípteros (quironomídeos)

As mudanças que ocorrem em um lago decorrentes da eutrofização são contraditórias sob o ponto de vista da regularidades da sucessão e a eutrofização poderia ser encarada como um caso de regressão do ecossistema. Os lagos oligotróficos apresentam certas características que os enquadram como estágios mais maduros:

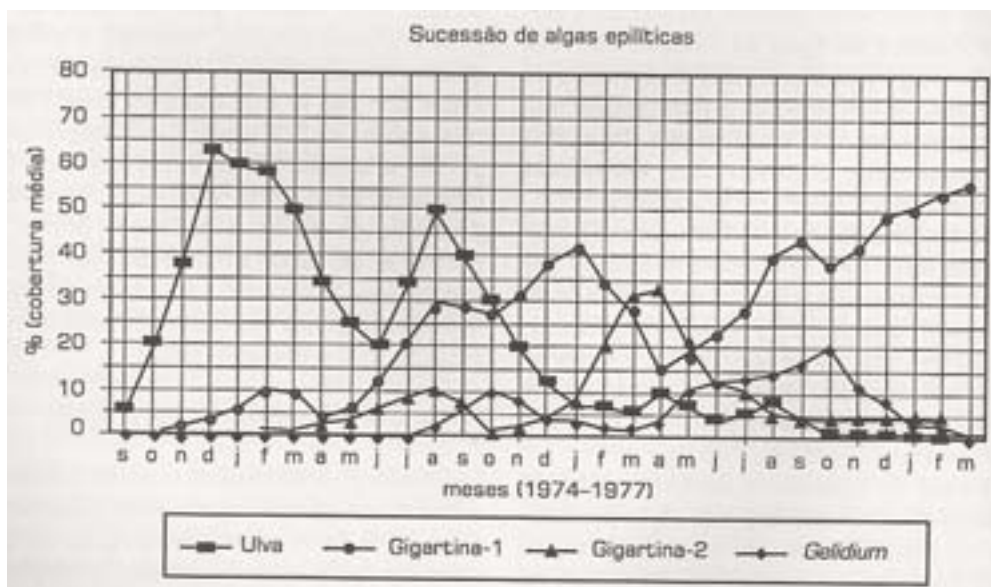
- a) P/B é mais baixo;
- b) grande diversidade nos níveis tróficos superiores (por exemplo, parasitas);
- c) sedimentos com maior variedade de compostos orgânicos.

CONCLUSÃO

Bentos

As comunidade bentônicas são desenvolvimento mais bento e seu desenvolvimento sucessional é um exemplo típico de sucessão heterotrófica. Enquanto o plâncton produz em excesso ($P > R$), o bentos respira e, excesso ($P < R$). O plâncton é, em geral, mais r-estrategista, enquanto o bentos é em geral mais K-estrategista. A sonação horizontal observada em certas comunidade bentônicas pode ser resultado de diferentes fases da sucessão, enquanto a estratificação vertical é resultado de diferentes adaptações \ um ambiente muito heterogêneo com gradientes físico-químicos intensos mas de pouca extensão vertical, da ordem de centímetros (potencia redox, granulometria, disponibilidade de luz ou oxigênio).

Um estudo que já se tornou clássico, demonstrando claramente a existência de sucessão em comunidades bentônicas, foi publicado por Souza (1979), no qual é estudada a sucessão de marés. O autor seguiu por alguns anos a sucessão em blocos de concretos dispostos na faixa de marés. O autor seguiu por alguns anos a sucessão de algas que foram colonizando o substrato artificial. Inicialmente, *Ulva* foi a alga dominante, seqüencialmente substituída por *Gigartina dpp* e *Gelidium*.



Sucessão interanual de algas epilíticas em costão rochoso.

Sucessão em rios

A teoria da sucessão em rios surgiu no início da década de 80, quando Vannote et al. (1980) propuseram o conceito do “contínuo fluvial” (*river continuum concept*), no qual as diferentes etapas da sucessão não ocorrem na dimensão temporal, mas podem ser identificadas ao longo do gradiente altitudinal que vai das nascentes até a foz. Desse modo, a sucessão fluvial pode ser vista mais na escala espacial do que na dimensão do tempo.

A sucessão das comunidades ao longo de um rio inicia-se nas cabeceiras e partes altas, onde os fatores externos (alóctones) são dominantes. À medida que o rio vai descendo para as terras mais baixas, ficando mais largo e volumoso, há um gradual aumento da importância dos processos internos (autóctones), sejam eles ligados ao transporte de materiais (ciclos biogeoquímicos) ou à produção dos diferentes níveis tróficos. A estrutura da cadeia trófica vai gradualmente ficando menos dependente do influxo externo de energia e materiais.

Em termos de composição físico-química, as águas de montante são mais frias e bem oxigenadas com pouca matéria orgânica presente. Nas cabeceiras, o recurso dominante vem da serapilheira da vegetação ribeirinha que sustenta a maioria dos organismos presentes, sejam eles invertebrados bentônicos ou peixes. À medida que o rio vai descendo, os processos internos vão assumindo importância crescente.

A temperatura da água e os teores de sais dissolvidos aumentam. Os processos internos, tais como a produção e decomposição de matéria orgânica, além da ciclagem interna de nutrientes, tornam-se mais importantes e influenciam bastante a estrutura das comunidades fluviais. Nos grandes rios tropicais, por exemplo, existe uma profunda dependência dos processos internos as estruturas de margem, sejam elas a vegetação ripária, sejam bancos de macrófitas ou lagoas marginais. Várias espécies de peixes fluviais buscam as lagoas marginais para a reprodução. O patomoplâncton é, em princípio muito restrito, principalmente graças a uma menor disponibilidade de luz na coluna d'água. Normalmente, as espécies do patomoplâncton multiplicam-se rapidamente e é muito comum a dominância de diatomáceas entre os produtores primários e de pequenos protozoários (tecamebas) e de rotíferos entre os consumidores presentes na coluna d'água. As diatomáceas, por serem muito abundantes e exibirem grande especificidade por determinados tipos de biótipos ripários, são freqüentemente usadas como bioindicadores ambientais. A grande maioria dos peixes consome invertebrados bentônicos ou é carnívora.

RESUMO

Sucessão ecológica nada mais é do que mudanças contínuas de estado numa comunidade, como, por exemplo, sua composição específica. Esse fato é muito evidente quando há um distúrbio externo, como fogo ou enchente. Mesmo quando as comunidades estão em equilíbrio, tal estado é dinâmico. Há uma constante. Uma das mais interessantes características observadas nas comunidades é o fato de que elas mudam continuamente de estado, como, por exemplo, a sua composição específica. Esse fato é muito evidente quando há um distúrbio externo, como fogo ou enchente. Mesmo quando as comunidades estão em equilíbrio, tal estado é dinâmico. Há uma constante troca de espécies, que estão continuamente saindo e entrando no sistema.

A sucessão ecológica refere-se a uma seqüência de mudanças estruturais e funcionais que ocorrem nas comunidades, mudanças essas que, em muitos casos, seguem padrões mais ou menos definidos.

**ATIVIDADES**

1. Conceitue sucessão ecológica.
2. Quais os tipos de sucessão. Explique cada uma delas
3. Relate sobre sucessão segundo Odum e Margalef.
4. Quais os padrões de sucessão?
5. Defina Sucessão heterotrófica.

**COMENTÁRIO SOBRE AS ATIVIDADES**

Após estas atividades o aluno deverá situar bem o conceito de sucessão ecológica, seus padrões, tipos e exemplificar.

PRÓXIMA AULA

Introdução ao conceito de nicho



REFERÊNCIAS

- MARGALEF, R. **Ecologia**. Barcelona. Espanha:ômega. 1977.
- ODUM, E. P. **Ecologia**. 3 ed. **Interamericana**. Cidade do Mexico, D.F. Mexico. 639p. 1972.
- PINTO –COELHO, R. M. **Princípios de Ecologia**. Artmed. Porto Alegre. 2000.
- SOMMER, U. Factors controlling the seasonal variation in phytoplankton species composition – a case study for deep, nutrient rich lake. **Progress in Phycology**, Res. 5, 123p. 1987.
- SOUSA, W.P. Experimental investigations of disturbance and ecological succession in a rocky intertidal algal community. **Ecological Monographs**, 49: 227-254. 1979.
- VANNOTER, R.L. et al The river continuum concept. **Can J. Fish Aquat. Sci**, 37: 130-137. 1980.