

Frederic Edward Clements e o conceito de sucessão ecológica

Patricia da Silva Nunes *

Osmar Cavassan #

Fernanda da Rocha Brando ^f

1 INTRODUÇÃO

O norte-americano Frederic Edward Clements (1874-1945) dedicou-se à botânica e à ecologia. No campo da ecologia, propôs a utilização de métodos quantitativos para o estudo das associações vegetais¹ e introduziu novas terminologias.

As ideias dominantes do trabalho de Clements nortearam estudos e discussões a respeito dos fenômenos que ocorrem na dinâmica de uma associação de plantas. Por meio de um enfoque essencialmente vegetal, Clements discutiu o conceito de sucessão ecológica, enume-

* Estudante de doutorado no Curso de Pós-Graduação em Educação para Ciência, Universidade Estadual Paulista, Campus Bauru. Avenida Luís Edmundo Carrijo Coube, s/n., Vargem Limpa, Bauru, SP, CEP 17033-360. E-mail: paty_snunes@fc.unesp.br

Universidade Estadual Paulista, campus Bauru. Avenida Luís Edmundo Carrijo Coube, s/n., Vargem Limpa, Bauru, SP, CEP 17033-360. E-mail: cavassan@fc.unesp.br

^f Departamento de Biologia da Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto da Universidade de São Paulo. Av. Bandeirantes, 3900, Monte Alegre, Ribeirão Preto, SP, CEP 14040-901. E-mail: ferbrando@ffclrp.usp.br

¹ Clements considerou a associação a partir da fisionomia e da presença de espécies dominantes como, por exemplo, os “campos verdadeiros dominados por *Stipae Bouteloua*”.

rando e explicando as fases desse processo. Indicou as causas próximas e remotas responsáveis por esse fenômeno (Clements, 1916, capítulos 1 e 3).

A proposta de Clements, de um modo geral, foi bem recebida em sua época. No entanto, algumas de suas ideias provocaram intensos debates. Uma delas referia-se à metáfora da comunidade como um “superorganismo”, explicada e defendida em seu livro intitulado *Plant Succession: an analysis of the development of vegetation* (Sucessão de plantas: uma análise do desenvolvimento da vegetação), publicado em 1916. Alguns ecólogos não concordaram com ela, como Arthur G. Tansley (1871-1955) e Henry A. Gleason (1882-1975). O primeiro defendera que a comunidade era como um “quase-organismo”, já o segundo elaborara um conceito individualístico da associação de planta (Kingsland, 1991, pp. 5-6).

O entendimento da sucessão ecológica envolve muitas interpretações. Diferentes representações deste fenômeno podem ser encontradas nos livros-texto atuais e estão presentes nos relatos de pesquisas relacionadas a este assunto. No entanto, muitas vezes, baseiam-se em literatura secundária, distorcendo as teorias iniciais do estudo de sucessão ecológica, especialmente a desenvolvida por Clements (Nunes & Cavassan, 2011, p. 89).

A seguir, apresentaremos a tradução do capítulo 1 do livro *Plant succession: an analysis of the development of vegetation* (Sucessão de plantas: uma análise do desenvolvimento da vegetação) de Clements, no qual ele discute sobre o conceito e as causas da sucessão ecológica.

2 TRADUÇÃO²: FREDERIC EDWARD CLEMENTS, PLANT SUCCESSION: AN ANALYSIS OF THE DEVELOPMENT OF VEGETATION

2.1 CAPÍTULO 1: CONCEITOS E CAUSAS DA SUCESSÃO

² CLEMENTS, Frederic Edward. *Plant succession: an analysis of the development of vegetation*. Washington: Carnegie Institution of Washington, 1916. (Publication 242) O trecho traduzido corresponde a pp. 3-7.

A formação como um organismo

O estudo do desenvolvimento da vegetação repousa necessariamente sobre a suposição de que a unidade ou formação clímax é uma entidade orgânica (Clements, 1905, p. 199³). Assim como um organismo a formação surge, cresce, amadurece e morre. A sua resposta ao hábitat é apresentada em processos ou funções e em estruturas, as quais são registradas, bem como o resultado destas funções. Além disso, cada formação clímax é capaz de reproduzir-se, repetindo com fidelidade essencial os estágios do seu desenvolvimento. A história de vida de uma formação é um processo complexo, porém definido, comparável em suas características principais com a história de vida de uma planta individual.

Ocorrência universal da sucessão

Sucessão é o processo universal de desenvolvimento das formações. Ocorreu repetidamente na história de cada formação clímax e deve ocorrer sempre que as condições adequadas surgirem. Nenhuma área clímax carece de frequentes evidências de sucessão e um grande número delas apresenta uma abundância desnordeante. A evidência é mais óbvia em áreas fisiográficas ativas, dunas, costas, lagos, planícies de inundação, solos degradados etc., e em áreas alteradas pelo homem. Mas a associação mais estável nunca está em completo equilíbrio, nem é livre de áreas perturbadas nas quais a sucessão secundária é evidente. Um afloramento de rocha, uma pedra saliente, uma mudança ou exposição do solo, um aumento ou uma diminuição do teor de água ou na intensidade da luz, uma toca de coelho, um formigueiro, o sulco de um arado, ou os trajetos desgastados pelas rodas, todos estes e muitos outros fatores podem iniciar sucessões, muitas vezes rápido, mas sempre significante. Mesmo onde a comunidade final parece mais homogênea e seus fatores uniformes, um estudo quantitativo pelo método de parcelas revela um balanço da população e uma variação nos fatores de controle. Invisível como estes são para o observador comum, eles são frequentemente muito considerados e, em todos os casos são, essencialmente, os materiais para o estudo da

³ CLEMENTS, Frederic Edward. *Research methods in ecology*. Toronto: The University of Toronto, 1905. (Nota de Frederic Edward Clements)

sucessão. Em consequência, um estudo florístico ou fisionômico de uma associação, especialmente em uma área restrita, pode fornecer conclusões não confiáveis sobre a prevalência de sucessão. Esta última somente pode ser determinada por investigação, que é intensiva no método e extensa no escopo.

Pontos de vista da sucessão

Uma compreensão completa da sucessão só é possível considerando-se diversos pontos de vista. Suas características mais marcantes são o movimento das populações, as ondas de invasão, através do aumento e queda das populações no hábitat desde o pioneiro ao clímax. Essas são caracterizadas por uma progressão correspondente de formas de vegetação ou de *phyads*⁴, de líquens e musgos até as árvores finais. No lado físico, o ponto de vista fundamental é o que lida com as forças que iniciam a sucessão e as reações que a mantêm. São considerados os processos ou funções que caracterizam o desenvolvimento e as estruturas resultantes, as comunidades, as zonas, as transições⁵ e os estratos. Finalmente, todos estes pontos de vista resumem-se à sucessão como o crescimento ou o desenvolvimento e a reprodução de um organismo complexo. Neste amplo aspecto, a sucessão inclui tanto a ontogenia e a filogenia das formações clímax.

Sucessão e sere

Em uma análise aprofundada da sucessão torna-se evidente que o uso deste termo tanto no sentido abstrato como no concreto tende a inexatidão e à incerteza. Com o reconhecimento de novos tipos de sucessão parece desejável restringir a palavra cada vez mais ao fenômeno propriamente dito e empregar um novo termo para exemplos concretos. Em consequência, tem sido procurada uma palavra que seria mais significativa, curta, eufônica e de fácil combinação. Estas vantagens são combinadas na palavra *sere*, a partir de uma raiz comum, tanto do latim como do grego, assim permitindo uma rápida

⁴ Clements se referiu ao termo *phyads* como sendo um tipo de vegetação. Não encontramos o termo equivalente em português. O autor explicou que a sucessão acontece desde a ocorrência de líquens e musgos até árvores que são na realidade formas de vida vegetal e não de tipo de vegetação, ou seja, campo, savana e floresta.

⁵ No original *alternes*.

composição em qualquer uma delas. A raiz *ser-* apresenta seu significado em latim *sero*, junção, conexão; *sertum*, anel, *series*, adesão ou ligação em conjunto, portanto, sequência, curso, sucessão, linhagem. Em grego, ocorre em $\epsilon\iota\theta\omega$ para prender juntos em uma linha e, em $\sigma\epsilon\iota\theta\acute{\alpha}$, $\sigma\eta\theta\acute{\alpha}$, corda, fita, linha, linhagem. *Sere* é essencialmente idêntica à série, mas possui a grande vantagem de ser distintiva e de combinar muito mais facilmente, como em *cosere*, *geosere*, etc.

Sere e cosere

Sere é uma unidade de sucessão. Compreende o desenvolvimento de uma formação a partir do aparecimento dos primeiros pioneiros até o estágio final ou clímax. Seu curso normal é da nudação até a estabilização. Todas as sucessões concretas são seres, embora possam diferir grandemente no desenvolvimento, tornando-se assim necessário reconhecer vários tipos, como será mostrado posteriormente. Por outro lado, uma unidade sucessional ou sere pode ocorrer duas ou mais vezes no mesmo local. Exemplos clássicos disso são encontrados em pântanos e dunas, e em florestas incendiadas. Uma série de unidades sucessionais resulta em unidades ou seres idênticas ou relacionadas no desenvolvimento. Elas consistem normalmente dos mesmos estágios e terminam em um mesmo clímax e, portanto, caracterizam o processo reprodutivo na formação. Desta maneira, uma série de unidades sucessionais, isto é, de seres, em um mesmo local constitui uma entidade orgânica. Para isso, o termo *consere* ou *cosere* (*cum*, juntos, *sere*; *consero*, se ligam em um todo) é proposto, em reconhecimento do vínculo entre o desenvolvimento de seres individuais. Assim, enquanto a sere é a unidade de desenvolvimento e é puramente ontogenética, a cosere é a soma destas unidades ao longo de toda a história de vida da formação clímax, sendo, portanto, de certa maneira, filogenética. Coseres relacionam-se, da mesma forma, como uma série de desenvolvimento e, assim podem formar grandes grupos, eoseres, etc, como indicado em uma discussão posterior.

Processos em sucessão

O desenvolvimento de uma formação clímax consiste em vários processos ou funções essenciais. Cada sere deve ser iniciada, e as suas formas de vida e espécies selecionadas. Deve progredir de um estágio para outro, e, finalmente deve terminar no estágio mais alto possível

sob as condições climáticas presentes. Assim, a sucessão é facilmente analisada em iniciação, seleção, continuação e término. Uma análise completa, no entanto, indica que estes são processos básicos, dos quais todos menos o primeiro, são funções de vegetação, isto é, (1) nudação, (2) migração, (3) ecesis, (4) a competição, (5) reação, (6) estabilização. Estes podem ser sucessivos ou interativos. Eles são sucessivos em estágios iniciais, e interagem de forma mais complexa em todos os posteriores. Além disso, existem certos pontos norteadores a serem considerados em cada caso. Tais como, a direção do movimento, os estágios envolvidos, as formas de vegetação ou materiais, o clímax, e as unidades estruturais resultantes.

2.1.1 Causas da sucessão

Relação de causas

Uma vez que a sucessão é uma série de processos complexos, procede que não pode haver uma causa única para uma sere particular. Uma causa inicia a sucessão, produzindo uma área nua, outra seleciona a população, uma terceira determina a sequência de fases e uma quarta finaliza o desenvolvimento. Como já [foi] indicado, estes quatro processos- iniciação, seleção, continuação e terminação- são essenciais para cada exemplo de sucessão. Como consequência, é difícil considerar qualquer um como primordial. Além disso, é difícil determinar a sua importância relativa, embora sua diferença no papel seja óbvia. É especialmente necessário reconhecer que a causa mais evidente ou marcante pode não ser a mais importante. De fato, enquanto a causa ou o processo que produz um hábitat nu seja excelente para os olhos, em qualquer caso concreto, não é mais importante do que outras. Enquanto nas duas classificações existentes de sucessões (Clements, 1904⁶; Cowles, 1911⁷) foram utilizadas a causa iniciadora como base, parece claro que isto é menos significativo na história de vida de uma formação clímax do que outras. Este assunto é

⁶ CLEMENTS, Frederic Edward. *Development and Structure of Vegetation. Reports of the Botanical Survey*, Nebraska, 1904. (Nota de Frederic Edward Clements)

⁷ COWLES, Henry Chandler. The causes of vegetative cycles. *Botanical Gazette*, **51** (3), 1911. (Nota de Frederic Edward Clements)

discutido em detalhes no capítulo IX. Bastará recordar aqui que uma mesma sere pode resultar de várias causas iniciais.

Tipos de causas

Todos os processos causadores da sucessão podem ser melhor distinguidos como iniciação ou inicial, continuação ou ecesis e estabilização ou climática. À primeira vista, esta não parece ser uma causa do todo, mas um efeito. Como será mostrado mais tarde, no entanto, o caráter de um desenvolvimento sucessional depende mais da natureza do clímax climático do que qualquer outra coisa. Este último determina a população do começo ao fim, a direção do desenvolvimento, o número e tipo de estágios, as reações dos estágios sucessivos, etc. Causas iniciais são aquelas que produzem um solo novo ou nu no qual uma invasão é possível. Desta maneira, são os principais processos fisiográficos, deposição e erosão, fatores bióticos como homem e animais, e forças climáticas em algum grau.

Causas de ecesis são aquelas que produzem o caráter essencial do desenvolvimento vegetacional, ou seja, as sucessivas ondas de invasão que levam a um clímax final. Elas têm a ver com a interação entre população e hábitat e são diretivas no mais alto grau. Os principais processos envolvidos são a invasão e reação. A primeira inclui três processos intimamente relacionados, migração, competição e ecesis. A última é final e crítica, no entanto e, portanto, é utilizada para designar as causas que continuam o desenvolvimento.

Causas próximas e remotas

Ao lidar com as causas do desenvolvimento e, especialmente, com as causas iniciais, deve-se ter em mente que as forças da natureza estão quase indissolúvelmente entrelaçadas. Em todos os casos, o melhor método científico de análise parece ser lidar com a causa imediata, primeiro, e, em seguida traçar sua origem apenas na medida do possível ou rentável. Ao longo de uma formação clímax, a fisiografia geralmente produz uma grande ou um maior número de áreas de desenvolvimento. A influência da fisiografia neste caso é controlada ou limitada pelo clima, que, por sua vez, é determinado pelas principais características fisiográficas, tais como barreiras de montanha ou correntes oceânicas. Estas estão subordinadas como causas para o clima terrestre geral que são o resultado das relações astronômicas

entre o sol e a terra. Como consequência, fisiografia pode muito bem ser considerada a causa imediata inicial da maioria das sucessões primárias, assim o lençol freático é a causa que controla estrutura da vegetação, embora seja dependente por um lado da estrutura do solo, e esta fisiografia, e, do outro da chuva etc.

Para além do ganho em clareza de análise, uma maior ênfase sobre a causa próxima parece justificada pelo fato de que as plantas respondem ao lençol freático, e não a textura do solo, ou a fisiografia. Da mesma forma, a invasão de uma nova área é uma consequência direta da ação do processo causal e não das forças remotas por trás dele. A falha em considerar a sequência de causas produziu confusão no passado (conferir Capítulo III) e vai trazer mais confusão no futuro, caso as complexas relações de vegetação e hábitat venham a ser estudadas de forma intensiva. As dificuldades são bem ilustradas pela seguinte conclusão Raunkiaer (1909⁸):

“Cada formação é antes de tudo dependente da temperatura e da umidade proveniente da precipitação, a precipitação é distribuída em diferentes formas no solo de acordo com sua natureza e superfície, e daí provém a divisão em formações. Por conseguinte, não pode ser dito que uma formação é edáfica e a outra não, por outro lado, todas podem ser denominadas edáficas, dependendo de como está a umidade do solo, mas, como a umidade depende da precipitação, é mais natural dizer que elas são todas climáticas”.

2.1.2 A natureza essencial da sucessão

Aspecto do desenvolvimento

A natureza essencial da sucessão é indicada pelo seu nome. É uma série de invasões, uma sequência de comunidades vegetais marcada pela mudança, das menores até as maiores formas de vida. A essência da sucessão reside na interação de três fatores, o hábitat, as formas de vida e as espécies, no desenvolvimento progressivo de uma formação. Neste desenvolvimento, hábitat e população agem e reagem um sobre

⁸ RAUNKIAER, Christen C. Formationsundersøgelse og Formationsstatistik. *Botanisk Tidsskrift*, 30: 20, 1909; *Bot. Cent.* 113: 662; 1910. (Nota de Frederic Edward Clements)

o outro, alternando-se como causa e efeito, até que seja atingido um estado de equilíbrio. Os fatores do hábitat são as causas das respostas ou funções da comunidade, e são estas as causas do crescimento e desenvolvimento, e, por conseguinte, da estrutura, essencialmente como no indivíduo. Sucessão deve então ser considerada como o desenvolvimento ou a história de vida da formação clímax. É o processo orgânico básico da vegetação, o que resulta na forma adulta ou final deste organismo complexo. Todos os estágios que precedem o clímax são estágios de crescimento. Eles têm essencialmente a mesma relação para a estrutura final estável do organismo que plântula e a planta em crescimento têm com o indivíduo adulto. Além disso, assim como a planta adulta repete seu desenvolvimento, isto é, reproduz-se, sempre que as condições o permitam, assim também faz a formação de clímax. O paralelo pode ser ampliado muito mais. O florescimento das plantas pode se repetir completamente, pode sofrer reprodução primária de uma célula embrionária inicial, ou a reprodução pode ser secundária ou parcial de um rebento. Da mesma forma, uma formação clímax pode repetir cada um de seus estágios essenciais de crescimento em uma área primária, ou pode reproduzir-se apenas em seus estágios mais avançados, em áreas secundárias. Em suma, o processo de desenvolvimento orgânico é essencialmente semelhante para o indivíduo e para a comunidade. A correspondência é óbvia quando a diferença necessária na complexidade dos dois organismos é reconhecida.

Aspecto funcional

A força motriz em sucessão, isto é, o desenvolvimento da formação como um organismo, pode ser encontrado nas respostas ou funções do grupo de indivíduos, assim como o poder de crescimento em cada indivíduo reside nas respostas ou nas funções dos diversos órgãos. No indivíduo e na comunidade a chave para o desenvolvimento é a função, como o registro do desenvolvimento é a estrutura. Assim, a sucessão é eminentemente um processo cujo progresso é manifestado em certas estruturas iniciais e intermediárias ou estágios, mas finalmente está registrado na estrutura da formação clímax. O processo é complexo e, por vezes, obscuro, e seus componentes funcionam produzindo somente uma investigação persistente e experimento. Em consequência, o estudante da sucessão deve reconhecer claramente

que os estágios de desenvolvimento, como o clímax, são apenas um registro do que já aconteceu. Cada estágio é pelo menos temporariamente, uma estrutura estável, e os processos atuais podem ser revelados seguindo o desenvolvimento de um estágio para o seguinte. Em suma, a sucessão pode ser estudada adequadamente apenas traçando-se a ascensão e a queda de cada etapa, e não por uma imagem florística da população no auge de cada invasão.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- CLEMENTS, Frederic Edward. *Plant succession: an analysis of the development of vegetation*. Washington: Carnegie Institution of Washington, 1916. (Publication 242)
- KINGSLAND, Sharon E. Defining ecology as a science. Pp. 1-13, in: REAL, Leslie A.; BROWN, James H. (eds.). *Foundations of ecology: classic papers with commentaries*. Chicago: The University of Chicago Press, 1991.
- NUNES, Patrícia da Silva; CAVASSAN, Osmar. As concepções históricas de sucessão ecológica e os livros didáticos. *Filosofia e História da Biologia*, 6 (1): 87-104, 2011.

Data de submissão: 09/06/2013

Aprovado para publicação: 30/09/2013