

Dinâmica Temporal da Vegetação

Valério De Patta Pillar
Departamento de Botânica, UFRGS

O conhecimento da dinâmica temporal da vegetação revela padrões, processos e mecanismos, os quais podem ser usados para fazer predições. Os povos caçadores primitivos conheciam o efeito do fogo sobre a vegetação, dessa forma alterando a disponibilidade de forragem e atraindo animais pastadores. Em nossa cultura a produção de florestas e pastagens depende da capacidade em prever as consequências de ações de manejo. Este texto aborda diferentes teorias que embasam o estudo da dinâmica vegetacional e da sucessão, as categorias adotadas, o conceito de distúrbio, a importância da escala de tempo e espaço, mecanismos envolvidos e metodologia de estudo.

Paradigmas

O estudo científico da sucessão inicia-se no final do século XIX. O conceito de sucessão vegetal foi desenvolvido e se consolidou principalmente com Clements (1916). A teoria de Clements dominou a cena da ciência da vegetação na América do Norte na primeira metade deste século. Clements conceitua sucessão como um processo altamente ordenado e previsível, no qual mudanças na vegetação representam a história de vida de uma comunidade vegetal. Para Clements uma comunidade vegetal é como um organismo, que nasce, cresce, atinge maturidade e morre. A partir de diferentes pontos de partida, determinados, por exemplo, pelo tipo de substrato e distúrbio, as comunidades tenderiam a convergir através de sucessão em direção a uma vegetação clímax com características unicamente definidas pelo clima regional. O clímax seria um estado estável onde a vegetação estaria em equilíbrio com o clima presente.

Gleason (1926) e Tansley (1935) criticam as idéias de Clements. Segundo Gleason a comunidade vegetal não tem o grau de integração defendido por Clements, pois as espécies têm um comportamento individualista e dependente do acaso. Comunidades para Gleason seriam fundamentalmente o resultado fortuito da sobreposição da distribuição de espécies com tolerâncias ambientais semelhantes. Tansley, por sua vez, critica a idéia de monoclímax de Clements, pois fatores locais como rocha de origem e posição topográfica podem determinar o desenvolvimento de vegetação diferente daquela associada com o clima regional.

Segundo Margalef (1968), sucessão representa um incremento de informação em um ecossistema, ou seja, sucessão parte de ecossistemas mais simples para mais complexos, com um maior número de níveis tróficos e maior diversidade de espécies e formas-vitais. De forma similar, para Odum (1969) o processo de sucessão converge para um sistema com máxima biomassa e diversidade.

A visão determinista e holística, associada a Clements, Margalef e Odum é criticada por Glenn-Lewin et al. (1992). Dificilmente um equilíbrio entre vegetação e clima é atingido, pois o tempo necessário para tanto pode ser muito longo, de modo que alterações climáticas modificam continuamente a direção do processo de sucessão e distúrbios ocorrem freqüentemente, e.g., morte de indivíduos, queda de árvores numa floresta.

A partir da década de 70 os estudos de sucessão buscam compreender causas próximas de mudanças na vegetação e assumem um paradigma de não-equilíbrio frente a condições de ambiente. Na visão contemporânea da dinâmica da vegetação não há a pressuposição absoluta de estabilidade ambiental do sítio nem a definição a priori de um estágio final da sucessão; ao contrário, dá-se ênfase à observação de distúrbios freqüentes, repetidos e da variação contínua da vegetação, em várias escalas de tempo e de espaço (Glenn-Lewin et al. 1992, Orłóci 1993).

Algumas categorias no estudo da dinâmica temporal da vegetação

1. Progressão e retrogressão

Essa categorização implica em atribuir uma direção ao processo de mudança da vegetação; um ponto inicial e final que pode ser difícil de serem discernidos. O termo "sucessão" ou "desenvolvimento da comunidade" usualmente designa sucessão progressiva. Progressão é uma série de estágios ou um contínuo a partir de uma comunidade inicial pioneira até uma comunidade bem desenvolvida, talvez estável. Retrogressão é o inverso de progressão; a direção é no sentido de estágios mais simples, iniciais, com poucas espécies e baixa produtividade.

2. Sucessão primária e secundária

Sucessão primária é o desenvolvimento da vegetação em substrato recém formado ou exposto, ao invés de solo já desenvolvido. O sítio não contém legado biológico de vegetação prévia (banco de sementes, matéria orgânica). Propágulos colonizadores devem vir de fora do sítio. Exemplos de sucessão primária ocorrem em deltas, costas oceânicas elevadas, depósitos vulcânicos, dunas, afloramentos rochosos, recifes, rejeitos de minérios.

Sucessão xérica e hídrica são tipos particulares de sucessão primária. Sucessão xérica inicia em sítio seco tingindo um estágio final usualmente com floresta, enquanto sucessão hídrica inicia em ambientes aquáticos (lago) e devido à sedimentação passa sucessivamente pelos estágios de banhado, floresta paludosa e floresta sobre solo úmido.

Sucessão secundária é a substituição de vegetação que ocorre após um distúrbio qualquer afetando a vegetação preexistente. Há solo já desenvolvido e legado biológico da vegetação prévia. Orłóci (1993) prefere o termo "regeneração" ao

invés de "sucessão secundária", para destacar que a vegetação não necessariamente volta ao estágio original antes do distúrbio, o estágio supostamente equivalente ao do estágio final da sucessão primária no mesmo sítio. Exemplos de regeneração ocorrem em terras de cultivo abandonadas, queimadas, derrubadas, após aplicação de fertilizantes, etc. O processo também pode ser iniciado pela remoção de algum fator de distúrbio como fogo, pastoreio, enchentes.

3. Sucessão autogênica e alogênica

Sucessão autogênica é a alteração de vegetação resultante de interações biológicas e de modificações bióticas do ambiente; nela atuam mecanismos internos como competição, geração de sombra, modificação do solo por plantas, etc. Sucessão alogênica resulta de alterações das condições de ambiente, como as alterações climáticas de longo prazo, elevação do nível freático, etc..

A distinção é artificial, pois sucessão auto e alogênica atuam ambas na sucessão e a importância relativa de cada uma se altera com o correr das alterações na vegetação e depende do tipo de vegetação. Por exemplo, vegetação desenvolvida em depressões salinas é principalmente alogênica, enquanto florestas são principalmente autogênicas. É inapropriado caracterizar toda uma dada sucessão como autogênica ou como alogênica.

4. Rotas ou ciclos

A rota seguida pela sucessão ou regeneração depende das condições iniciais e do acaso. Fatores como deposição e estabelecimento de propágulos, que é aleatória e limitada pela composição e capacidade de disseminação da vegetação vizinha, as condições físicas do substrato e, em caso de regeneração, a vegetação prévia, afetam a composição inicial do sítio e a dinâmica temporal da vegetação. Ciclos repetem estágios já ocorridos na sucessão.

Distúrbio

Distúrbios iniciam, interrompem ou redirecionam o processo de sucessão ou regeneração. Fogo, ação de herbívoros, queda de árvores, inundações, revolvimento de solo, etc., constituem distúrbios. Glenn-Lewin et al. (1992) considera distúrbio em três dimensões: espaço, tempo e magnitude.

A extensão e localização do distúrbio constitui sua dimensão espacial. A dinâmica de uma mancha de vegetação onde ocorreu um distúrbio é afetada pelo sua extensão. Por exemplo, o efeito do fogo sobre uma mancha de vegetação será mais ou menos drástico sobre a dinâmica pós-distúrbio dependendo do tamanho das manchas queimadas; quanto menor o tamanho das manchas, maior será a extensão das bordas

com manchas não queimadas e conseqüentemente mais fácil a colonização via vegetativa dos espaços pelas plantas sobreviventes.

A dimensão temporal inclui freqüência, previsibilidade e época. Por exemplo, a recorrência de fogo com maior freqüência tende a reduzir a sua extensão e magnitude, pois menos material combustível se acumula. A época de ocorrência de distúrbios pode afetar as espécies de forma diferenciada.

A magnitude é a severidade do evento, indicada pelos seus efeitos nas plantas. A intensidade da ação de herbívoros pode ser avaliada pelo grau de perda de biomassa, e depende da densidade de herbívoros em relação à disponibilidade de forragem. A escala das observações é importante, pois o distúrbio raramente é homogêneo, sendo que o grau de seletividade de tipos de comunidades, manchas, plantas ou partes de plantas individuais depende do comportamento do herbívoro. No caso de animais domésticos pastadores, os ovinos são mais seletivos que os bovinos.

O efeito do fogo num dado ponto depende de fatores tais como quantidade de biomassa combustível acumulada, vento, temperatura, umidade do ar e da biomassa combustível e da resistência das plantas ao fogo. Pastoreio e fogo combinados ilustram a multidimensionalidade de distúrbios em sistemas ecológicos; ungulados tendem a pastar mais em áreas recém queimadas; o pastejo reduz a quantidade de material combustível, logo reduz a intensidade, a extensão e a freqüência de incêndios; o pastoreio em manchas resulta num mosaico de áreas rejeitadas (muito combustível acumulado) e pastejadas (pouco combustível), fazendo com que o fogo também ocorra em manchas.

Dinâmica vegetacional no tempo e no espaço

Deve-se observar sucessão ou regeneração como um gradiente de vegetação no tempo (e no espaço). A escala temporal pode ser (1) curto prazo ou flutuações, (2) médio prazo (sucessão, regeneração) e (3) longo prazo (milênios). A escala espacial pode ser um contínuo desde pequenas manchas de solo descoberto deixadas por ervas mortas ou por uma pegada de um animal, até manchas maiores, ou paisagens inteiras. A vegetação deve ser compreendida como um mosaico dinâmico de manchas de diferentes tamanhos, idades, estruturas e composição. Como conseqüência da possibilidade de observarem-se diferentes combinações de escalas de espaço e de tempo, a vegetação que parece ser estável numa grande extensão mostra-se extremamente dinâmica em pequenas manchas. Da mesma forma, o que parece ser estável quando observado de 10 em 10 anos pode não o ser quando observado a cada ano.

Orlói (1993) destaca a importância das bordas entre manchas de vegetação. Estudar a dinâmica de bordas, ou limites, de manchas de vegetação, é importante porque é onde possivelmente os processos de substituição de espécies são mais

intensos. A hipótese de Orlóci é que uma borda vegetacional deve ser esperada onde existir uma borda de um padrão ambiental. No processo de regeneração as bordas vegetacionais se alteram, e as coincidências entre bordas ambientais e vegetacionais se tornam mais nítidas na medida em que o processo de regeneração se aproxima de um estado estacionário. Porém, nem sempre uma borda vegetacional indica a existência de uma borda ambiental. Para Orlóci, o processo de regeneração é uma combinação hierárquica de processos elementares (composição, interação, bordas), ou seja: (1) a planta individual é a unidade básica que atinge o sítio, ali sobrevive e morre; (2) a dinâmica dentro e as interações entre populações determina um certo grau de integração entre indivíduos, uma comunidade vegetal *stricto sensu*; (3) onde uma comunidade termina manifesta-se a presença de uma borda.

Mecanismos da dinâmica vegetacional

1. Colonização

Depende da presença ou imigração de propágulos (banco de sementes, dispersão de propágulos, distribuição espacial das fontes de propágulos), padrões espaciais do ambiente e da vegetação existente, e da fisiologia e morfologia dos propágulos. Alguns outros fatores afetam a colonização, como a presença de estruturas verticais que facilitam a dispersão por pássaros.

2. Ocupação prévia do espaço

Ocorre quando uma espécie, grupo de espécies ou vegetação cria um ambiente que impede o estabelecimento de outras espécies.

3. Competição

Estágios sucessionais mais tardios são compostos por espécies mais capazes de competir por luz do que espécies que compuseram a comunidade em estágios iniciais (ver Tilman 1987, Pillar 1994)

4. Atributos vitais

São estratégias adaptativas que tornam a espécie capaz de se estabelecer e se manter na comunidade num dado ponto da dinâmica temporal da vegetação (ver Pillar 1994).

5. Interações inter-espécies

Facilitação: Uma ou mais espécies permitem o estabelecimento, crescimento ou desenvolvimento de outras espécies. Facilitação pode ser causada por alterações ambientais favoráveis a espécies futuras, tais como as relacionadas ao desenvolvimento de solo em sucessão primária. Facilitação é também relacionada a proteção em relação a herbívoros, como observado em vegetação dos Campos em que

Briza minor (apetecida pelo gado) é protegida do pastejo por *Eryngium horridum* (com espinhos).

Inibição: É o oposto de facilitação. Resulta geralmente de alterações ambientais que prejudicam o estabelecimento de futuras espécies. Por exemplo, *Eragrostis plana*, uma espécie introduzida da África, tem invadido áreas de vegetação de Campos; quando domina a comunidade impede o estabelecimento de outras espécies; parece haver evidência de efeitos alelopáticos.

6. Influência de outros organismos (herbivoria, danos)

Alteram as condições em que plantas interagem numa comunidade. Assim, por exemplo, a competição entre duas plantas poderá ser afetada se uma delas for selecionada por um herbívoro pastador e a outra não.

Estudo da dinâmica vegetacional

Os estudos de dinâmica temporal podem ser feitos através de observações diretas no tempo (parcelas permanentes). É sugerido para a descrição da vegetação o uso de quadros contíguos para permitir a junção de quadros menores em maiores e interpretar a sucessão ou regeneração vegetal como um processo espaço-temporal em diferentes escalas (Orlóci 1993), e estudar a dinâmica de bordas, ou limites, de manchas de vegetação, onde possivelmente os processos de substituição de espécies são mais intensos. Usualmente, em estudos de dinâmica temporal a vegetação é descrita pela sua composição de espécies. Outras taxonomias podem ser usadas adicionalmente (formas-vitais, CSTs, etc.).

Outras formas de estudar sucessão e regeneração são as cronossequências (variação no espaço representa suposta variação no tempo), a inferência a partir da estrutura populacional, o uso de registros históricos, e o estudo de depósitos de micro e macro fósseis.

Bibliografia

- Clements, F. E. 1916. *Plant Succession.* , Carnegie Institution, Publication 242, Washington, DC.
- Gleason, H. A. 1926. The individualistic concept of the plant association. *Bulletin of the Torrey Botanical Club*, New York, 53:7-26.
- Glenn-Lewin, D. C., Peet, R. K. & Veblen, T. T. 1992. *Plant Succession; theory and prediction.* Chapman & Hall, London.
- Margalef, R. 1968. *Perspectives in Ecological Theory.* Univ. of Chicago Press, Chicago.
- Odum, E. P. 1969. The strategy of ecosystem development. *Science*, 164: 262-270.
- Orlóci, L. 1993. Conjectures and scenarios in recovery study. *Coenoses* 8:141-148.
- Pillar, V. D. P. 1994. Estratégias adaptativas e padrões de variação da vegetação. UFRGS, Departamento de Botânica.

- Tansley, A. G. 1935. The use and abuse of vegetational concepts and terms. *Ecology* 16: 284-307.
- Tilman, D. 1988. *Plant Strategies and the Dynamics and Structure of Plant Communities*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.