

EVOLUÇÃO HISTÓRICA DAS TEORIAS DE SUCESSÃO VEGETAL E SEUS PROCESSOS

Maria Cristina de Oliveira¹

Manoel Cláudio da Silva Júnior²

RESUMO

As paisagens naturais, em geral, possuem complexo histórico de uso da terra e de distúrbios naturais e antrópicos, assim, o histórico do uso da terra, os distúrbios, o ambiente e as variáveis espaciais e temporais interagem em complexos caminhos que irão determinar os processos de recuperação da vegetação local. Esses fatores podem influenciar as características iniciais do sítio e conseqüentemente os primeiros estágios sucessionais. Nesse sentido, entender o caminho sucessional nesse locais é de grande importância econômica e ecológica. Esta revisão busca introduzir os diferentes aspectos da sucessão vegetal em termos de evolução histórica, principais modelos/ processos envolvidos e de conceitos e definições dos principais tipos de sucessão.

Palavras-chave: Teorias sucessionais. Modelos de sucessão. Tipos de sucessão.

1. Introdução

Desde que Henry Chandler Cowles, em 1899, descreveu a sucessão vegetal nos campos de dunas ao redor do Lago Michigan (Cowles 1899), a sucessão e o distúrbio têm sido temas desafiadores na ecologia. Cowles (1899) foi o pioneiro no estudo da sucessão vegetal. Ele não foi o primeiro a usar o termo sucessão, mas para Tansley (1935), foi o primeiro a desenvolver um trabalho completo sobre séries sucessionais. Durante a primeira década do século XX, foi Cowles o estudioso que mais conhecimento transmitiu a respeito de sucessão e que deduziu suas leis gerais (Tansley 1935).

Posteriormente, o estudo da sucessão vegetal foi desenvolvido e consolidado principalmente por Clements (1916). Durante toda a primeira metade do século passado a teoria de Clements dominou na América do Norte (Gleim-Lewin *et al.* 1992). Para este autor a sucessão

¹ Graduada e Licenciada em Ciências Biológicas pela Universidade Federal de Uberlândia, Mestre em Botânica e Doutora em Ciências Florestais pela Universidade de Brasília. Professora do Centro Educacional Superior de Catalão – CESUC e Professora Colaboradora da Universidade Federal de Goiás, Campus Catalão, GO (socristinaoliveira@gmail.com)

² Graduado em Biologia e Engenharia Florestal pela Universidade de Brasília, Mestre em Ciências Florestais pela Universidade Federal de Viçosa e Doutor em Ecologia Florestal pela Universidade de Edimburgo. Professor Titular da Universidade de Brasília, Departamento de Engenharia Florestal, Brasília, DF.

vegetal era um processo altamente ordenado e previsível, no qual mudanças na vegetação representavam a história de vida de uma comunidade vegetal. A comunidade vegetal seria como um organismo, que nasce, cresce, atinge a maturidade e morre. Segundo a teoria de Clements (1916), a partir de diferentes tipos de substratos e distúrbios, por exemplo, as comunidades vegetais tenderiam a convergir, através da sucessão, em direção a uma vegetação clímax, com características definidas unicamente pelo clima regional. A comunidade clímax seria inteiramente controlada pelo clima, sendo a composição de espécies na vegetação caracterizada pela zona climática (Clements 1916).

Entretanto, Gleason (1926) e Tansley (1935) criticaram as idéias de Clements, pois segundo Gleason, a comunidade vegetal não possui a interação defendida por Clements. Gleason (1926) defendia que as espécies presentes na comunidade vegetal respondiam individualmente a variações de fatores ambientais, que oscilavam no tempo e no espaço. As comunidades seriam fundamentalmente o resultado eventual da sobreposição da distribuição das espécies, com tolerâncias ambientais semelhantes (Gleason 1926). Este autor argumentava ainda que as combinações entre fatores ambientais e o limite de tolerância das espécies poderiam resultar em diferentes combinações de abundância de espécies. Por sua vez, Tansley (1935) defendia que fatores locais como rocha de origem e posição topográfica poderiam determinar o desenvolvimento de vegetação, diferentemente daquela associada com o clima regional (clímax climático), defendida por Clements. Para Tansley (1935), o conceito de sucessão envolve não somente a mudança gradual como também o reconhecimento da seqüência de fases que ocorre na vegetação de uma determinada área da superfície da terra. Tansley admitiu ainda que a sucessão é um processo contínuo, podendo ser interrompida por catástrofes não relacionadas ao processo sucessional.

Um ponto importante acrescentado foi a interpretação moderna de Egler (1954) com o modelo da composição florística inicial (IFC). Segundo esse modelo, todas as espécies (iniciais ou tardias) participantes da sucessão estabelecem no início, ou logo depois do início da sucessão. A sucessão é meramente uma seqüência fisionômica, dominante por espécies com diferentes histórias de vida, taxas de crescimento e tamanhos na maturidade.

Margalef (1963) apontou que a sucessão representava incrementos de informação em um ecossistema, ou seja; a sucessão parte de ecossistemas mais simples para mais complexos, com um maior número de níveis tróficos e maior diversidade de espécies e formas de vida. Este autor

sugeriu ainda que a composição de espécies pioneiras na comunidade é determinada pela chance de chegada durante o período inicial de colonização, quando a competição ainda é baixa. De forma similar, Odum (1969) acrescentou que o processo de sucessão converge para um sistema com máxima biomassa e diversidade.

A partir do início da década de 1970, os estudos de sucessão vegetal continuaram na busca por compreender causas de mudanças na vegetação, porém assumiram o paradigma de não-equilíbrio frente às condições do ambiente. A visão determinista da teoria clássica da sucessão, associada à Clements e autores como Margalef (1963) e Odum (1969), foi criticada por outros autores, inclusive Glein-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 frequentemente como, por exemplo, morte de indivíduos, queda de árvores e outros (Glein-Lewin *et al.* 1992).

Em 1976, buscando o abandono da teoria clássica da sucessão e a necessidade de uma interpretação evolucionária, Picket (1976) escreveu que a sucessão pode ser entendida unicamente em termos de interação de estratégias evolucionárias, sem referenciar o progresso determinístico para o estágio clímax. A seqüência sucessional é vista como uma forma de gradientes, em que as espécies são competitivamente substituídas (Picket 1976).

Posteriormente, Connell & Slatyer (1977) consideraram o termo sucessão como mudanças observadas em uma comunidade de plantas após uma perturbação que abre, relativamente, grandes espaços. Enquanto Connell & Slatyer (1977) citaram o estresse físico das plantas e a competição por recursos como os principais mecanismos que determinavam o curso da sucessão, Horn (1974) adicionou a esses herbivoria, predadores e patógenos. De acordo com os mecanismos que determinam a seqüência de espécies, Connell & Slatyer (1977) apresentaram três modelos de sucessão: a facilitação, a tolerância e a inibição, os quais são descritas no item 2 a seguir.

Na evolução dessa discussão, Tilman (1985, 1988) discutiu os efeitos da disponibilidade da luz e nutrientes e seu reflexo na sucessão, postulando a hipótese “razão de recursos”. Esta hipótese tem dois processos principais: a competição inter-específica por recursos e o padrão de longevidade para suprimento de recursos limitados no tempo, chamado pelo autor de trajetória de suprimento de recursos. A hipótese “razão de recursos” prediz que, quando nutrientes estão

disponíveis em pequena quantidade no início da sucessão, a competição por eles é mais importante que a competição pela luz. Esta situação favorece alto investimento no sistema radicular. Em contraste, na sucessão mais tardia o nível de nutrientes e biomassa aumenta. Um aumento na biomassa leva a um aumento na interceptação de luz e maior intensidade competitiva por esse recurso, favorecendo espécies mais altas. Essa hipótese assume que cada espécie de planta é um competidor superior, para uma particular proporção de um recurso limitante, e prediz que a composição da comunidade mudará sempre que a disponibilidade relativa de dois ou mais recursos limitantes mudarem. De acordo com esta hipótese, a sucessão é resultante de um gradiente direto da relativa distribuição de recursos limitantes no espaço e no tempo. Ele apontou que a sucessão é um processo direcional ou repetitivo, somente quando o suprimento de recursos for também direcional ou repetitivo.

Com base na teoria do modelo da composição florística inicial descrita por Egler (1954), Pickett *et al.* (1987) assumiram, que a sucessão é, então, a função de diferentes taxas de crescimento e sobrevivência entre as espécies dos estágios inicial e final da sucessão.

Enfim, as teorias mais modernas que dão fundamento a visão contemporânea da dinâmica da vegetação, pode ser assim resumida segundo Glenn-Lewin *et al.* (1992)

.... em comunidade vegetais equilíbrios estáveis são raros, não há definição, *a priori*, de um estágio final da sucessão; a sucessão é encarada como um processo estocástico, dá-se ênfase à observação de distúrbios frequentes, repetidos e da variação contínua da vegetação, em várias escalas de tempo e de espaço.

2. Modelos/Processos de sucessão vegetal

Durante a sucessão o estresse físico das plantas e a competição por recursos estão entre os principais mecanismos que determinarão seu curso (Connell & Slatyer 1977). Daí surge o que esses autores chamaram de modelos/processos de sucessão: a facilitação, a tolerância e a inibição.

O primeiro modelo, denominado facilitação, é caracterizado pela ocupação dos espaços abertos por espécies aptas à colonização imediata, envolvendo a composição florística inicial, sendo que sua substituição é facilitada pelas modificações causadas pelas próprias colonizadoras, que condicionam o ambiente de forma favorável para o desenvolvimento de espécies subseqüentes. A facilitação acontece quando uma ou mais espécies permitem o estabelecimento,

crescimento ou desenvolvimento de outras espécies com características ecológicas diferentes das anteriores. A facilitação pode ser causada por alterações ambientais, que são favoráveis para as espécies futuras, tais como as relacionadas ao desenvolvimento do solo em sucessão primária.

Conforme Uhl (1987), a sucessão da floresta tropical na bacia do Rio Negro, na Venezuela, após corte e queima, pode ser melhor descrita pelo modelo de facilitação. As espécies invadem lentamente um sítio disponível à colonização e facilitam o estabelecimento de outras espécies, pois agem como abrigo para os vetores de dispersão, melhoram as condições de fertilidade do solo e fornecem habitats adequados ao recrutamento. Walker *et al.* (2003) demonstraram que o estabelecimento do arbusto fixador de nitrogênio *Coriaria arborea* é facilitado pela presença de colonizadoras iniciais através de melhoramento físico do habitat, sugerindo que a facilitação é um processo importante durante o ciclo de vida desta espécie.

No segundo modelo, denominado tolerância, as espécies colonizadoras iniciais dos espaços gerados por perturbação causam transformações no ambiente, mas nenhum efeito acontece sobre o recrutamento e crescimento das espécies colonizadoras posteriores. Neste modelo, a seqüência de espécies na sucessão é determinada unicamente pela história de vida de cada uma. A seqüência de espécies será produzida pela existência de espécies, por exemplo, que desenvolveram diferentes estratégias de vida na exploração de recursos. As espécies mais tardias serão aquelas capazes de tolerar mais baixos níveis de recursos que a iniciais. Assim, elas poderão invadir e crescer na presença daquelas que as precederam.

De acordo com o modelo de tolerância, a invasão de espécies não nativas pode ocorrer em qualquer tempo na sucessão, já que a seqüência de espécies é determinada pelas características da história de vida. Esse modelo sustenta que espécies não-nativas são mais resistentes quando da redução no nível de recursos sob intensa competição, sendo capazes de dominar estágios mais avançados (Mac Dougall & Turkington 2004).

O terceiro modelo, denominado inibição, prevê que espécies iniciais invasoras não apresentando a mesma história de vida das espécies de ocorrência na área, inibem o estabelecimento das espécies subseqüentes, travando ou retardando em muito o processo de ocorrência das espécies nativas. O fundamental neste modelo é que as espécies invasoras iniciais somente serão capazes de colonizar esses ambientes, uma vez que distúrbios locais tenham progressivamente levado a morte das espécies nativas (Ward & Jennings 1990). A inibição geralmente resulta de mudanças ambientais prejudiciais ao potencial das espécies futuras. 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 em consequência de efeitos alelopáticos. Casos similares foram reportados para a samambaia *Pteridium aquilinum*, que representa o mesmo perigo para a regeneração natural de árvores (Dolling 1996, Humphrey & Swaine 1997, Marrs 1988, Marrs *et al.* 2000, Marrs & Watt 2006).

Para Walker & Chapin (1987), cada modelo proposto por Connell & Slatyer (1977) compreende vários processos e interações entre espécies. Por exemplo, o modelo de facilitação incorpora características da história de vida (tempo de chegada e longevidade), interação facilitadora e deslocamento competitivo; o modelo de tolerância envolve características da história de vida (tempo de chegada e taxa de crescimento) e deslocamento competitivo; já o modelo de inibição envolve características da história de vida (tempo de chegada e longevidade) e inibição competitiva.

Eventos estocásticos, facilitação, história de vida, competição e herbivoria afetaram a interação entre *Alnus incana* e *Picea glauca* durante a sucessão na planície inundável do rio Tanana no Alasca (Walker *et al.* 1996). Componentes dos três modelos descritos anteriormente foram importantes durante a mudança sucessional observada nos trabalhos de Walker & Chapin (1987) e Walker *et al.* (1996). Walker & Chapin (1987) sugeriram que pode ser muito prematuro sintetizar o entendimento do processo de sucessão em uma única teoria. Porém, Connell & Slatyer (1977) reconheceram que facilitação, inibição e tolerância não são modelos mutuamente exclusivos em uma comunidade. De fato, os autores consideraram que todos os três modelos podem ocorrer simultaneamente em diferentes pontos na sucessão de uma determinada paisagem. A facilitação, tolerância e inibição não são modelos de substituição de espécie por espécie, mas sim mostram que a regra se aplica devido a muitos elementos e interações importantes nas mudanças durante a sucessão (Walker & Chapin 1987).

3. Tipos de sucessão

O processo de sucessão natural na vegetação pode acontecer de várias maneiras e essas diferenças conduzem para a distinção entre diferentes tipos, e os principais são: sucessão primária e secundária, sucessão progressiva e retrogressiva, sucessão autogênica e sucessão alogênica.

3.1. Sucessão primária e secundária

A sucessão primária é o desenvolvimento da vegetação em substratos recém formado ou exposto, ao invés de solo já desenvolvido. O sítio não contém legado biológico de vegetação prévia como banco de sementes ou matéria orgânica derivada de vegetação anterior (Glenn-Lewin & van der Maarel 1992). Propágulos colonizadores devem vir de fora do sítio.

A literatura contém descrições de sucessão primária sobre diferentes tipos de substratos, naturais e antrópicos. A sucessão primária pode ocorrer em deltas de rios (Rejmánek *et al.* 1987), costas oceânicas elevadas (Cramer & Hytteborn 1987), depósitos vulcânicos (Whittaker *et al.* 1989; Fuller & del Moral 2003), dunas (Van Dorp *et al.* 1985), afloramentos rochosos, recifes (Harris *et al.* 1984), refeitos de minérios, geleiras (Jones & del Moral 2005). A escala de tempo na sucessão primária pode envolver séculos e até mesmo milhões de anos (Mueller-Dombois & Ellenberg 2002).

Propriedades da comunidade tais como composição de espécies, riqueza, diversidade e heterogeneidade vegetal apresentam mudanças com o progresso da sucessão primária (Jones & del Moral 2005). Para esses autores a cobertura vegetal e a biomassa aumentam através da seqüência sucessional, levando usualmente a intensa interação competitiva entre os indivíduos. De acordo com del Moral (1999) in Jones & del Moral (2005) em estágios sucessionais mais tardios espera-se haver aumento na interação entre espécies. Por outro lado esta seqüência tem mostrado tanto a diminuição da heterogeneidade dentro do sítio (del Moral & Jones 2002; del Moral & Ellis 2004; Jones & del Moral 2005), como o seu aumento (Inouye *et al.* 1987). Vários fatores podem afetar a heterogeneidade vegetacional pois assim como o desenvolvimento da vegetação, o padrão de espécies parece ser mais controlado por condições ambientais e interações entre espécies do que por eventos estocásticos tais como a dispersão (Jones & del Moral 2005). A diminuição da heterogeneidade pode acontecer com o desenvolvimento de um denso dossel que vai reduzir as variações nas condições ambientais e levar a redução da heterogeneidade composicional. Por outro lado esta mesma variação na estrutura do dossel pode criar ambiente de luz heterogêneo e manter heterogeneidade das espécies. Neste aspecto, Elgersma (1998) confirmou o ponto defendido por Tilman (1988) que a variação temporal na condição inicial do sítio pode persistir através da sucessão e manter heterogeneidade durante toda sucessão.

Dois principais modelos de diversidade de espécies através da sucessão têm sido sugeridos pela teoria e trabalhos de observação (Peet 1992). Primeiro, a diversidade pode aumentar assintoticamente através da sucessão (Odum 1969 in Jones & De Moral 2005). Com o passar do tempo, muitas espécies tornam-se estabelecidas, até que o balanço entre colonizadoras e extinção local seja alcançado. Esse modelo de aumento de riqueza e diversidade é muito comum no início da sucessão primária, e tem sido observado ao longo da escala de tempo na sucessão primária em vulcões (Whittaker *et al.* 1989). No entanto, com o aumento da biomassa e cobertura vegetal no final da sucessão, a competição pode levar a um declínio na riqueza e diversidade (Whittaker 1972 in Clark *et al.* 2003; Connell 1978 in Jones & De Moral 2005). Esse processo resulta em um segundo modelo; um pico na diversidade em um estágio intermediário de sucessão que tem sido observado tanto na sucessão primária quanto na sucessão secundária (Peet 1992).

Sucessão xérica e hídrica são tipos particulares da sucessão primária. Sucessão xérica inicia em sítio seco atingindo um estágio final usualmente em florestas, enquanto a sucessão hídrica inicia em ambientes aquáticos (lago) e devido a sedimentação passa sucessivamente pelos estágios de banhado, floresta paludosa e floresta sobre solo úmido (Cooper 1913 in Glenn-Lewin *et al.* 1992).

A oportunidade para estudar sucessão primária é muito mais limitada do que para o estudo da sucessão secundária. Um estudo exato da sucessão primária pode somente ser feito para certas fases, tais como invasão de plantas sobre um recém substrato exposto ou mudanças da vegetação por um período longo, desde que tenha registros e indicadores históricos da área (Mueller-Dombois & Ellenberg 2002).

A sucessão secundária é o mecanismo pelo qual as florestas tropicais se auto-renovam, através da cicatrização de locais perturbados que ocorre a cada momento em diferentes pontos da mata (Gómez-Pompa 1972 in Kageyama & Castro 1989). É a substituição da vegetação que ocorre após um distúrbio qualquer afetando a vegetação preexistente (Glenn-Lewin & van der Maarel 1992). No sítio há solo já desenvolvido e legado biológico da vegetação prévia.

A sucessão é um processo fácil de observar, mas difícil de ser quantificado (Blatt *et al.* 2005). Diversos tipos de distúrbios naturais ou antrópicos podem alterar a dinâmica da vegetação florestal e desencadear o processo de sucessão secundária, como abertura de clareiras naturais pela queda de árvores, deslizamento de terra, atividades vulcânicas, ataque de insetos, terra de

cultivo abandonada, incêndios florestais, derrubada de árvores e outros. O processo também pode ser iniciado pela remoção de algum fator de distúrbio como, por exemplo, o fogo, pastoreio e enchentes. Dentre essas fontes de perturbação, vários autores relatam a importância do fogo, por afetar o funcionamento dos ecossistemas, influenciando a sucessão vegetal, a composição e estrutura florestal, o acúmulo de serrapilheira, a ciclagem de nutrientes, a população de insetos, o banco de sementes no solo e a rebrota de espécies arbustivo-arbóreas (Uhl *et al.* 1981; Kauffman 1991; Cochrane & Schulze 1999).

Formas de vida, abundância e riqueza de espécies da vegetação arbórea sofrem grandes mudanças durante a sucessão florestal secundária (Capers *et al.* 2005). Em florestas Neotropical, lianas (Peña-Claros & de Boo 2002) e arbustos (Laska 1997) alcançam alta abundância na fase sucessionária florestal inicial do que nas florestas mais velhas, enquanto palmeiras (Guariguata *et al.* 1997; Svenning 1998), árvores (Guariguata *et al.* 1997) e arvoretas do sub-bosque (Martin *et al.* 2004) mostram aumentar em abundância durante a fase mais tardia de sucessão e em florestas maduras. Mudanças sucessionárias também ocorrem dentro de uma mesma forma de vida, espécies arbóreas que dominam estágios sucessionários iniciais declinam em abundância nas florestas maduras, podendo estar ausente ou em menor abundância em florestas em estágio inicial de sucessão (Capers *et al.* 2005). O efeito bruto dessas mudanças é um aumento na riqueza de espécies arbóreas, uniformidade e diversidade de espécies durante os primeiros 40-50 anos de sucessão (Saldarriaga *et al.* 1988).

3.2. Sucessão progressiva e retrogressiva

O termo “sucessão” ou “desenvolvimento da comunidade” implica em atribuir uma direção ao processo de mudança da vegetação, que usualmente é designado como sucessão progressiva. Como o próprio nome diz, progressão é uma série de estágios ou um contínuo a partir de uma comunidade inicial pioneira até uma comunidade bem desenvolvida, talvez estável (Glenn-Lewin & van der Maarel 1992). Para esses autores, a riqueza de espécies associada com o aumento da complexidade estrutural é conhecida como sucessão progressiva. No entanto, mudanças na vegetação podem também envolver retrogressão, ou seja, o inverso, significando a perda de espécies e diminuição da complexidade estrutural onde a direção da sucessão acontece no sentido de estágios mais simples, iniciais, com poucas espécies, baixa produtividade e menos

biomassa (Clements 1916; Gleason 1926; Tansley 1935; Woodwell 1967, 1970 in Glenn-Lewin & van der Maarel 1992; Whittaker 1975 in Glenn-Lewin & van der Maarel 1992).

Iversen (1964) in Glenn-Lewin & van der Maarel (1992) associou retrogressão com mudanças ao longo do período no ambiente físico, tal como lixiviação do solo ou elevação do nível de água. Miles (1987) discute que a dinâmica da vegetação progressiva ou retrogressiva, mostra ser visto fundamentalmente como mudança florística, mas segundo Miles outros autores tem levado em conta conceitos mais amplos, incluindo estrutura da comunidade e função dos ecossistemas. Para Miles quanto mais parâmetros incluídos no conceito, maior confusão e mais exceções poderão ser notadas. Por exemplo, Bakker (1989) in Glenn-Lewin & van der Maarel (1992) ilustrou um problema: em uma mesma vegetação, ele mostrou mudança florística progressiva, mas observou retrogressão em termos de diversidade de espécies e complexidade vegetacional.

O conceito de sucessão progressiva e retrogressiva implica em atribuir uma direção ao processo de mudança da vegetação; um ponto inicial e final que pode ser difícil de serem discernidos na vegetação estudada (Glenn-Lewin & van der Maarel 1992). A dinâmica das comunidades vegetais são caracterizadas por uma complexidade de processos, modelos e mecanismos, e a repetição de distúrbios é importante em muitos sistemas. Assim, a noção de sucessão progressiva e retrogressiva pode ter mais utilidade prática do que importância teórica (Glenn-Lewin & van der Maarel 1992).

3.3. Sucessão autogênica e alogênica

Sucessão autogênica é aquela resultante de alterações e modificações bióticas do ambiente, pois nela atua mecanismos e forças internas como competição, sombreamento, modificação do solo por plantas, enquanto sucessão alogênica resulta de alterações das condições ambientais, como alterações climáticas de longo prazo, elevação do nível freático, etc (Glenn-Lewin & van der Maarel 1992). Como exemplo, a vegetação desenvolvida em depressões salinas é principalmente alogênica, enquanto estágios finais da sucessão em florestas são principalmente autogênicas (Finegan 1984), mas essa distinção muitas vezes é artificial, pois ambas atuam simultaneamente na sucessão e a importância relativa de cada uma se altera com o decorrer das alterações na vegetação e depende do tipo de vegetação (Miles 1987).

4. Referências bibliográficas

BLATT, S.E.; CROWDER, A. & HARMSSEN, R. 2005. *Secondary succession in two south-eastern Ontario old-fields*. Plant Ecology 177:25-41.

CAPERS, R.S.; CHAZDON, R.L.; BRENES, A.R. & ALVARADO, B.V. 2005. *Succession dynamics of woody seedling communities in wet tropical secondary forest*. Journal of Ecology 93:1071-1084.

CLARK, D.F.; ANTOS, J.A. & BRADFIELD, G.E. 2003. *Succession in sub-boreal forests of West-Central British Columbia*. Journal of Vegetation Science 14:721-732.

CLEMENTS, F. E. 1916. *Plant Succession*. Carnegie Institution, Publication 242, Washington, D.C.

COCHRANE, M. & SCHULZE, M.D. 1999. *Fire as a recurrent event in tropical forests of the eastern Amazon: effects on forest structure, biomass and species composition*. Biotropica 31:2-16.

CONNELL, J.H. & SLATYER, R.O. 1977. *Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization*. American Naturalist 111:1119-1144.

COWLES, H.C. 1899. *The ecological relations of the vegetation on the sand dunes of lake Michigan*. Botanical Gazette 27:361-391.

CRAMER, W. & HYTTEBORN, H. 1987. *The separation of fluctuation and long-term change in vegetation dynamics of a rising seashore*. Vegetatio 69: 157-167.

DEL MORAL, R. & JONES, C. 2002. *Vegetation development on pumice at Mount St. Helens, USA*. Plant Ecology 162:9-22.

DEL MORAL, R. & ELLIS, E.E. 2004. *Gradients in compositional variation on lahars, Mount St. Helens, Washington, USA*. Plant Ecology 175:273-286.

DOLLING, A. 1996. *Interference of bracken (Pteridium aquilinum (L.) Kuhn) with Scots pine (Pinus sylvestris L.) and Norway spruce (Picea abies (L.) Karst) seedling establishment*. Forest Ecology and Management 88:227-235.

EGLER, F.E. 1954. *Vegetation science concepts. I. Initial floristic composition, a factor in old-field development*. Plant Ecology 4:412-417.

ELGERSMA, A.M. 1998. *Primary Forest succession on poor sandy soils as related to site factors*. Biodiversity and Conservation 7:193-206.

FINEGAN, B. 1984. *Forest succession*. Nature 312:109-115.

- FULLER, R.N. & del MORAL, R. 2003. *The role of refugia and dispersal in primary succession on Mount St. Helens*, Washington. *Journal Vegetation Science* 14: 637-644.
- GLEASON, H. A. 1926. *The individualistic concept of the plant association*. *Bulletin Torrey Botanical Club* 53:7-26.
- GLENN-LEWIN, D.C., PEET, R.K. & VEBLEN, T.T. 1992. *Plant succession: theory and prediction*. Chapman & Hall, London.
- GLENN-LEWIN, D.C. & MAAREL, E. van der. 1992. *Pattern and process of vegetation dynamics*. In: Glenn-Lewin, D.C.; Peet, R.K. & Veblen, T.T. (Eds). *Plant Succession: theory and prediction*. Chapman & Hall. pp.11-59.
- GUARIGUATA, M.R.; CHAZDON, R.L.; DENSLOW, J.S.; DUPUY, J.M. & ANDERSON, L. 1997. *Structure and floristics of secondary and old-growth forest stands in lowland Costa Rica*. *Plant Ecology* 132:107-120.
- HARRIS, L.G.; EBELING, A.W.; LAUR, D.R. & ROWLEY, R.J. 1984. *Community recovery after storm damage: A case of facilitation in primary succession*. *Science* 224:1336-1338.
- HORN, H.S. 1974. *The ecology of secondary succession*. *Annual Review Ecology and Systematics* 5:25-37.
- HUMPHREY, J.W. & SWAINE, M.D. 1997. *Factors affecting the natural regeneration from Pteridium aquilinum*. *Journal Applied Ecology* 34:577-584.
- INOUYE, R.S.; HUNTLY, N.J.; TILMAN, D.; TESTER, J.R.; STILLWEL, M. & ZINNEL, K.C. 1987. *Old-field succession on a Minnesota sand plain*. *Ecology* 68:12-26.
- JONES, C.C. & del MORAL, R. 2005. *Pattern of primary succession on the foreland of Coleman Glacier*, Washington, USA. *Plant Ecology* 180:105-116.
- LASKA, M.S. 1997. *Structure of understorey shrub assemblages in adjacent secondary and old-growth tropical forests*, Costa Rica. *Biotropica* 29:29-37.
- KAUFFMAN, J.B. 1991. *Survival by sprouting following fire in tropical Forest of the Eastern Amazon*. *Biotropica* 23: 219-224.
- MAC DOUGALL, A.S. & TURKINGTON, R. 2004. *Relative importance of suppression-based and tolerance-based competition in an invaded oak savanna*. *Journal of Ecology* 92:422-434.
- MARGALEF, R. 1963. *On certain unifying principles in ecology*. *American Naturalist* 97:357-374.

MARRS, R.H. 1988. *Vegetation changes on lowland heaths and its relevance for conservation management*. Journal Environmental Management 27:127-149.

MARRS, R.H., LE DUC, M.G., MITCHELL, R.J., GODDARD, D., PATERSON, S. & PAKEMAN, R.J. 2000. *The ecology of bracken: its role in succession and implications for control*. Annals of Botany 85:3-15.

MARRS, R.H. & WATT, A.S. 2006. *Biological flora of the british isles: Pteridium aquilinum (L.) Kuhn*. Journal of Ecology 94:1272-1321.

MARTIN, P.H.; SHERMAN, R.E. & FAHEY, T.J. 2004. *Forty years of tropical forest recovery from agriculture: structure and floristics of secondary and old-growth riparian forests in the Dominican Republic*. Biotropica 36:297-317.

MILES, J. 1987. *Vegetation succession: Past and present perceptions*. In: Colonization, Succession and Stability (eds.) Cray, A.J.; Crawley, M.J. & Edwards, P.J. Blackwell: Oxford, p. 1-29.

MUELLER-DOMBOIS, D. & ELLENBERG, H. 2002. *Aims and methods of vegetation ecology*. The Blackburn Press: New Jersey. 547p.

ODUM, E. P. 1969. *The strategy of ecosystem development*. Science 164:262-270.

PEÑA-CLAROS, M. & de BOO, H. 2002. *The effect of forest successional stage on seed removal of tropical rain forest tree species*. Journal Tropical Ecology 18:261-274.

PEET, R.K. 1992. *Community structure and ecosystem function*. In: Plant Succession: theory and prediction. Glein-Lewin, D.C.; Peet, R.K; Veblen, T.T. (eds). Chapman & Hall: London, UK, p. 103-151.

PICKETT, S.T.A. 1976. *Succession: an evolutionary interpretation*. American Naturalist 110:107-119.

PICKETT, S. T. A., COLLINS, S. L. & ARMESTO, J. J. 1987. *Models, mechanisms and pathways of succession*. Botanical Review 53:335-371.

REJMÁNEK, M.; SASSER, C. E.; GOSELINK, J.G. 1987. *Modeling of vegetation dynamics in the Mississippi River deltaic plain*. Vegetatio 69:133-140.

SALDARRIAGA, J.G.; WEST, D.C.; THARP, M.L. & UHL, C. 1988. *Long-term chronosequence of forest succession in the Upper Rio Negro of Colombia and Venezuela*. Journal Ecology 76:938-958.

SVENNING, J.C. 1998. *The effect of land-use on the local distribution of palm species in an Andean rain forest fragment in northwestern Ecuador*. Biodiversity and Conservation 7:1529-1537.

TANSLEY, A. G. 1935. *The use and abuse of vegetational concepts and terms*. Ecology 16: 284-307.

TILMAN, D. 1985. *The resource ratio hypothesis of succession*. American Naturalist 125:827-852.

TILMAN, D. 1988. *Plant strategies and the dynamics and structure of plant communities*. Princeton University Press, New Jersey.

UHL, C. 1987. *Factors controlling succession following slash-and-burn agriculture in Amazonian*. Journal of Ecology 75:377-407.

UHL, C.; JORDAN, C. & CLARK, K. 1981. *Early plant succession after cutting and burning in the upper rio Negro region of the Amazon basin*. Journal Ecology 69:631-649.

VAN DORP, D.; BOOT, R.; VAN DER MAAREL, E. 1985. *Vegetation succession on the dunes near Oostvoorne, the Netherlands*, since 1934, interpreted from air photographs and vegetation maps. Plant Ecology 58:123-136.

WALKER, L.R. & CHAPIN, F.S. III. 1987. *Interactions among processes controlling successional change*. Oikos 50:131-135.

WALKER, L.R., CLARKSON, B.D., SILVESTER, W. B. & CLARKSON, B.R. 2003. *Colonization dynamics and facilitative impacts of a nitrogen-fixing shrub in primary succession*. Journal of Vegetation Science 14:277-290.

WALKER, L.R., ZARIN, D.J., FETCHER, N., MYSTER, R.W. & JOHNSON, A.H. 1996. *Ecosystem development and plant succession on landslides in the Caribbean*. Biotropica 28:566-576.

WARD, L.K. & JENNINGS, R.D. 1990. *Succession of disturbed and undisturbed chalk grassland at Aston Rowant National Nature Reserve*: Dynamics of species changes. Journal Applied Ecology 27:897-912.

WHITTAKER, R.J.; BUSH, M.B. & RICHARDS, K. 1989. *Plant recolonization and vegetation succession on the Krakatau Islands*, Indonesia. Ecology Monography 59: 59-123.