

As fases iniciais da Ecologia: as contribuições de Henry Allan Gleason

Fernanda da Rocha Brando Fernandez*
Ana Maria Andrade Caldeira †

1 INTRODUÇÃO

Na passagem do século XIX para o século XX, os estudiosos continuaram interessados em caracterizar e classificar as espécies vegetais. Entretanto, começaram a explorar outros aspectos. Por exemplo, o botânico e ecólogo norte-americano Henry Chandler Cowles (1869-1939) tratou das modificações ocorridas na vegetação ao longo do tempo no artigo “The ecological relations of the vegetation on the sand dunes of lake Michigan” (As relações ecológicas da vegetação sobre as dunas de areia do lago Michigan), publicado em 1899.

Frederic Edward Clements (1874-1945) e Henry Allan Gleason (1882-1975) interessaram-se pelas comunidades ecológicas. Clements entendia a comunidade de plantas como um “superorganismo”, ou seja, um sistema integrado com numerosas propriedades. Via a sucessão ecológica como um processo altamente ordenado e previsível. Gleason, ao contrário, via as comunidades de plantas como uma reunião “ao acaso” de espécies adaptadas, que não apresentavam propriedades típicas de organismos integrados, tais como homeostase, rees-

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

† Departamento de Educação da Faculdade de Ciências da Universidade Estadual Júlio de Mesquita Filho, *Campus* Bauru. Avenida Luís Edmundo Carrijo Coube, s/n., Vargem Limpa, Bauru, SP, CEP 17033-360. E-mail: anacaldeira@fc.unesp.br

tabelecimento e desenvolvimento previsível, como alegado por Clements (Crawley, 1997, pp. 476-478).

Embora Gleason tenha deixado contribuições para a taxonomia e botânica, destacou-se por suas contribuições em termos qualitativos para a ecologia, um campo recente que começou a se configurar no início do século XX (McIntosh, 1975, p. 253).

A maioria das ideias de Gleason sobre sucessão foi desenvolvida no início de sua carreira. Ao discutir o conceito individualístico de associação de plantas, Gleason expressou suas dúvidas a respeito da utilidade de alguns termos, tais como “superorganismo” e “clímax”, utilizados por Clements. Para Gleason, a visão sobre o desenvolvimento sucessional de uma comunidade era exagerada quando comparada ao desenvolvimento de um organismo individual. Ele enfatizava a natureza individualística da espécie e do habitat. A comunidade, em qualquer área, era controlada por dois fatores: a natureza da população do entorno, determinando as espécies de imigrantes; e o ambiente, selecionando as espécies adaptadas (Gleason, 1926, pp. 17-19).

Gleason teria lançado, em sua época, um desafio aos defensores da visão organicista da comunidade e, mais do que a maioria de seus contemporâneos, teria se impressionado com a heterogeneidade e variação da vegetação tanto no espaço quanto no tempo (McIntosh 1975, p. 261).

O conceito individualístico de associação de plantas de Gleason teve pouco impacto sobre o pensamento ecológico de sua época. Até a década de 1950, as ideias de Clements eram dominantes tendo recebido uma maior atenção por parte da comunidade científica. As ideias de Gleason reapareceram na literatura ecológica somente no final da década de 1960 e início da década de 1970 (McIntosh, 1975, pp. 263-264).

A seguir apresentaremos a tradução do artigo de Gleason, publicado em 1926, intitulado “O conceito individualístico de associação de plantas”.

2 TRADUÇÃO¹: GLEASON, HENRY ALLAN. O CONCEITO INDIVIDUALÍSTICO DA ASSOCIAÇÃO DE PLANTAS

A atividade contínua de ecólogos europeus e ainda que em menor extensão, de alguns ecólogos americanos, em discutir a natureza fundamental, estrutura e classificação das associações de plantas, bem como a inabilidade aparentemente crônica dos mesmos em chegar a um acordo geral sobre estas questões, evidencia que ainda não foi dita a última palavra sobre o assunto. Certamente, a constante discordância dos ecólogos, a presteza com que falhas são encontradas por um nas propostas de outro, e a ampla gama de opiniões habilmente apresentadas pelos observadores cuidadosos, levam à suspeita de que, possivelmente, muitos deles estão de certa forma equivocados em seus conceitos, ou estão atacando o problema pelo ângulo errado.

Não se propõe aqui a citar qualquer literatura extensa e recente sobre estes assuntos gerais, uma vez que os mesmos são bem conhecidos por todos os ecólogos atuantes. Tampouco é necessário apontar contribuições particulares para uma crítica especial, nem apontar o que podem parecer erros em métodos ou conclusões. É fato, como trazido à tona tão claramente pelo Dr. W. S. Cooper em um manuscrito que ele permitiu que eu lesse e que será, sem dúvida, publicado antes deste. A tendência da espécie humana é cristalizar e classificar seu conhecimento, para organizá-lo em um escaninho², tomando emprestada a metáfora do Dr. Cooper. Como o acúmulo de conhecimento é contínuo, nós eventualmente encontramos fatos que não se encaixam adequadamente em qualquer escaninho estabelecido. Isso deveria ser de imediato o sinal de que possivelmente nosso arranjo original no escaninho foi insuficiente e deveria nos levar a um exame cuidadoso de nossos dados acumulados. Então, podemos concluir que deveríamos demolir todo o nosso sistema de arranjo e classificação e começar de novo na esperança de sermos mais bem sucedidos.

¹ GLEASON, Henry Allan. The individualistic concept of the plant association. *Bulletin of the Torrey Botanical Club*, **53** (1): 7-26, 1926.

² O termo utilizado em inglês é *pigeon-hole*.

Não é possível que o estudo da sinecologia³ tenha neste momento este tipo de problema? Como o estudo de associações de plantas progrediu de sua condição originalmente simples para seu estado presente altamente organizado e complexo, não é concebível que tenhamos tentado organizar todos os nossos fatos de acordo com ideias mais antigas, e tenhamos como resultado um emaranhado de ideias e teorias conflitantes?

Não se pode duvidar, nem por um momento, de que exista uma base sólida, sobre a qual possamos construir o nosso estudo de sinecologia, tampouco do valor da construção do estudo. É dever do botânico expressar em palavras inteligíveis os vários fenômenos da vida da planta, e há poucos fenômenos mais aparentes do que aqueles referentes às suas relações espaciais. As associações de plantas existem. Podemos caminhar sobre elas. Podemos mensurar sua extensão. Podemos descrever a sua estrutura em termos das espécies que as compõem. Podemos correlacioná-las com o seu ambiente. Podemos frequentemente descobrir sua história passada e fazer inferências sobre o seu futuro. Durante mais de um século foi possível rastrear um progresso geral nestes aspectos da sinecologia.

Foi e ainda é, o dever do ecólogo de planta fornecer descrições claras e precisas destas comunidades de planta de modo que, através delas, a natureza da vegetação do mundo possa ser compreendida. Se por um lado tal descrição enfatiza principalmente a aparência geral da associação, em uma lista de suas espécies componentes, em suas relações de sucessão mais amplas, ou em seu ambiente bruto, ou se entra em muito mais detalhes pelo uso do método de parcela, análise estatística, ou ambientometria exata, por outro, ela contribui em todos os casos para o avanço de nossa compreensão de cada associação em detalhe e da vegetação em todos os seus aspectos em geral.

É plenamente natural que tenhamos a tendência de partir de várias conclusões a que chegamos por observação direta ou experiência, bem como tentar [fazer] outras deduções mais gerais. Então, inventamos termos e métodos especiais para indicar as diferenças entre as associações e a variação da vida das plantas dentro de uma

³ A sinecologia é o estudo sobre distribuição, abundância, demografia e relações ecológicas das comunidades de seres vivos.

determinada comunidade. Tiramos conclusões próprias e tentamos estabelecer regras para os outros, no que se refere às formas e meios para definir determinadas associações, por espécies características, por estudos estatísticos, por relações ambientais, ou pela história sucessional. Tentamos classificar as associações, como exemplos individuais de vegetação dentro de grupos mais amplos, novamente baseando nossos métodos em várias características observáveis e chegando nesse sentido a vários resultados. Nós até mesmo entramos no domínio da filosofia e especulamos sobre a natureza fundamental da associação, fazemos menção a ela como a unidade básica da vegetação, chamando-a de um organismo, e comparamos diferentes áreas do mesmo tipo de vegetação a uma espécie⁴.

As numerosas conclusões em sinecologia que dependem diretamente da observação ou experimentação são, na maioria dos casos, inteiramente confiáveis. Ecólogos são treinados para serem precisos em suas observações, e é altamente improvável que alguém tenha propositalmente incorrido em erro, a fim de substanciar uma conclusão não totalmente fundamentada por fatos. Mas nossas várias teorias sobre a natureza fundamental, definição e classificação das associações se estendem muito além dos limites da experiência e da observação e representam apenas extrapolações abstratas da mente do ecólogo. Elas não se baseiam em uma lógica pura e rígida, e sofrem regularmente das excentricidades típicas e erros da razão humana. Um geneticista pode basear todo um sistema de evolução em suas observações de uma única espécie: os ecólogos são, certamente, igualmente dotados de imaginação e suas teorias são propensas a superar de longe a extensão garantida pela observação.

Vamos então, deixar de lado por um momento todas as nossas ideias pré-concebidas a respeito da definição, natureza fundamental, estrutura e classificação das associações de plantas, e examinar passo a passo alguns dos vários fatos pertinentes ao assunto que realmente conhecemos. Não será necessário ilustrá-los com referência às condições de vegetação definidas, embora em alguns casos, sejam citados meramente para esclarecer o que queremos dizer. Outras ilustrações

⁴ Neste parágrafo aparece implicitamente uma crítica à concepção de superorganismo de Clements.

ocorrerão, sem dúvida, a cada leitor a partir de sua própria experiência de campo.

Todos nós concebemos prontamente que existem áreas de vegetação havendo uma extensão mensurável, ao longo da qual existe um elevado grau de uniformidade estrutural de modo que duas porções quaisquer da mesma pareçam razoavelmente semelhantes. Tal área é uma associação de planta, porém diferentes ecólogos podem discordar sobre uma série de aspectos ligados a uma condição aparentemente tão simples. Um exame mais cuidadoso de uma dessas áreas, especialmente quando conduzido por algum método estatístico, mostrará que a uniformidade é apenas uma questão de grau, e que duas parcelas de amostragem com exatamente a mesma estrutura dificilmente podem ser descobertas. Conseqüentemente, uma área de vegetação que um ecólogo considere como uma associação única pode ser considerada por outro, como um mosaico ou uma mistura de várias, dependendo de suas diferenças individuais, em definição. Algumas dessas variações na estrutura (se tomada à visão mais ampla da associação) ou associações menores (se preferido o ponto de vista mais estreito) podem ser correlacionadas às diferenças no ambiente. Por exemplo, os líquens em um tronco de árvore usufruem de um ambiente diferente das ervas adjacentes que crescem no chão da floresta. Um tronco em decomposição caído no chão é coberto com ervas que diferem da flora do solo, em espécie ou em números relativos de indivíduos de cada espécie. Uma depressão rasa na floresta, ocupada pelas mesmas espécies de árvores, como as dos arredores, pode suportar várias espécies de ervas que gostam de ambientes úmidos, no estrato mais baixo de vegetação. Em outros casos, as variações na estrutura vegetal podem apresentar relações nulas ao ambiente, como no caso de um aglomerado denso de algumas espécies que se espalham por rizomas e dessa forma, acabam por dominar esta mesma própria e pequena área. O ponto essencial é que não existe uma uniformidade⁵ estrutural exata da vegetação, e que não temos consen-

⁵ Tem ocorrido com frequência ao autor, que grande parte da variação estrutural em uma associação desapareceria se as unidades taxonômicas, as quais possuem a mesma forma vegetal e comportamento, pudessem ser consideradas como uma unidade ecológica única. (Nota de Henry Allan Gleason)

so de opinião a respeito de até que ponto uma variação possa ser permitida no âmbito de uma determinada associação.

Em nossas tentativas de definir os limites da associação, nós temos, na verdade, duas características observáveis de fato que podem ser utilizados como base, o ambiente e a vegetação. Logicamente, os ecólogos, em sua maioria, preferem este último e desenvolveram um sistema baseado na espécie-característica. Em latitudes ao norte, e particularmente, em regiões glaciais onde a maior parte deste trabalho foi feito, há uma ampla diversidade no ambiente e um número relativamente limitado de espécies de flora. Uma associação única é, portanto, ocupada por poucas espécies, com grande número de indivíduos de cada uma e não foi difícil escolher dentre a maioria das associações um conjunto de espécies, que não são apenas razoavelmente comuns e abundantes, mas são estritamente limitadas a essa associação individual. Porém, em muitas partes dos trópicos, onde a diversidade de ambiente tem sido reduzida a um mínimo através da finalização prática da maioria dos processos fisiográficos e pelo acúmulo longo e contínuo de reações de plantas, e onde a flora é extremamente rica em espécies, tal procedimento é impraticável ou mesmo impossível. É óbvio que o método de espécies características é difícil ou impraticável quando um único hectare possa conter uma centena de espécies de árvores e nenhuma das quais possa ser encontrada em um hectare adjacente, onde cem parcelas nunca possam apresentar as mesmas espécies herbáceas duas vezes.

É também evidente que diferentes áreas do que geralmente é chamado de mesma associação, nem sempre têm precisamente o mesmo ambiente. Um bosque de *Pinus strobus* em solo formado por rochas decompostas nos estados ao leste, um segundo nas areias glaciais soltas do norte de Michigan, e um terceiro sobre as falésias de arenito ao norte de Illinois estão certamente sujeitos a diferentes condições ambientais de solo. Uma associação de grama de pradaria em Illinois e outra em Nebraska, sem dúvida, têm diferenças consideráveis na precipitação e água disponível. Um alagado com ciprestes em Indiana tem uma temperatura ambiente diferente de um na Flórida.

Dois ambientes que são idênticos no que diz respeito ao clima e fisiografia podem ser ocupados por associações completamente diferentes. É perfeitamente possível duplicar ambientes nos Andes do sul

do Chile e nas *Cascade Mountains* do Oregon. No entanto, a vida da planta é completamente diferente. Ambientes duplicados podem ser encontrados nos desertos da Austrália e do Arizona, e novamente ter um agrupamento⁶ de espécies completamente diferentes. Cumes alpinos têm essencialmente o mesmo ambiente em iguais altitudes e latitudes em todo o mundo, aparte às variações locais na rocha componente, e novamente têm diferentes floras. Parece evidente, portanto, que o ambiente não pode ser utilizado como um meio para definir associações com mais sucesso do que a vegetação.

À margem de uma associação que entra em contato com outra, existe uma linha ou cinturão de transição. Em muitos exemplos, particularmente quando há uma mudança brusca no ambiente, esta linha de transição é muito estreita e bem definida, de modo que um único passo pode ser por vezes, suficiente para levar o observador de uma para a outra. Em outros locais, especialmente onde existe uma transição muito gradual no ambiente, existe uma transição correspondentemente ampla na vegetação. Exemplos desta última condição são facilmente encontrados em qualquer região montanhosa árida. As florestas de carvalho ao sul da *Coast Range* na Califórnia, em muitos lugares descem sobre as colinas cobertas de grama por uma ampla zona de transição na qual as árvores tornam-se gradualmente mais escassas e espaçadas, até que finalmente desaparecem completamente. Em Utah, pode-se estar a milhas de distância da associação de arbustos do deserto nas elevações mais baixas através de uma mistura de arbustos e juníperos⁷ antes que os destacamentos puros de juníperos sejam alcançados nas altitudes mais elevadas. É óbvio, portanto, que nem sempre é possível definir com precisão as fronteiras geográficas de uma associação e que misturas efetivas de associações ocorrem.

Tais zonas de transição, sejam amplas ou estreitas, geralmente são habitadas por espécies das duas associações em questão, mas instâncias não carecem de situações em que um determinado número de espécies pareça colonizar a zona de transição mais livremente do que em qualquer uma das associações contíguas. Este é o caso ao longo

⁶ O termo utilizado pelo autor em 1926 é *assemblage*.

⁷ O autor se refere a várias espécies do gênero *Juniperus*, como, por exemplo, o zimbro.

do contato entre floresta e pradaria, onde ocorrem muitas espécies deste tipo, provavelmente porque suas exigências ótimas de luz são mais satisfeitas na sombra fina da borda da floresta do que em pleno sol da pradaria ou a densa sombra da floresta. Medida por uma espécie componente, tal zona de transição se ergue quase à dignidade de uma associação independente.

Espécies de plantas geralmente associadas a uma comunidade de planta em particular por um ecólogo encontram-se frequentemente dentro de muitos outros tipos de vegetação. Um único penedo, parcialmente exposto acima do solo, ao pé das Montanhas Rochosas [*Rocky Mountains*] no Colorado, na associação de grama-curta de pradaria, pode ser marcado por uma determinada planta do arbusto de montanha *Cercocarpus*. Ao norte do Michigan, plantas espalhadas do tipo *Viburnum cassinoides*, que apresentam afinidade com ambientes úmidos, ocorrem nos altos adensamentos xerofíticos de bétula e álamo. Todo ecólogo tem visto essas associações fragmentadas, ou exemplos de distribuição esporádica, mas elas são geralmente tomadas por exceções negligenciáveis em relação a uma regra geral.

Há sempre variações na estrutura vegetacional dentro de cada associação de plantas de ano para ano. Isto é uma característica exclusiva de meras variações periódicas de estação para estação, ou aspectos, causados pela periodicidade das espécies componentes. Diferenças sutis em temperatura ou precipitação ou outros fatores ambientais podem levar determinadas espécies a aumentar ou diminuir conspicuamente em número de indivíduos; ou, em outras espécies, a variar em vigor e exuberância. Coville descreve, nesta conexão, a diferença notável no tamanho de um *Amaranthus* no Vale da Morte [*Death Valley*], o qual apresentava três metros de altura em um ano de precipitações abundantes e [...] apenas um decímetro de altura no ano seguinte de estiagem.

A duração de uma associação é em geral limitada. Cedo ou tarde, cada comunidade de planta cede lugar a um tipo diferente de vegetação, constituindo o fenômeno conhecido como sucessão. A existência de uma associação pode ser curta ou longa, assim como a sua extensão superficial pode ser grande ou pequena. E assim como, de modo regular, é difícil e às vezes impossível localizar satisfatoriamente os limites de uma associação no espaço, também é frequentemente

impossível distinguir com precisão o início ou o fim de uma associação no tempo. É somente no centro da associação, tanto geográfica quanto histórica, que seu caráter distintivo é facilmente reconhecível. Felizmente para a ecologia, normalmente ocorre que as associações de longa duração também são amplas em extensão. Mas há outras, na maioria das vezes, após incêndios ou outros distúrbios incomuns da vegetação original, cuja existência é tão limitada, cujo desaparecimento está tão próximo à sua origem, que raramente parecem chegar, em qualquer momento, a uma condição de equilíbrio estável, o que dificulta seu tratamento em qualquer estudo ecológico. As comunidades de vida curta, de certa forma, apresentam a mesma relação para distribuição no tempo que as associações fragmentárias para a distribuição no espaço. Não estivesse nossa terminologia ecológica quase saturada, talvez elas pudessem ser chamadas de associações efêmeras.

Uma comunidade é frequentemente tão heterogênea que isso pode induzir os observadores a ideias conflitantes no que se refere à sua identidade associativa; seus limites podem ser tão pobremente demarcados a ponto de impedir sua localização precisa; sua origem e desaparecimento podem ser tão graduais que os limites de tempo não possam ser determinados; pequenos fragmentos de associações com apenas uma pequena proporção de seus componentes normais de espécies são frequentemente observados; a duração de uma comunidade pode ser tão curta a ponto de sua estrutura não chegar a apresentar um período de equilíbrio.

Muito já foi dito sobre a repetição de associações ao longo de uma área considerável em diferentes regiões. Este fenômeno é, de fato, surpreendente e dele dependem as nossas inúmeras tentativas de classificar as associações em grupos maiores. Em uma região com muitos lagos glaciais, como em algumas partes de nossos estados do nordeste, encontramos lago após lago, aparentemente cercados pelas mesmas comunidades, cada uma delas com essencialmente o mesmo arranjo de espécies com aproximadamente as mesmas proporções numéricas. Se um ecólogo tivesse atravessado o Illinois de leste a oeste antes da civilização da civilização, ele teria encontrado cada riacho com os mesmos tipos de floresta às suas margens, várias espécies de carvalhos e nogueiras no planalto, e freixo, bordo e sicômoros no solo aluvial mais próximo da água. Mas mesmo essa ideia, se leva-

da mais a diante, estaria longe de ser universal. Se o nosso estudo de lagos glaciares for ampliado, estendendo-se do *Maine* passando pelos Grandes Lagos em direção ao extremo oeste rumo a Saskatchewan, uma diversidade geográfica muito gradual, mas aparente, de modo que os membros da série mais ao leste ou mais ao oeste, ainda que contenham algumas espécies em comum, são tão diferentes floristicamente que seriam dificilmente relacionados como membros da mesma associação. Se examinarmos as florestas de planície aluvial do rio Mississipi no sudeste do Minnesota, aquela de uma milha parece ser exatamente como a da próxima. À medida que o observador continua seus estudos rio abaixo, outras espécies aparecem mais gradualmente tal como muitas das espécies originais desaparecem muito gradualmente. Em distância curta em geral, estas diferenças são tão diminutas que chegam a ser desprezíveis, mas elas são cumulativas e resultam em uma mudança quase completa na flora após várias centenas de milhas.

Nenhum ecólogo relacionaria as florestas aluviais do alto e baixo Mississipi às mesmas associações, mas não há lugar ao longo de toda a sua amplitude onde se possa logicamente demarcar o limite entre elas. Uma associação se funde gradualmente com outra sem qualquer zona de transição aparente. Também não é necessário estender nossas observações sobre uma área tão ampla para descobrir esta variação espacial na estrutura ecológica. Acredito que ninguém jamais duvidou de que a floresta de *beech*⁸-*maple*⁹ do norte do Michigan constitua um determinado tipo de associação. No entanto, cada área isolada dessa associação exibe peculiaridades florísticas facilmente detectáveis, e mesmo milhas quadradas adjacentes de uma única área diferem notavelmente entre si, não em características mais amplas, com certeza, mas nos detalhes da composição florística que uma análise estatística simples exibe. Em outras palavras, a variação local na estrutura de qualquer associação se mescla gradualmente em uma variação geográfica mais ampla da associação-tipo.

Essa diversidade no espaço é comumente ignorada pelos ecólogos que, que na maior parte das vezes devido à necessidade limitam seu

⁸ *Fagus grandifolia*, comumente conhecida por *American beech*.

⁹ *Acer saccharum*, mais conhecida por *Sugar maple*.

trabalho a uma área relativamente pequena, que não é suficientemente extensa para mostrar que as pequenas diferenças florísticas observadas entre as associações podem ser de muita importância, ou que esta grande variação geográfica está realmente em andamento. No entanto, torna-se difícil a definição exata de qualquer associação-tipo. Com exceção das desenvolvidas em uma localidade restrita, torna-se quase impossível selecionar para estudo um exemplo típico ou médio de um tipo, e, em geral, tornando complexa qualquer tentativa de classificar as associações de plantas.

O que temos agora como base para consideração em nossas tentativas de definir e classificar as associações? Em estados do nordeste, podemos encontrar muitas comunidades precisamente marcadas, capazes de localização bastante exata em um mapa. Mas, nem todas daquela região podem, portanto, ser divididas em associações, e há outras regiões onde as associações, se é que existem, no sentido comum da palavra, são tão vagamente definidas que não se sabe onde seus limites repousam podendo-se apenas localizar limites geográficos arbitrários. Sabemos que as associações variam internamente de ano para ano, de modo que qualquer definição que possamos fazer de uma comunidade particular, com base na análise mais cuidadosa da vegetação, pode estar errada no próximo ano. Sabemos que a origem e o desaparecimento de algumas são rápidos, de outras são lentos, mas nem sempre sabemos se um determinado tipo de vegetação é realmente uma associação em si mesmo ou representa meramente o lento estágio de transição entre outras duas. Nós sabemos que não há duas áreas, que supostamente representem o mesmo tipo de associação, sendo exatamente as mesmas, mas não sabemos qual dessas áreas [devemos] aceitar como sendo típica e qual assumir como a que mostra os efeitos da variação geográfica. Encontramos associações fragmentárias e normalmente não temos qualquer base sólida para decidir se elas são meras invasoras acidentais ou estágios embrionários de uma associação em desenvolvimento, que pode se tornar típica em um intervalo de anos. Encontramos variação de ambiente na associação, associações similares ocupando diferentes ambientes e diferentes associações no mesmo ambiente. Não é de admirar que haja conflito e confusão na definição e classificação de comunidades

de planta. Certamente a nossa crença na integridade da associação e na santidade do conceito de associação deve ser severamente abalada.

Não estamos embasados para chegar à conclusão geral, longe da opinião dominante, que a associação não é um organismo, dificilmente mesmo uma unidade de vegetação, mas meramente uma *coincidência*.

Esta questão foi levantada sobre o que poderia muito bem ser chamado de evidência negativa. Já foi mostrado que a variabilidade extraordinária das áreas denominadas associações interfere seriamente na descrição, delimitação e classificação das mesmas. É possível encontrarmos alguma evidência mais positiva para fundamentar a mesma ideia? Para fazê-lo, devemos voltar ao conceito individualístico do desenvolvimento de comunidades de planta, como sugeri em um artigo anterior¹⁰.

Como base para a apresentação do conceito individualístico da associação de plantas, o leitor pode assumir, para ilustração, qualquer planta de seu conhecimento, crescendo em qualquer tipo de ambiente ou local. Durante sua vida ela produz uma ou mais culturas de sementes, seja sozinha ou com a assistência de outra planta na polinização. Estas sementes são dotadas de alguns meios de migração, através dos quais, por fim, acabam por repousar no chão a uma distância em relação à planta mãe. Algumas sementes são pobremente equipadas para a migração e normalmente viajam, mas, a uma curta distância; outras são mais adaptadas e podem cobrir uma longa distância antes de aterrissar. Todas as espécies de plantas ocasionalmente se beneficiam de meios acidentais de dispersão, pelos quais atravessam distâncias muito além de suas jornadas médias. Às vezes, essas viagens mais longas podem ser de tal natureza que a semente se tornou incapaz de germinação, como na dispersão por correntes de água salgada, mas em muitos casos elas vão permanecer viáveis. A maioria das sementes alcança seu último ponto de parada não muito longe da planta que a originou, falando comparativamente, e apenas números progressivamente menores delas estão distribuídos ao longo de um círculo mais amplo. O número real de sementes produzido é geralmente grande, ou um pequeno número pode ser compensado por culturas repetidas

¹⁰ Provavelmente se trata do artigo publicado por Gleason em 1917.

em sucessivos anos. Os métodos de dispersão de fato já são bem conhecidos para exigir atenção neste momento.

Para o crescimento destas sementes é necessário um determinado ambiente. Elas irão germinar entre dobras de papel se houver condições adequadas de luz, umidade, oxigênio e calor. Elas irão germinar no solo se encontrarem um ambiente favorável, independentemente de sua localização geográfica ou da natureza da vegetação circundante. Aqui encontramos o cerne da questão. O indivíduo planta não mostra nenhuma resposta fisiológica à localização geográfica ou à vegetação circundante propriamente dita, mas está limitado a um complexo particular de condições ambientais, o que pode ser relacionado com a localização, ou controlado, modificado ou suprido pela vegetação. Se uma semente viável migra para um ambiente adequado, ela germina. Se o ambiente continua favorável, as plantas jovens chegarão à maturidade, terão sementes no seu devido momento, e mais adiante servirão como centros de distribuição para as espécies. As sementes que caem em ambientes desfavoráveis não germinam, acabam por perder a sua viabilidade e para elas, a história acaba.

Como resultado da constante migração de sementes, cada associação de plantas recebe regularmente sementes de várias espécies extra-limite, assim como sementes da própria população normal da planta. Esta última será majoritária, uma vez que a grande parte das sementes cai perto da planta-mãe. As sementes das espécies extra-limite serão mais numerosas perto da margem da associação, onde elas têm a vantagem de proximidade com as plantas-mãe. Quantidades menores de espécies serão espalhadas por toda a associação; o número real dependendo da distância a ser percorrida e as espécies representadas dependendo dos seus meios de migração, incluindo os vários acidentes de dispersão. Esta tese não precisa de argumento em seu apoio. A universalidade prática de dispersão de sementes é conhecida por todo botânico como uma questão de experiência comum.

[...]

Com o prosseguimento a continuação desta dispersão de sementes ao longo de um período, cada associação de plantas tende a conter todas as espécies dos arredores que podem crescer no ambiente disponível. Uma vez que a espécie está estabelecida, até mesmo por uma única planta portadora de sementes, a sua propagação subsequente

através da associação é acelerada, uma vez que a mesma não depende mais de uma migração longa ou acidental, e esta propagação é continuada até que as espécies sejam finalmente distribuídas ao longo da área da associação. Em geral, pode-se considerar que, sendo outras coisas iguais, as espécies de grande extensão através de uma associação são aquelas de introdução precoce que tiveram tempo suficiente para completar a sua propagação, enquanto aquelas de distribuição localizada ou esporádica são as recém-chegadas, que ainda não se tornaram totalmente estabelecidas.

Este ponto de vista individualístico, portanto, fornece uma explicação para várias dificuldades que enfrentamos em nossas tentativas de diagnosticar ou classificar associações. A heterogeneidade na estrutura de uma associação pode ser explicada pelos acidentes de dispersão de sementes e pela falta de tempo para seu completo estabelecimento. Diferenças menores entre associações vizinhas do mesmo tipo geral podem ocorrer devido às irregularidades na imigração e variações menos significativas no ambiente. A variação geográfica na florística de uma associação depende não somente da variação geográfica do ambiente, mas também das diferenças nas floras circundantes, que suprem as imigrantes dentro da associação. Dois ambientes amplamente distantes, mas essencialmente similares têm diferentes associações de plantas devido às diferentes populações de planta da qual as imigrantes possam se originar.

Mas deve se notar que a consideração dessas condições impossibilita o reconhecimento de qualquer exemplo de associação como sendo o normal ou típico. Cada associação do mesmo tipo geral se originou e teve sua estrutura determinada pelas mesmas causas; cada uma delas é independente da outra, a não ser que tenha derivado imigrantes a partir da outra; cada uma é plenamente digna de ser reconhecida como uma associação e não há uma razão maior para reconhecer que uma não seja tão típica quanto a outra. Nem tampouco nos fora dado qualquer método para a classificação das associações em quaisquer grupos mais amplos.

[...]

Uma associação de plantas, portanto, utilizando o termo em seu sentido ordinário, representa o resultado de uma triagem ambiental de uma população, mas há outras comunidades que já existiram por

um período tão curto de tempo que uma população razoavelmente grande ainda não foi disponibilizada para triagem.

Vamos considerar a seguinte relação de migração e seleção ambiental à sucessão. Entendemos que todos os habitats são marcados por flutuação ambiental contínua, acompanhada ou seguida de uma flutuação de vegetação resultante, mas, no uso comum do termo, isto é dificilmente lembrado como um exemplo de sucessão. Mas se a mudança ambiental procede de forma constante e progressiva em uma direção, a vegetação finalmente mostra uma mudança permanente. Espécies antigas encontram uma dificuldade crescente ou impossibilidade para se reproduzirem, ao passo que o ambiente alcança, e finalmente exaure suas necessidades fisiológicas. Algumas das [espécies] migrantes chegam ao estabelecimento progressivo mais facilmente enquanto que o ambiente exaure o limite e chega a otimização de suas necessidade. Estes são representados por mais e mais indivíduos, até que, finalmente, tornam-se o elemento mais conspícuo da associação, e nós dizemos que o segundo estágio de uma série sucessional foi atingido.

Por vezes tem sido assumido que os vários estágios em uma série sucessional seguem uns aos outros em uma seqüência regular e fixa, mas este não é frequentemente o caso. A próxima vegetação dependerá inteiramente da natureza da imigração que ocorre no período em particular quando a alteração ambiental atinge a fase crítica.

É obviamente fato que a vegetação adjacente, devido à sua proximidade, tem a melhor oportunidade de migração, e é igualmente verdade que, em muitos casos, a tendência é um ambiente durante o seu processo de mudança, aproximar-se das condições de áreas adjacentes. Tal mudança ambiental se torna efetiva à margem de uma associação, e temos como resultado o aparente avanço de uma associação sobre outra, por isso sua distribuição presente no espaço retrata sua sucessão ao longo do tempo. A conspicuosidade desse fenômeno provavelmente foi a causa da ênfase excessiva depositada na ideia de séries sucessionais. Mas mesmo aqui a natureza individualística da sucessão é recorrentemente aparente. Comumente o avanço da porção da vegetação de borda difere daquele da porção da associação que se estabeleceu mais antigamente na proporção numérica de indivíduos das espécies que a compõe devido à triagem de imigrantes pelo

ambiente que ainda não atingiu sua otimização. Quando a taxa de sucessão é muito rápida, as espécies pioneiras são frequentemente limitadas àquelas que têm uma mobilidade maior.

Ocorre também que a mudança no ambiente pode se tornar efetiva ao longo de toda a área da associação simultaneamente, ou pode começar em algum lugar próximo ao centro. Em tais casos, as pioneiras da associação sucedente são dependentes de sua alta mobilidade ou dispersão acidental, assim como da seleção feita pelo ambiente.

É sabido que a duração dos diferentes estágios em sucessão varia consideravelmente. Alguns são suplantados em um tempo muito curto, outros persistem por períodos longos ou até mesmo indefinidos. Isto novamente introduz dificuldades em qualquer esquema de definição e classificação de associações.

[...]

A única conclusão que podemos tirar a partir do que foi dito anteriormente é que a vegetação de uma área é meramente o resultado de dois fatores, imigração flutuante e fortuita de plantas e um ambiente igualmente flutuante e variável. Como resultado, não há nenhuma razão inerente para que quaisquer duas áreas da superfície da Terra deva comportar precisamente a mesma vegetação, nem qualquer razão para aderir às nossas velhas ideias em caráter definitivo e de distinção de associações de plantas. De fato, não existem duas áreas da superfície da Terra que apresentem precisamente a mesma vegetação, exceto por uma questão acidental, e tal evento pode não acontecer em outro ano por uma continuação da mesma migração variável e ambiente flutuante que o produziu. Novamente, a experiência tem mostrado que é impossível para ecólogos concordarem com o escopo da associação de plantas ou sobre o método de classificação de comunidades de planta. Além disso, parece que a vegetação de uma região não é capaz de segregação completa em comunidades definidas, mas que existe um desenvolvimento considerável de misturas de vegetação.

Por que então deveria haver qualquer representação que seja dessas áreas características de vegetação relativamente similar, áreas estas que são geralmente reconhecidas por ecólogos de planta pelo nome de associações, cuja existência é indiscutível, assim como mostrado

em nossos estudos de campo em muitas partes do mundo e que cuja repetição frequente em áreas similares da mesma região geral tenha nos levado a tentar fazer sua classificação em grupos vegetacional de hierarquia superior.

Já foi mostrado que a vegetação é resultante da migração e seleção ambiental. Em qualquer região [...] há uma ampla flora que fornece sementes migratórias para todas as suas partes. Cada ambiente tem assim, em geral, material similar de espécies para o processo de triagem. Ambientes são determinados principalmente pelo clima e solo e são alterados por mudanças climáticas, processos fisiográficos e reação da população de planta. Essencialmente os mesmos ambientes se repetem na mesma região, sua ação seletiva sobre as plantas imigrantes leva a uma flora essencialmente similar em cada uma e uma flora similar produz reações similares. Essas condições produzem o muito bem conhecido fenômeno de associações de plantas de extensão reconhecível e sua repetição com grande fidelidade em muitas áreas da mesma região, mas também produzem a vegetação variável de nossas dunas de areia e pequenas piscinas, as associações fragmentárias de áreas de pequena dimensão e as amplas zonas de transição onde diferentes tipos de vegetação são misturados. As mudanças climáticas são sempre lentas, os processos fisiográficos frequentemente atingem estágios onde a mudança posterior é consideravelmente retardada e os efeitos acumulados da reação de planta recorrentemente atingem uma condição além da qual elas têm relativamente pouco efeito sobre a vida da planta. Tudo isso conspira para dar a determinadas áreas um ambiente comparativamente uniforme por um período considerável de tempo, durante o qual a migração continuada de plantas leva a um nivelamento das diferenças de vegetação original e ao estabelecimento de uma estrutura de vegetação relativamente uniforme e estática. Mas outros processos fisiográficos são rápidos e desenvolvem brevemente um ambiente totalmente diferente, e algumas reações de plantas são rápidas em sua operação e profundas em seus efeitos. Estes levam à curta duração de algumas comunidades de planta, ao desenvolvimento através da inibição de migração completa através da ausência de tempo suficiente, de associações de poucas espécies e de espécies diferentes no mesmo ambiente e

também a misturas de vegetação que parecem confundir todas as tentativas de resolvê-las dentro de associações distintas.

No conceito usual, a associação de plantas é uma área de vegetação onde a extensão espacial, a estrutura descritível e a distinção de outras áreas são características essenciais. Estendendo-se este conceito, [a associação de plantas] tem sido considerada como uma unidade de vegetação, significando ou implicando que a vegetação em geral é composta de uma multiplicidade de tais unidades, como uma representação individual de um grupo geral, comportando uma similaridade geral para com a relação de um indivíduo para uma espécie, ou mesmo como um organismo, o que é meramente uma forma mais marcante de expressar a sua natureza de unidade e uniformidade da estrutura. Em todos os casos, a extensão espacial é uma parte indispensável da definição. Sob o conceito individualístico, a ideia fundamental não é nem medida, caráter de unidade, permanência, nem o caráter definitivo da estrutura. Isso é tão somente a expressão visível, através da justaposição de indivíduos, das mesmas ou diferentes espécies e também, com ou sem influência mútua, do resultado das causas em continua operação. Estas causas primárias, migração e seleção ambiental, operam de forma independente em cada área, não importa quão pequena, e não tem relação com o processo em qualquer outra área. Nem tampouco estão relacionadas com a vegetação de qualquer outra área, exceto se esta última possa servir como uma fonte de migrantes ou controlar o ambiente do primeiro. O efeito destas causas primárias não é, portanto produzir grandes áreas de vegetação semelhante, mas determinar a vida da planta em cada área mínima. A recorrência de uma justaposição semelhante em tratos de extensão mensurável produzindo uma associação, no uso ordinário do termo, deve-se a uma semelhança nas causas contribuintes ao longo de toda a área envolvida.

Onde uma ou ambas as causas primárias mudam abruptamente, nitidamente começa o ocorrer áreas delimitadas de vegetação. Uma vez que tal condição é de ocorrência comum, o caráter distintivo de associações em muitas regiões é óbvio, e levou, em primeiro

momento, ao reconhecimento das comunidades e, posteriormente, à sua aceitação comum como unidades vegetacionais. Onde a variação das causas é gradual, caráter distintivo aparente de associações é perdido.

A continuidade no tempo destas causas primárias inalteradas produz a estabilidade associacional, e a alteração de um ou de ambos leva à sucessão. Se a natureza e a sequência dessas mudanças forem idênticas para todas as associações de um tipo geral (embora elas não precisem ser síncronas), sucessões semelhantes começam a acontecer, produzindo séries sucessionais.

Concluindo, pode-se dizer que cada espécie de planta é uma lei em si mesma, cuja distribuição no espaço depende de suas peculiaridades individuais de migração e requisitos ambientais. Seus disseminulos migram para qualquer lugar e crescem onde quer que encontrem condições favoráveis. A espécie desaparece de áreas onde é incapaz de resistir ao ambiente. Ela cresce em companhia de qualquer outra espécie com exigências ambientais semelhantes, não obstante suas filiações associativas normais. O comportamento da planta não oferece, em si mesmo, nenhuma razão para a segregação de comunidades definidas. As associações de plantas, a ilustração mais conspícua da relação espacial de plantas, dependem apenas da coincidência de seleção ambiental e migração ao longo de uma área de extensão reconhecível e geralmente por um período considerável de tempo. Uma definição rígida do escopo ou extensão da associação é impossível e uma classificação lógica de associações em grupos maiores ou em série sucessionais ainda não foi obtida.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- COWLES, Henry Chandler. The ecological relations of the vegetation on the sand dunes of lake Michigan. *Botanical Gazette*, **27** (5): 361-391, 1899.
- CRAWLEY, Michael J. *Plant ecology*. 2nd. ed. Oxford: Blackwell Science Ltd, 1997.

GLEASON, Henry Allan. The individualistic concept of the plant association. *Bulletin of the Torrey Botanical Club*, **53** (1): 7-26, 1926.

MCINTOSH, Robert P. H. A. Gleason “Individualistic Ecologist” 1882-1975: His contributions to ecological theory. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* **102** (5): 253-273, 1975. Versão online disponível em: <<http://www.jstor.org/stable/2484142>>. Acesso em: 24 janeiro 2013.

Data de submissão: 11/10/2013

Aprovado para publicação: 24/11/2013