

## As contribuições do americano Henry Allan Gleason (1882-1975) para a Ecologia no início do século XX

Marcos Madeira Piqueras  
Fernanda da Rocha Brando

### Resumo

O objetivo deste trabalho é discutir as ideias apresentadas por Henry Allan Gleason (1882-1975) em seu artigo de 1917, intitulado "The structure and development of the plant association" (A estrutura e desenvolvimento da associação de plantas), publicado no periódico *Bulletin of the Torrey Botanical Club*. No final do século XIX e nas primeiras décadas do século XX, período no qual a Ecologia foi se constituindo como ciência, muitas ideias sobre a dinâmica da vegetação foram discutidas. Neste sentido, o contexto da época foi considerado a fim de averiguar as concepções que eram aceitas sobre o assunto. Gleason discordou sobre alguns pontos existentes no livro *Plant Succession*, do ecólogo americano Frederic Edward Clements (1874-1945), publicado em 1916, tais como: sua visão de que a unidade de vegetação seria um organismo, expressa primeiramente em 1905 no livro *Research methods in Ecology*; a inclusão não somente do clímax, mas também a proposta de toda a série sucessional culminar no clímax; a introdução de vários novos termos em uma terminologia já sobrecarregada; o desenvolvimento de um esquema analítico próprio em que várias exceções eram excluídas pela definição. Gleason divergia principalmente sobre os conceitos de clímax e sucessão das associações de plantas propostos por Clements. Ele sugeriu o conceito individualístico da ecologia em oposição ao conceito de organismo complexo, difundido por Clements e amplamente aceito na época.

**Palavras-chave:** História da Ecologia; Conceito Individualístico; Henry Allan Gleason (1882-1975).

### Abstract

The objective of this paper is to discuss the ideas presented by Henry Allan Gleason (1882-1975) in his article in 1917, entitled "The structure and development of the plant association", published in journal *Bulletin of the Torrey Botanical Club*. In the late nineteenth century and the first decades of the twentieth century, during which the Ecology was constituted as a science, many ideas on vegetation dynamics were discussed. Thereby, the context of the time was considered in order to ascertain the views that were accepted on the subject. Gleason disagreed on some existing points in the book *Plant Succession*, the American ecologist Frederic Edward Clements (1874-1945), published in 1916, such as his view that the vegetation unit would be an organism, first expressed in 1905 in the book *Research methods in Ecology*; including not only the climax but also the proposal of all successional series culminate in the climax; the introduction of various new terms in an already overloaded terminology; the development of a proper analytical scheme, in which several exceptions were excluded by definition. Gleason differed mainly about the concepts of the climax and succession of plant associations proposed by Clements. He suggested the individualistic concept of ecology as opposed to the concept of complex organism spread by Clements and widely accepted at the time.

**Keywords:** History of Ecology; Individualistic Concept; Henry Allan Gleason (1882-1975).

### INTRODUÇÃO

A Ecologia é uma ciência que pode ser considerada historicamente recente; tanto sua constituição em termos conceituais como seu processo de formação são bastante complexos. Tem como objeto de estudo as relações de organismos como populações e comunidades com o meio ambiente. Levou cerca de um século para se institucionalizar, ou seja, elaborar metodologias próprias, criar sociedades científicas, possuir suas próprias publicações e verbas. Embora possamos encontrar precedentes anteriormente, ela se estabeleceu e se institucionalizou durante o século XX. Ela não é

somente uma ciência preditiva e existe uma dificuldade em determinar quais são suas fontes e fronteiras.<sup>1</sup> Desse modo, o caminho percorrido para se chegar à conceituação de Ecologia como “o estudo das relações mútuas que os seres vivos estabelecem entre si e com o seu ambiente externo, com base nas interações que ocorrem no mundo natural” foi longo e envolveu muitas contribuições.<sup>2</sup>

Em livros textos de Ecologia, adotados atualmente no ensino superior brasileiro, alguns objetos de estudo, tratados por esta área do conhecimento, são reconhecidos. Por exemplo, Michael Begon e colaboradores introduzem o livro *Ecologia: de indivíduos a ecossistemas* explicando que a Ecologia apresenta três níveis de interesse: organismo individual; população, formada por indivíduos da mesma espécie; e comunidade que, nesta parte introdutória, é definida brevemente como um número maior ou menor de populações.<sup>3</sup> Para os autores, quando o enfoque está voltado para o organismo, a Ecologia ocupa-se do modo como os indivíduos afetam e são afetados pelo seu ambiente. Tratando-se do nível de população, os estudos da Ecologia estão voltados para a presença ou ausência de determinadas espécies, da sua abundância ou raridade e das tendências e flutuações em seus números. Sobre a Ecologia de Comunidades, os autores relatam que a mesma trata da composição e organização de comunidades ecológicas. Evidenciam ainda que, além desses estudos, os ecólogos estudam as rotas seguidas pela energia e pela matéria à medida que estas se movem através dos organismos vivos e não vivos, enfoque reconhecido como ecossistema, mais especificamente compreendido como a comunidade e o seu ambiente físico. Para os autores, as interações entre os organismos bem como a transformação e o fluxo de energia e matéria podem ser entendidos de uma maneira geral como “interações”.<sup>4</sup>

Este artigo aborda nossos estudos em comunidades ecológicas, mais especificamente na dinâmica de comunidades vegetais.

A Ecologia de Comunidades, retratada por Thomas M. Lewinsohn como “uma das divisões formais mais amplamente reconhecidas da ciência ecológica”, é considerada, pelo mesmo autor, como uma área que “padece de um surpreendente nível de incerteza”<sup>5</sup>. Em seu texto intitulado “Em busca do

---

<sup>1</sup> Robert P. McIntosh, *The Background of Ecology: Concept and Theory* (Cambridge: Cambridge University Press, 1985), 1-2.

<sup>2</sup> Fernanda da R. Brando, Osmar Cavassan, & Ana M. de A. Caldeira, “Ensino de Ecologia: Dificuldades Conceituais e Metodológicas em Alunos de Iniciação Científica,” in *Ensino de Ciências e Matemática II: Temas sobre a Formação de Conceitos*, vol. 2, org. Ana M. de A. Caldeira, 13-31 (São Paulo: Cultura Acadêmica, 2009).

<sup>3</sup> Michael Begon, John L. Harper, & Colin Townsend, *Ecologia: De Indivíduos a Ecossistemas*, 4ª ed. (Porto Alegre: Artmed, 2007).

<sup>4</sup> Ibid.

<sup>5</sup> Thomas M. Lewinsohn, “Em Busca do Mons Venneris: É Possível Unificar as Ecologias de Comunidades?” in *Ecologia Teórica: Desafios para o Aperfeiçoamento da Ecologia no Brasil*, org. A. S. Coelho, R. D. Loyola, & M. B. G. Souza, 105-122 (Belo Horizonte: O Lutador, 2004), 105.

Mons Venneris: é possível unificar as ecologias de comunidades?”, Lewinsohn discute os diferentes objetos de estudo designados pelo nome de comunidade.<sup>6</sup>

Maria Teresa Rocha Pité e Teresa Avelar expõem, de maneira mais geral, que a comunidade é o nível de estudo da Ecologia que coloca e tenta responder questões como:

Quantas espécies podem coexistir em equilíbrio? Qual a dinâmica espacial e temporal das espécies que a compõem? Qual o papel dos diferentes fatores (bióticos e abióticos, previsíveis e aleatórios) e da própria heterogeneidade dos meios na estruturação e regulação das suas diferentes espécies? Como é que os vários níveis tróficos estão organizados entre si? <sup>7</sup>

Esses questionamentos apresentados pelas autoras Pité e Avelar, assim como as diferentes abordagens de estudos na Ecologia de Comunidades apresentados por Lewinsohn, são de extrema importância para uma compreensão mais detalhada desta área da Ecologia, o que não é o nosso foco.

Antes disso, há questionamentos que se colocam em relação aos limites de qualquer comunidade e correspondem às visões de alguns autores que, no início do século XX e nos tempos atuais, ainda são alvos de controvérsias no cenário da Ecologia de Comunidades.

De um lado, encontramos “a visão de que a comunidade é um superorganismo, cujo funcionamento e organização podem ser apreciados somente quando é considerada como entidade completa”. Assim, só podemos compreender cada espécie considerando suas contribuições à dinâmica de todo o sistema. Segundo Ricklefs, nesta concepção:

As relações ecológicas e evolutivas entre as espécies intensificam as propriedades da comunidade, tal como a estabilidade do fluxo de energia e a reciclagem de nutrientes, tornando uma comunidade muito mais do que a soma de suas partes.<sup>8</sup>

Sob o ponto de vista do outro extremo, há o entendimento de que:

A estrutura e o funcionamento comunitário simplesmente expressam interações de espécies individuais que formam associações locais, e não refletem qualquer organização, propósito ou coisa semelhante acima do nível das espécies.<sup>9</sup>

---

<sup>6</sup> Ibid.

<sup>7</sup> Maria T. R. Pité & Teresa Avelar, *Ecologia das Populações e das Comunidades: Uma Abordagem Evolutiva do Estudo da Biodiversidade* (Lisboa: Fundação Calouste Gulbenkian, 1996), 170.

<sup>8</sup> Robert E. Ricklefs, *A Economia da Natureza*, 5ª ed. (Rio de Janeiro: Guanabara Koogan, 2003), 369.

<sup>9</sup> Ibid.

De acordo com esta visão, cada população dentro de uma comunidade está voltada para sua sobrevivência, influenciada pela seleção natural que tende a maximizar o resultado reprodutivo de cada indivíduo. Os esforços predatórios entre os indivíduos que formam a comunidade apresentam como resultado o fluxo de energia e nutrientes presentes no ecossistema.

Historicamente, a Ecologia é considerada uma ciência recente e as diferentes perspectivas teóricas e práticas que fazem parte de seu escopo ainda precisam ser mais bem discutidas, considerando-se as implicações ao ensino.

Neste artigo, apresentamos um estudo concernente à História da Ecologia, enfatizando os caminhos de consolidação da Ecologia na América, mais especificamente nos Estados Unidos, durante o fim do século XIX e início do XX. São discutidas algumas contribuições de Henry Allan Gleason (1882-1975), mostrando as diferentes ideias e alguns contrapontos existentes entre suas concepções com as de seu contemporâneo Frederic Edward Clements (1874-1945). Por meio da análise do artigo de Gleason<sup>10</sup>, intitulado “The structure and development of the plant association” (A estrutura e desenvolvimento da associação de plantas), publicado no periódico *Bulletin of the Torrey Botanical Club*, procuramos elucidar suas principais ideias sobre alguns conceitos ecológicos, tais como sucessão ecológica e clímax, que divergiam do ponto de vista amplamente difundido na época, como proposto por Clements. Com um tratamento contextualizado deste objeto de estudo, buscamos apresentar algumas ideias sobre Ecologia que foram propostas por Cowles<sup>11</sup> e Clements<sup>12</sup>.

#### ECOLOGIA: UMA BREVE CONTEXTUALIZAÇÃO HISTÓRICA

Até o fim do século XVIII, os estudos biológicos e de dinâmismos ambientais, envolvendo seres vivos em experimentações, observações e descrições, podiam ser agrupados, de uma forma mais geral, com a designação de História Natural.

Em termos históricos, a ciência ecológica pode ser considerada um legado da História Natural que se iniciou na Grécia antiga com o filósofo Theophrastus de Eresus (371-287 a.C.), estudante de Aristóteles (384-322 a.C.), que deu continuidade à maioria dos estudos sobre flora.<sup>13</sup> Theophrastus desenvolveu trabalhos sobre as inter-relações entre as plantas e o ambiente. Esses estudos

---

<sup>10</sup> Henry A. Gleason, “The structure and development of plant association,” *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 44, nº 10 (1917): 463-481.

<sup>11</sup> Henry C. Cowles, “The Ecological Relations of the Vegetation on the Sand Dunes of Lake Michigan,” *Botanical Gazette* 27, nº 2 (1899): 95-117; e Cowles, “The Physiographic Ecology of Chicago and Vicinity; A Study of the Origin, Development, and Classification of Plant Societies,” *Botanical Gazette* 31, nº 2 (1901): 73-108.

<sup>12</sup> Frederic E. Clements, *Research Methods in Ecology* (Lincoln, NE: University Publishing Company, 1905); e Clements, *Plant Succession: an Analysis of the Development of Vegetation* (Washington: Carnegie Institution of Washington, 1916).

<sup>13</sup> David R. Keller & Frank Golley, *The Philosophy of Ecology: From Science to Synthesis* (Atlanta: University of Georgia Press, 2000), 6-7.

continuaram entre autores romanos, como por exemplo, Plínio, o Velho (23-79 d.C.). Além destes autores, o suíço Carl von Linné (1707-1778) e os franceses Georges Louis Leclerc, conde de Buffon (1707-1788) e Jean-Baptiste Lamarck (1744-1829) também desenvolveram seus trabalhos sobre adaptações dos organismos. Thomas Malthus (1766-1834) propôs uma discussão sobre a relação entre o ambiente e as populações referindo-se à diferença entre o crescimento populacional humano e a produção de alimentos. Charles Darwin (1809-1882) propôs sua teoria da evolução sobre a convicção de que havia relação entre a composição dos organismos e as condições do ambiente em que viviam.<sup>14</sup>

O termo “oekologie”, proposto em 1866 pelo alemão Ernst Haeckel (1834-1919), foi definido como o conhecimento centrado na economia da natureza, incluindo as diversas investigações e relações entre os animais e plantas com seus ambientes inorgânicos e orgânicos. Ele chegou a considerar a Ecologia como o estudo de todas as complexas inter-relações referidas por Darwin, por exemplo, como as condições de luta pela existência.<sup>15</sup> Haeckel teria cunhado esse novo termo para chamar a atenção ao estudo sobre os organismos no ambiente, em contraposição ao estudo restrito sobre os organismos em laboratório.<sup>16</sup>

O desenvolvimento da Ecologia nos Estados Unidos, imerso neste contexto, esteve ligado a uma ampla iniciativa nacional ocorrida a partir da década de 1890 para o desenvolvimento da ciência, tentando fazê-la competitiva e com algum grau de independência da ciência europeia. Pode-se dizer que ela foi um produto da intensa luta por um lugar de destaque na fase científica mundial. O crescimento econômico da nação, ao longo de seu desenvolvimento ocidental e novos interesses pelos territórios do Caribe, da América Central e da América do Sul, também foram fundamentais para o desenvolvimento da Ecologia nos Estados Unidos.<sup>17</sup> Esse período foi marcado pela fundação de novas instituições de pesquisa e ensino para a criação de uma rede de informações entre estações de experimentos agrícolas e universidades ao longo do país. Entre as mais importantes instituições estava o Jardim Botânico de Nova Iorque, fundado em 1891, tendo seu museu aberto em 1901.<sup>18</sup>

Durante esse período de expansão da América do Norte, a Ecologia emergiu como um campo de estudo nos Estados Unidos. A fundação de novos institutos contribuiu para a formação de cientistas e também para a profissionalização dessa ciência.<sup>19</sup>

---

<sup>14</sup> Ibid., 7.

<sup>15</sup> Ernst H. P. A. Haeckel, *Generelle Morphologie der Organismen* (Berlin: G. Reimer, 1866), 8.

<sup>16</sup> Keller & Golley, *The Philosophy of Ecology*, 9.

<sup>17</sup> Sharon Kingsland, *The Evolution of American Ecology, 1890-2000* (Baltimore: The Johns Hopkins University Press, 2005), 3.

<sup>18</sup> Ibid., 18.

<sup>19</sup> Ibid.

No contexto histórico do início do século XIX, o nacionalismo americano começava a ganhar novas proporções por meio das conquistas territoriais, tanto por ocupações, como por compra de áreas. Com o estímulo do presidente Thomas Jefferson (1743-1826) para a ocupação de novos territórios a Oeste, um movimento que ficou conhecido como a “marcha para Oeste”, símbolo de expansão da nova república nacionalista norte-americana, vinha ganhando força.<sup>20</sup>

Os empresários nova-iorquinos participavam do desenvolvimento industrial e agrícola do oeste durante a grande expansão ferroviária que seguiu a Guerra Civil ocorrida entre os anos de 1861 e 1865; para a extensão das ferrovias, eles foram incentivados a investir em pesquisas. A expansão do Jardim Botânico de Nova Iorque, por exemplo, dependeu crucialmente do patrocínio dos empresários e industriais da cidade que financiavam as explorações científicas.<sup>21</sup>

Os estudos ecológicos, nesta época, foram uma parte do esforço para o manejo dos seres vivos e para a aplicação de métodos racionais, considerando uma série de problemas gerados pelo desejo americano de migração e adaptação às novas paisagens.<sup>22</sup>

A relação próxima entre a pesquisa experimental e o trabalho de campo forneceu significado e importância à pesquisa. A visão ecológica trouxe uma imagem de dinamismo da natureza por meio do conhecimento das causas que afetavam a distribuição e abundância de espécies. Sugeriu alternativas às alterações do meio desencadeadas pelas ações humanas. Mostrou quais condições eram favoráveis ou desfavoráveis à vida e que poderiam interferir nas mudanças sociais e econômicas.<sup>23</sup>

O desenvolvimento econômico e a transformação da paisagem estavam conectados ao entendimento científico de como as formas de vida estavam adaptadas aos ambientes e como se dava o controle desse processo. Essa discussão não se restringia às plantas e animais, mas se estendia às pessoas, procurando mostrar como o ser humano controlava seu próprio desenvolvimento.<sup>24</sup>

Nesse período, a Ecologia foi marcada pela aplicação de métodos experimentais e matemáticos para analisar as relações entre ambiente e organismos, a estrutura de comunidades, os processos de sucessão e as dinâmicas populacionais. Durante as últimas décadas do século XIX, subdividiu-se em outras áreas como: ecologia vegetal, ecologia marinha, ecologia animal, limnologia e ecologia aplicada.<sup>25</sup>

A Ecologia foi sendo consolidada como uma área específica de estudo ao longo do século XX na Europa e América, tendo sido aceita por diferentes autores, como o inglês Arthur George Tansley

---

<sup>20</sup> Leandro Karnal, Luiz E. Fernandes, Marcus V. de Moraes, & Sean Purdy, *História dos Estados Unidos: Das Origens ao Século XXI* (São Paulo: Contexto, 2007), 102.

<sup>21</sup> Kingsland, *The Evolution of American Ecology*, 62-3.

<sup>22</sup> *Ibid.*, 99.

<sup>23</sup> *Ibid.*, 127.

<sup>24</sup> *Ibid.*, 130

<sup>25</sup> McIntosh, *The Background of Ecology*, 40.

(1871-1955) e o americano Henry Chandler Cowles (1869-1939). Nos Estados Unidos, sua expansão e consolidação deveram-se aos estudos sobre sucessão ecológica e ao desenvolvimento de alguns de seus conceitos centrais. Entre os estudiosos que contribuíram para a consolidação da Ecologia como ciência, na América, estão Clements, que propôs o conceito de “organismo complexo”<sup>26</sup> para descrever as dinâmicas de uma comunidade vegetal, e Gleason, que apresentou uma ideia contrária a de Clements, propondo o “conceito individualístico da ecologia”<sup>27</sup> que, posteriormente aos novos estudos em campo, foi proposto como o “conceito individualístico de associação de plantas”<sup>28</sup>.

### OS ESTUDOS SOBRE FORMAÇÕES VEGETAIS E SUAS DINÂMICAS

A importância de analisar unidades de vegetação em termos dinâmicos foi inicialmente bem reconhecida na geografia de plantas na Europa. Nos Estados Unidos do fim do século XIX, Cowles, da Universidade de Chicago, iniciou o estudo sobre sucessão como um caminho produtivo para o entendimento dos processos ecológicos.<sup>29</sup> Para ele, as mudanças na vegetação, de acordo com a topografia, não seriam aleatórias, mas seguiriam leis bem definidas.<sup>30</sup>

Os primeiros trabalhos de Cowles em ecologia fisiográfica, publicados em 1899 e 1901, interferiram no desenvolvimento da ecologia americana nas primeiras décadas do século XX. Na virada deste século, os ecólogos americanos estudavam os livros-textos alemães, em particular “*Pflanzengeographie auf physiologische Grundlage*” (Geografia de plantas com base fisiológica) de Andreas F. W. Schimper (1856-1901), publicado em 1898 (edição em inglês publicada em 1903), e “*Lehrbuch de ökologischen Pflanzengeographie*” (Compêndio ecológico de geografia de plantas) de Eugenius Warming (1841-1924), publicado em 1896 (edição em inglês publicada em 1909)<sup>31</sup>.

Entretanto, na Ecologia Vegetal da América, foi Clements quem alcançou reconhecimento, até mesmo de seus críticos, por ter formulado um sistema lógico de estudos sobre a vegetação. Clements formalizou algumas ideias sobre a natureza holística de comunidades vegetais e que foram aceitas como universais entre pesquisadores da ecologia animal, oceanografia e limnologia.<sup>32</sup>

Clements e Ellsworth Huntington (1876-1947), interessado em ecologia humana, tentaram definir “ecologia” como uma disciplina e como um ponto de vista. Ambos foram convidados por Daniel MacDougal (1865-1958), diretor de laboratórios e, posteriormente, assistente de diretoria do Jardim

---

<sup>26</sup> Clements, *Research Methods in Ecology*; e Clements, *Plant Succession*.

<sup>27</sup> Gleason, “The structure and development.”

<sup>28</sup> Gleason, “The Individualistic Concept of Plant Association,” *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 53, nº 1 (1926): 1-20; e Gleason, “The Individualistic Concept of Plant Association,” *American Midland Naturalist* 21, nº 1 (1939): 92-110.

<sup>29</sup> McIntosh, *The Background of Ecology*, 145.

<sup>30</sup> Cowles, “The Physiographic Ecology,” 78.

<sup>31</sup> Malcolm Nicolson, “Henry Allan Gleason and the Individualistic Hypothesis: The Structure of a Botanist's Career,” *The Botanical Review* 56, nº 2 (abr.-jun. 1990): 97.

<sup>32</sup> McIntosh, *The Background of Ecology*, 43.

Botânico de Nova Iorque, para se juntarem à comunidade crescente de pesquisadores da área ecológica.<sup>33</sup>

Huntington considerava que os seres humanos deveriam ser tratados como parte central da visão ecológica, podendo-se explorar os problemas de sua adaptação como uma parte essencial do grande estudo de adaptação orgânica. Na visão de Clements, a Ecologia seria principalmente um assunto botânico, com atenção focada nas comunidades de organismos naturais que deveriam ser estudadas sem referência à atividade humana. Para ele, a Ecologia não deveria focar problemas de saúde e evolução humana, mas o conhecimento de como a natureza seria construída e como esse desenvolvimento seria indispensável ao progresso humano social.<sup>34</sup>

Clements defendia a Ecologia como um campo de estudo separado e distinto. No entanto, concordava com Huntington sobre a relação entre os organismos e o ambiente. Para ambos, o entendimento sobre essa relação se encontrava no clima e nos ciclos de curto e longo prazos que afetavam a temperatura e a precipitação.<sup>35</sup> Apresentou, ainda, ideias similares às de Huntington sobre como a Ecologia poderia contribuir para o controle humano da natureza. Esse controle seria atingido pelo desenvolvimento da ciência ecológica juntamente com as linhas de pesquisa experimentais e quantitativas. Uma ciência rigorosa, respaldada por um quadro teórico que explicaria como a natureza seria organizada e como se desenvolveria ao longo do tempo, mostraria aos humanos o que eles precisavam saber para fazer ajustes nessas paisagens.<sup>36</sup>

Em 1905, quando estava na Universidade de Nebraska, Clements ganhou visibilidade pela publicação de seu livro *Research methods in ecology* (Métodos de pesquisa em ecologia). A obra referia-se aos métodos de pesquisa em Ecologia, incluindo o uso de experimentos, estatísticas e métodos gráficos. Teve, desse modo, uma visão da Ecologia como um assunto específico, articulando fisiologia experimental e ciências de campo à sua ideia sobre as associações de plantas como “organismos complexos”, que interagiriam com seus ambientes e apresentariam história de desenvolvimento semelhante aos organismos individuais.<sup>37</sup>

Apoiado pelo Instituto Carnegie e tendo em vista seus primeiros anos de estudos sobre dinâmica da vegetação local realizados no *Desert Laboratory*, Clements, em 1916, escreveu o livro *Plant succession: an analysis of the development of vegetation* (Sucessão vegetal: uma análise do

---

<sup>33</sup> Kingsland, *The Evolution of American Ecology*, 131.

<sup>34</sup> *Ibid.*, 131.

<sup>35</sup> *Ibid.*, 141.

<sup>36</sup> *Ibid.*, 142.

<sup>37</sup> *Ibid.*, 143-4.

desenvolvimento da vegetação). Tratou sobre uma vasta gama de problemas ecológicos envolvendo função, adaptação e evolução das comunidades de plantas.<sup>38</sup>

Clements estudou as pastagens mais estáveis e as florestas de coníferas da pradaria ocidental, mas não se atentou à perspectiva geológica, como por exemplo, aquela exposta pelas ideias de Cowles<sup>39</sup>. A visão de Clements sobre a natureza era muito diferente. Tomando o organismo complexo como campo de pesquisa, ele tentava entender como as plantas reuniam-se e permaneciam juntas.<sup>40</sup>

Para Clements, a sucessão seria o processo universal de desenvolvimento da formação vegetal e a característica mais impressionante deste processo se encontraria no movimento das populações, nas ondas de invasão<sup>41</sup>, que variavam ao longo do habitat da iniciação ao clímax. A unidade de sucessão ou sere deveria se iniciar e suas formas de vida e espécies seriam selecionadas, devendo progredir de uma etapa a outra, finalmente terminando no estágio mais elevado possível sob as condições climáticas presentes<sup>42</sup>. O desenvolvimento do estudo de vegetação necessariamente recairia sobre assumir que a unidade ou formação clímax seria uma entidade orgânica.<sup>43</sup> Como um organismo, a formação surgiria, cresceria, maturaria e morreria, sendo que cada formação clímax seria capaz de se reproduzir, repetindo com fidelidade essencial os estágios de seu desenvolvimento.<sup>44</sup>

O conceito de “organismo complexo” foi seguido pela premissa de que a tarefa central da Ecologia era o estudo da sucessão ecológica ou a substituição de uma associação de plantas por outra ao longo do tempo. Clements sugeriu que a organização e as propriedades de equilíbrio próprio das associações de plantas tornavam legítimo considerá-las como um tipo especial de organismo. O “organismo complexo” não era somente uma figura de linguagem, mas um termo que denotava uma nova classe de organismo. Embora diferisse grandemente em estrutura e função de um organismo individual, o “organismo complexo” apresentaria uma sequência definida de desenvolvimento como o organismo individual. A ideia de uma sequência de desenvolvimento fixo de uma comunidade ecológica derivou diretamente desse conceito orgânico.<sup>45</sup>

Em contraste ao entendimento de Cowles, o que distinguia fortemente Clements de seus contemporâneos, era a ideia do processo de sucessão não ocorrer em direção oposta, em analogia a um embrião que não podia se desenvolver em sentido contrário, a não ser que algum distúrbio como

---

<sup>38</sup> Ibid., 145.

<sup>39</sup> Cowles, “The Physiographic Ecology.”

<sup>40</sup> Kingsland, *The evolution of American ecology*, 146.

<sup>41</sup> Cabe ressaltar que em seu livro *Research Methods in Ecology* de 1905, Frederic Edward Clements considerou como sucessão um fenômeno resultante de séries de invasões que ocorrem no mesmo local.

<sup>42</sup> Clements, *Plant Succession*, 4.

<sup>43</sup> Clements, *Research methods in ecology*, 199.

<sup>44</sup> Clements, *Plant Succession*, 3.

<sup>45</sup> Kingsland, *The evolution of American ecology*, 144.

uma atividade humana agisse intervindo para guiar a natureza dessa forma. O processo de sucessão seria, para ele, uma sequência fixa do processo de desenvolvimento, podendo a direção ser predita e determinada pelo clima.<sup>46</sup>

As ideias de Clements repercutiram até mesmo depois da sua morte em 1945. Suas obras ajudaram a definir a disciplina de ecologia na América, apresentando seu propósito e mostrando que ela poderia ser uma ciência designada ao estudo sobre a rápida mudança das paisagens.<sup>47</sup>

#### HENRY ALLAN GLEASON E SUA PROPOSTA SOBRE ASSOCIAÇÕES DE PLANTAS

Gleason foi um dos colaboradores para o desenvolvimento da Ecologia nos Estados Unidos. Ele realizou estudos de observação em campo considerando as dinâmicas vegetais.

No outono de 1897, ainda com quinze anos de idade, Gleason ingressou na Universidade de Illinois. Em seu primeiro ano, ele se registrou para um curso elementar em Entomologia. Em sua formação, contou com contribuições importantes como Stephen A. Forbes (1844-1930) e Charles C. Adams (1873-1955)<sup>48</sup>.

Gleason e Charles A. Hart (1877-1970), um dos assistentes de Forbes no *State Laboratory*, eram amigos muito próximos. Gleason passou a admirá-lo, aprendendo seus ensinamentos e mostrando a importância dos conhecimentos de Hart no desenvolvimento de suas próprias ideias sobre ecologia.<sup>49</sup>

Em seu segundo ano na Universidade de Illinois, foi-lhe oferecido um emprego no herbário em tempo parcial<sup>50</sup>; Gleason parece ter sido o único assistente não graduado de George P. Clinton (1867-1937), pelo qual tinha consideração por ter lhe ensinado a prática e a técnica do herbário, expandindo os seus horizontes botânicos.<sup>51</sup> Ele também adquiriu maior experiência taxonômica por ter trabalhado, durante as férias de verão em 1901, como assistente de William Trelease (1857-1945), então diretor do Jardim Botânico de Missouri.<sup>52</sup>

Após sua graduação, Gleason foi indicado para um estágio no Departamento de Botânica da Universidade de Illinois. Permaneceu em Illinois por mais três anos, ensinando, organizando o herbário e fazendo seu mestrado sob a orientação do Professor Thomas Burrill (1839-1916), chefe do Departamento.<sup>53</sup>

---

<sup>46</sup> Ibid., 147.

<sup>47</sup> Ibid., 152-3.

<sup>48</sup> Nicolson, "Henry Allan Gleason," 95.

<sup>49</sup> Ibid., 96.

<sup>50</sup> Ibid., 99.

<sup>51</sup> Ibid.

<sup>52</sup> Ibid., 99-100.

<sup>53</sup> Ibid.

Gleason fez uso do trabalho de Cowles em sua pesquisa de mestrado. Entretanto, nesse tempo, nem toda a abordagem de Gleason abraçou os estudos ecológicos. Ele trabalhou em ramos da botânica e, em particular, adquiriu considerável experiência em botânica florística. Essa experiência, complementada com métodos de trabalho completos e pacientes, fez dele um botânico taxonomista.

Em sua pesquisa de mestrado em Ecologia, Gleason estudou a vegetação das colinas Ozark no sul de Illinois. Utilizando o então recente trabalho publicado por Adams na fitogeografia florística histórica do sudeste dos Estados Unidos, ele delineou como os conjuntos florísticos texanos e outros do sul migraram em Illinois ao longo da rodovia natural da elevação Ozark. Tais considerações levaram Gleason a criticar severamente alguns ecólogos, incluindo Cowles e Schimper, por negligenciarem a relevância da história florística para entender a vegetação da região.<sup>54</sup>

Gleason obteve seu título de Mestre em 1904 e conseguiu uma bolsa junto ao professor William A. Kellerman (1850-1908), na Universidade Estadual de Ohio, onde seu trabalho foi quase inteiramente taxonômico.<sup>55</sup>

Ao longo do verão de 1905 na Ilha Royale, em intervalos entre períodos de trabalho de campo, Gleason e Adams despenderam muito tempo discutindo assuntos ecológicos.<sup>56</sup>

Pouco depois de retornar da Ilha Royale, Gleason foi para Nova Iorque estudar para o seu doutorado em taxonomia na Universidade de Columbia. Ele desenvolveu a maior parte de sua pesquisa no Jardim Botânico nova-iorquino. Um de seus supervisores, Nathaniel Lord Britton (1859-1934), então diretor do Jardim Botânico, encarregou Gleason de trabalhar com a tribo botânica<sup>57</sup> *Vernonieae* da América do Norte.<sup>58</sup>

Durante a década seguinte ao seu doutorado em Columbia, entre os anos de 1907 e 1918, Gleason publicou alguns artigos sobre ecologia, geografia ecológica de plantas e também sobre florística e taxonomia. Durante este período de sua carreira, ele pode ser considerado um ecólogo que contribuiu para a área tendo em vista os aspectos de seus estudos sobre botânica florística.<sup>59</sup>

Ele observou a formação vegetal anterior e, em 1909, publicou o artigo intitulado “Some unsolved problems of the prairies” (Alguns problemas não resolvidos das pradarias). Neste estudo, levantou várias questões fitogeográficas e ecológicas buscando entender o histórico da distribuição das florestas e pradarias em alguns estados americanos, em especial Illinois.<sup>60</sup>

---

<sup>54</sup> Ibid., 100-1.

<sup>55</sup> Ibid., 101.

<sup>56</sup> Ibid., 102.

<sup>57</sup> Nos estudos botânicos, a classificação de tribo está entre a subfamília e o gênero do espécime considerado.

<sup>58</sup> Nicolson, “Henry Allan Gleason,” 104.

<sup>59</sup> Ibid.

<sup>60</sup> Marcos M. Piqueras & Fernanda da R. Brando, “Henry Allan Gleason e as Questões Fitogeográficas e Ecológicas das Pradarias,” *Boletim de História e Filosofia da Biologia* 8, nº 4 (dez. 2014): 13-16.

Em 1912, Britton recebeu novas coleções de *Vernonia*, vindas de Cuba, e convidou Gleason para ir à Nova Iorque estudá-las.<sup>61</sup> No ano seguinte, Gleason e Bert E. Quick (1886-1960), seu colega de pesquisa, fizeram uma viagem ao redor do mundo, sendo que os trópicos asiáticos foram de interesse especial. Gleason e Quick visitaram vários locais em Ceilão, Bornéu, Java e Filipinas fazendo observações florísticas e vegetais. Ao retornarem, entre os anos de 1915 e 1916, Gleason publicou uma série de anotações sobre os tipos de vegetação dos trópicos asiáticos estudados.<sup>62</sup>

Inicialmente, as ideias de Clements no trabalho de Gleason são referenciadas em seu artigo de 1909, quando ele considerou como normal a ocorrência da sucessão como proposta por Clements:

Dentro de cada complexo de associações de plantas há uma ou mais ordens definitivas de sucessão, conduzidas de pioneiras às associações clímax. As etapas da sucessão seguem umas às outras em uma série regular e constituem o que pode ser chamado de sucessão normal.<sup>63</sup>

No artigo escrito por Gleason e intitulado “The vegetation of the inland sand deposits of Illinois” (A vegetação dos depósitos de areia do interior de Illinois), publicado em 1910, alguns aspectos evidenciavam a aceitação direta ou indireta das ideias de Clements; por exemplo, ao utilizar o método de quadrantes e o termo “consócios” que eram amplamente empregados por Clements<sup>64</sup>. Porém, discordou de Clements em dois pontos importantes. Em um primeiro ponto, Gleason ilustrou a perspectiva distintamente florística sobre a vegetação. Nessa época, os ecólogos usavam uma grande variedade de critérios para classificar a vegetação. Eles consideravam fatores do habitat, tais como tipo de solo e água contida no solo, características vegetais não florísticas, como fisionomia e organização espacial da cobertura das plantas.<sup>65</sup> Dentro dessa perspectiva, as principais unidades de classificação da vegetação de Clements, as formações, eram em teoria caracterizadas pelo desenvolvimento uniforme, sendo na prática identificadas de acordo com a fisionomia.<sup>66</sup> Em contraste às ideias de Clements, Gleason manteve a posição de que as características não florísticas, como o habitat de uma área de estudo, por exemplo, deveriam ser consideradas como sendo secundárias em importância, pelo menos do ponto de vista ecológico.<sup>67</sup> A investigação sobre a presença de espécies e o número relativo de indivíduos de cada espécie no ambiente foi o principal meio pelo qual Gleason procurou

---

<sup>61</sup> Nicolson, “Henry Allan Gleason,” 104.

<sup>62</sup> *Ibid.*, 111.

<sup>63</sup> Gleason, “Some Unsolved Problems of the Prairies,” *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 36, n° 5 (mai. 1909), 269-270.

<sup>64</sup> *Ibid.*

<sup>65</sup> Nicolson, “Henry Allan Gleason,” 106.

<sup>66</sup> *Ibid.*

<sup>67</sup> *Ibid.*, 107.

entender e classificar a vegetação<sup>68</sup>. O segundo ponto de discordância, apresentado por Gleason, partiu do quadro teórico sugerido por Clements para a questão da direção da sucessão.<sup>69</sup> Clements, para definir a formação vegetal como unidade orgânica, excluiu qualquer possibilidade de entendimento sobre a sucessão ser nada além de desenvolvimentista e progressiva.<sup>70</sup> Gleason, entretanto, interpretou a formação de lagos em cavidades extintas de grandes dunas de areia como exemplos de verdadeira sucessão retrógrada.<sup>71</sup>

Clements e Gleason dividiam uma abordagem comum sobre a dinâmica da vegetação durante os anos de 1900 e 1910.<sup>72</sup> Nessa época, a ecologia fisiológica e a ecologia fisiográfica eram importantes áreas de pesquisa dentro da ecologia vegetal americana.<sup>73</sup> Gleason, no entanto, enfatizou a importância do estudo das próprias plantas ao longo do estudo dos parâmetros físicos. Ele teria resistido à fascinação da instrumentação e da fisiologia, aderindo às técnicas mais convencionais da botânica de campo, tentando entender a vegetação por meio da identificação e observação das plantas.<sup>74</sup>

O estudo da sucessão não foi algo que os ecólogos automaticamente adotaram como sua tarefa principal. Gleason, na época, jovem contemporâneo de Tansley, lembrou que enquanto os americanos, influenciados por Cowles e Clements, rapidamente tomaram o estudo das séries sucessionais e não tiveram dúvidas quanto a reconhecer tais séries no campo, os estudiosos europeus ainda estavam relutantes em admitir a existência da sucessão ou mesmo persistentemente negando-a. Quando Gleason estava iniciando sua carreira, no início do século XX, os estudiosos da vegetação tentavam projetar sua sucessão, em vez de se atentarem ao estudo sobre a vegetação anterior.<sup>75</sup> O reconhecimento de outras posições, que discordaram não só de Clements, mas também de Gleason, é essencial para um adequado entendimento deste período da história da Ecologia na América.<sup>76</sup>

Para George E. Nichols (1882-1939), de Yale, por exemplo, a associação consistia apenas em um “estágio em dada série sucessional”. Ele não aceitava que toda série sucessional necessariamente culminaria em um único tipo comum de vegetação. Tampouco aceitava a hipótese de monoclímax, que era um dos mais importantes elementos da teoria de Clements. Nichols era adepto da teoria de

---

<sup>68</sup> Ibid., 108.

<sup>69</sup> Ibid.

<sup>70</sup> Ibid.

<sup>71</sup> Ibid.

<sup>72</sup> Ibid.

<sup>73</sup> Ibid., 109.

<sup>74</sup> Ibid., 110.

<sup>75</sup> Kingsland, *The Evolution of American Ecology*, 153.

<sup>76</sup> Ibid., 115.

policlímax, entendendo que dentro de uma área de clima uniforme, mais de um tipo de vegetação poderia se tornar permanentemente estável.<sup>77</sup>

William S. Cooper (1884-1978) e Cowles também não empregavam o conceito “orgânico” de comunidade de plantas como proposto por Clements. Para Cooper, a suposição sobre a unidade vegetal ser entendida como um organismo, “a pedra fundamental do edifício da dinâmica ecológica”, seria uma “falácia” e deveria ser “abandonada”.<sup>78</sup>

Estudantes de Clements pareciam não fazer uso extensivo de seu conceito “orgânico” da formação vegetal. No entanto, isso não ocorreu, por exemplo, em trabalhos de John E. Weaver (1884-1966), a quem Tobey nomeou como chefe e colaborador de Clements, nem em trabalhos de Bergman e Stallard, estudantes de Clements em Minnesota. As pesquisas foram feitas sob a direção de Clements, tendo a prática de campo e a interpretação de dados clara e explicitamente baseados nas ideias presentes em seu livro *Plant Succession* publicado em 1916.<sup>79</sup>

Gleason foi o crítico americano mais incisivo de Clements por negar a possibilidade de se fazer predições universais em estudos ecológicos. Gleason adotou um ponto de vista diretamente oposto ao organicismo de Clements ao defender que a distribuição de espécies em determinado local seria uma questão de chance e probabilidade. A associação de plantas, longe de ser um organismo, seria, para Gleason, meramente uma coincidência. Por chegar a essa conclusão, Gleason mostrou a existência de possíveis lacunas nas propostas que eram a base das ideias ecológicas defendidas por Clements.<sup>80</sup>

#### **A ESTRUTURA E DESENVOLVIMENTO DA ASSOCIAÇÃO DE PLANTAS – 1917**

No artigo de 1917, Gleason fez uma abordagem sobre a estrutura e desenvolvimento de associações de plantas, por meio da apresentação de princípios corroborados por suas próprias observações e trabalhos sobre o fenômeno usual de vegetação aceito na época.<sup>81</sup>

Para discutir seus princípios, Gleason utilizou como objeto as associações de plantas de unidades de vegetação, comparando a disposição entre diferentes locais, como dunas, lagos, montanhas e lagoas, considerando o estudo realizado em associação de faias ao norte de Michigan em 1914, em que verificou a migração de espécies introduzidas. O objetivo do trabalho consistiu em mencionar certas características presentes nas formações vegetais, sem fazer críticas ou revisões ao

---

<sup>77</sup> Ibid., 115-6.

<sup>78</sup> Ibid., 117.

<sup>79</sup> Ibid., 118.

<sup>80</sup> Ibid., 157-8.

<sup>81</sup> Gleason, “The structure,” 464.

livro *Plant Succession* publicado em 1916 por Clements, embora se referisse ao conceito de clímax e sucessão propostos por este autor.

Gleason concordou que várias analogias poderiam facilmente ser delimitadas entre a unidade de vegetação e um organismo. Mas essas analogias seriam sempre mais aparentes do que reais.<sup>82</sup>

Gleason reconsiderou algumas questões pontuais existentes no livro de Clements<sup>83</sup>, tais como: a visão de Clements de que a unidade de vegetação seria um organismo, expressa primeiramente em seu livro de 1905; a inclusão não somente do clímax, mas também a proposta de toda a série sucessional culminar no clímax; a introdução de vários novos termos em uma terminologia já sobrecarregada; sobre o desenvolvimento de um esquema analítico em que várias exceções eram excluídas pela definição.<sup>84</sup>

Gleason enumerou uma série de princípios gerais na explicação do fenômeno usual da vegetação: o conceito individualístico da ecologia; o ambiente; a migração e a seleção; a associação, seu tamanho e limites; a estrutura da associação; o escopo da associação; a sucessão.

O conceito individualístico da ecologia ocorreria pelo fato de que o desenvolvimento e a manutenção da vegetação seriam resultados do desenvolvimento e manutenção dos componentes individuais da mesma.<sup>85</sup>

Essa visão era contrastante às ideias de Clements, especialmente em relação à comunidade vegetal como um organismo, entendida como um ser individual que contribuiria para o desenvolvimento coletivo, ou seja, da vegetação como um todo.

Seguindo a linha de raciocínio do desenvolvimento da vegetação, um componente importante para Gleason seria o ambiente, que influenciaria o funcionamento da planta individual. Desta forma, qualquer variação efetiva no ambiente causaria uma variação no desempenho das funções individuais, podendo haver variação na estrutura morfológica da vegetação. Os indivíduos da mesma espécie poderiam ocupar aparentemente diferentes habitats e teriam diferentes vegetais associados em diferentes localidades. Esse fato teria sido mostrado por vários observadores e mencionado por Cowles em seu artigo "The physiographic ecology of Chicago and vicinity" (A ecologia fisiográfica de Chicago e vizinhança) de 1901. A *Larix laricina*<sup>86</sup>, por exemplo, que no sul de Michigan estava confinada a brejos de turfa, na Ilha Royale ocorria até mesmo em fendas de rochedos.<sup>87</sup> Gleason ressaltou, ainda, que dois habitats naturais não teriam ambientes idênticos e duas espécies não apresentariam demandas

---

<sup>82</sup> Ibid., 465.

<sup>83</sup> Clements, *Plant Succession*.

<sup>84</sup> Ibid., 463-4.

<sup>85</sup> Ibid., 464-5.

<sup>86</sup> O termo utilizado em inglês é *tamarack*.

<sup>87</sup> Gleason, "The structure," 465-6.

ambientais idênticas, que uma das características do ambiente seria o controle ou modificação dos fatores físicos pela própria população vegetal.<sup>88</sup>

Além do fator ambiental, Gleason discorreu sobre os conceitos de migração e seleção natural influenciando o desenvolvimento das espécies vegetais. Para ele, os descendentes migrantes das espécies vegetais seriam carreados aos novos ambientes que poderiam ser diferentes nos aspectos climáticos, de solo e de vegetação adjacente daqueles em que a planta mãe estaria, fator que dependeria da diversidade ambiental e da mobilidade da planta.<sup>89</sup> Sendo assim, uma maior mobilidade faria com que a espécie ocupasse grandes áreas e uma menor mobilidade, ou mesmo uma imobilidade caracterizaria uma ocupação de áreas contínuas. Essa relação já havia sido citada por Clements em seu trabalho “The development and structure of vegetation” (O desenvolvimento e estrutura da vegetação) de 1904. Desta forma, dependendo da mobilidade de migração, as espécies de áreas vizinhas seriam similares por descenderem da mesma população circundante.<sup>90</sup>

Segundo Gleason, algumas áreas não mostrariam as mudanças em suas populações de um ano a outro até que o ambiente ou a população circundante se tornassem diferentes.<sup>91</sup>

Um termo importante para o estudo das dinâmicas vegetais seria o de associação de plantas, usado por Gleason para designar cada conjunto<sup>92</sup> ou reunião de espécies vegetais. Para ele, o termo seria a melhor designação por ser aplicado e aceito pela maioria dos autores da área ecológica: “O autor acredita que o termo associação é a melhor designação e que este termo tem sido aplicado pela maioria dos autores ecológicos a tais conjuntos como definido acima”<sup>93</sup>.

As associações adjacentes se encontrariam em estreitas zonas transitórias, apesar de a variação do ambiente físico ser gradual de uma para a outra. Em algumas regiões com grande controle ambiental, os limites entre as associações raramente marcariam a localização extrema de modificações físicas do ambiente, mas somente posições intermediárias. Assim, desde que os fatores físicos apresentassem variação irregular entre diferentes locais, o limite e a forma da associação também seriam irregulares.<sup>94</sup>

Em alguns casos, a regularidade no ambiente produziria uma regularidade similar no arranjo das associações. Quando isso fosse suficientemente conspícuo para atrair a atenção do observador, seria denominado zonação. Para Gleason, a zonação de associações era a exceção em vez da regra e não tinha maior significado do que um arranjo irregular usual. Irregularidades em outras condições, que

---

<sup>88</sup> Ibid., 466-9.

<sup>89</sup> Ibid., 466.

<sup>90</sup> Ibid., 467.

<sup>91</sup> Ibid., 468.

<sup>92</sup> O termo utilizado em inglês é *assemblage*.

<sup>93</sup> Gleason, “The Structure,” 468.

<sup>94</sup> Ibid., 470.

afetavam a diferenciação entre as associações, poderiam operar como distúrbios de suas zonações, fato explicitado por Gleason citando o trabalho “The vegetation of the salt marshes and of the salt and fresh water ponds of northern coastal New Jersey” (A vegetação de pântanos salgados e de lagoas salgadas e de água doce da costa nordeste de Nova Jersey) de Harshberger publicado em 1909.<sup>95</sup>

Em seu artigo de 1910, Gleason considerou a uniformidade como uma das mais visíveis características da associação utilizada como a base para a sua definição.<sup>96</sup> Dentro da associação, poderiam ocorrer pequenas variações ambientais que afetavam as espécies de forma significativa, influenciando na própria disposição e dinâmica do conjunto associado.

Em relação à migração das espécies vegetais, Gleason ressaltou que a introdução recente ou migração lenta das espécies poderiam produzir colônias que interrompiam a uniformidade geral da associação vegetal. As colônias de migração lenta eram causadas pela reprodução das espécies vegetais, resultando em grupos compactos de indivíduos, designados por Clements, em 1905, como famílias.<sup>97</sup>

Os fatores de imigração, proximidade e condições favoráveis ao desenvolvimento das sementes poderiam contribuir para o desenvolvimento de grupos menores dentro das associações, designados por Clements como consócios, caracterizados por poucas ou apenas uma espécie dominante. Nas palavras de Gleason:

Entre as espécies maiores, de vida mais longa e dominantes, acidentes de imigração tais como a proximidade ou um bom ano de sementes para uma espécie, podem causar o desenvolvimento de grupos menores dentro da associação, caracterizados por poucos ou apenas um de seus dominantes habituais. Para estes grupos, Clements aplicou o termo consócios.<sup>98</sup>

Esses grupos, até que fossem mortos ou envelhecessem, poderiam excluir completamente o desenvolvimento de outros dominantes da associação.<sup>99</sup>

Em seu artigo de 1917, Gleason trouxe algumas considerações sobre o conceito de sucessão, levando em conta que qualquer mudança da associação, nas espécies componentes ou no número relativo de indivíduos, demarcaria um passo no desenvolvimento da vegetação. Dessa forma, quando

---

<sup>95</sup> Ibid., 471.

<sup>96</sup> Ibid.

<sup>97</sup> Ibid., 472.

<sup>98</sup> Ibid., 472-3.

<sup>99</sup> Ibid.

as mudanças se tornassem grandes, a ponto de provocar a substituição da associação original por uma diferente, o processo seria conhecido como sucessão.<sup>100</sup>

Dentro de uma distância considerada de migração, a chegada de uma nova população com demandas ambientais similares resultaria em nova imigração e uma conseqüente mudança na população da associação. Essa imigração seria limitada àqueles membros da nova população que eram ajustados ao controle ambiental da associação original. Se esses imigrantes se mostrassem adaptados ao novo controle em uma maneira similar às espécies secundárias originais, eles se comportariam como secundários também e constituiriam o que poderia ser chamado de elemento derivado da população. Uma ilustração notável dessa descrição foi encontrada nas pradarias do Meio Oeste que, invariavelmente, continham um número típico de espécies florestais, como *Geranium maculatum* e *Phlox pilosa*.<sup>101</sup> No entanto, se os imigrantes se mostrassem adaptados ao controle original como mudas e exercessem um tipo diferente de controle na maturidade, poderiam se tornar dominantes. Esse processo seria ilustrado no reestabelecimento das florestas em terras de transição<sup>102</sup> ao norte de Michigan, onde as mudas de espécies grandes<sup>103</sup> apareceriam como secundárias abaixo das faias dominantes. Com a aproximação da maturidade, as grandes espécies influiriam na luminosidade e fatores do solo do ambiente, contribuindo para uma exclusão definitiva das faias.<sup>104</sup> Algumas sucessões se iniciariam sem mudança ambiental, parcial ou completa, operando sobre toda a área envolvida, mas normalmente seria imediatamente efetiva próximo à margem por causa da fonte de imigração.<sup>105</sup> Mudanças violentas, como uma rápida erosão das margens do rio ou o movimento das dunas inconstantes, poderiam efetivamente matar plantas maduras, mas isso seria relativamente raro. A morte de qualquer planta excluiria a questão de controle ambiental e, conseqüentemente, ocasionaria a morte de outras plantas que dependessem desse fator. Simultaneamente com a morte da população antiga, as mudanças ambientais exerceriam o papel de seleção de uma nova população de imigrantes, favorecendo o desenvolvimento de uma nova associação vegetal.<sup>106</sup>

Para Gleason, a uniformidade das séries sucessionais poderia ser esperada somente dentro de regiões com populações similares em áreas de mudanças ambientais similares. Assim, os estágios acompanhantes do preenchimento de uma lagoa por uma formação de turfa não seriam os mesmos no norte e sul de Michigan, por exemplo, embora houvesse similaridade no processo, por causa da diferença na população circundante; e em qualquer região de preenchimento de lagoas por turfa e pela

---

<sup>100</sup> Ibid., 474.

<sup>101</sup> Ibid.

<sup>102</sup> O termo utilizado em inglês é *cutover lands*.

<sup>103</sup> O termo utilizado em inglês é *seedlings hardwoods*.

<sup>104</sup> Gleason, "The structure," 475.

<sup>105</sup> Ibid.

<sup>106</sup> Ibid.

areia arrastada pelo vento seria acompanhada por diferentes séries sucessionais por causa da diferença no processo.<sup>107</sup>

Gleason definiu, ainda, outro conceito que já havia sido discutido por Clements: o clímax. Para ele, na ausência de todas as causas de sucessão, as associações ocupariam permanentemente uma área, chamadas de clímax. Desta forma, teoricamente, todas as associações de uma região tenderiam a culminar no estabelecimento de um clímax. Muitas associações, entretanto, ocupariam seu terreno tão tenazmente que não seria possível encontrar evidência observável de que elas seriam sempre substituídas pela associação, normalmente considerada como clímax da região. Uma leve mudança das chuvas, por exemplo, poderia conduzir a extensão da floresta de pinheiros das montanhas rochosas ao longo dos planaltos do leste do Colorado. Gleason propôs, então, que o uso do termo clímax seria em grande parte uma questão de conveniência, sendo aplicado ampla ou restritamente, dependendo do ponto de vista do ecólogo.<sup>108</sup>

Considerando alguns casos onde as sucessões se dariam por processos não usuais ou comumente observados como, por exemplo, no estabelecimento de uma duna de areia, Gleason propôs a ideia de sucessão reversa. Segundo ele, Clements negava a existência de sucessões reversas e tentou excluir, pelo menos em seu livro de 1916, alguns casos que já haviam sido descritos.<sup>109</sup>

Objetivamente, as principais contribuições de Gleason, em seu artigo de 1917, foram:

- dois habitats não apresentariam ambientes idênticos e duas espécies não apresentariam demandas ambientais idênticas;
- o tamanho observável de uma associação estaria correlacionado ao seu desenvolvimento histórico e poderia sempre ser considerado como um ponto de vista;
- somente experimentos rígidos e observações cuidadosas apontariam a falta de uniformidade de uma ou outra causa sugerida no trabalho;
- a estabilidade de uma associação, seja por longo ou curto período, seria dada pela cessão da mudança ambiental ou pelo grande efeito de controle ambiental;
- alguns eventos climáticos de certas regiões eram tão lentos que nunca seriam descritos pela observação e era extremamente duvidoso se o termo sucessão seria aplicado caso fossem visíveis.

---

<sup>107</sup> Ibid., 476.

<sup>108</sup> Ibid., 478-9.

<sup>109</sup> Ibid., 479.

### CONSIDERAÇÕES FINAIS

Em 1899, Cowles introduziu importantes ideias sobre as modificações nas vegetações ao longo do tempo, tratando a sucessão ecológica no trabalho intitulado “The Ecological Relations of the Vegetation on the Sand Dunes of Lake Michigan” (As relações ecológicas da vegetação de dunas de areia do Lago Michigan). Nesse estudo, ele reconstruiu cuidadosamente a evolução temporal das associações de plantas das dunas da região de Chicago nos Estados Unidos. Para ele, a sucessão tenderia a um equilíbrio estável, embora não acreditasse que ele chegasse a ser alcançado.

Em 1905, Clements publicou um importante referencial aos estudos ecológicos nos Estados Unidos. Ele conquistou prestígio e reconhecimento da comunidade de pesquisadores dessa área. Nesse período, Gleason estava desenvolvendo estudos taxonômicos no Jardim Botânico de Nova Iorque e que embasariam seu trabalho de doutorado. Ele também consultava as publicações de Clements.

Em 1909, Gleason publicou um artigo baseado em suas observações de campo em uma área com vegetação sobre dunas de areia. Nesse trabalho, apresentou suas primeiras perspectivas sobre o processo de sucessão ecológica e concordava com as ideias de Clements sobre a dinâmica da sucessão, bem como a ideia da não ocorrência da sucessão reversa. Para ambos, nesta época, o processo de sucessão levava em conta que a associação vegetal deveria ser vista como um “organismo complexo” e, desta forma, a sucessão seria unidirecional como o desenvolvimento de um embrião. Ainda em 1910, Gleason concordou com Clements em relação aos métodos que deveriam ser empregados durante as observações em campo, no sistema hierárquico e nomenclatura, mas iniciava sua discordância em relação às ideias de Clements sobre a importância dos aspectos florísticos para os estudos ecológicos e sobre a questão da direção da sucessão ecológica.

Gleason continuou desenvolvendo suas pesquisas e trabalhos taxonômicos no Jardim Botânico de Nova Iorque e conseguiu desenvolver estudos e observações de campo com outros tipos de vegetação. Um exemplo desse tipo de estudo foi publicado em seu artigo de 1914 sobre associações de faias ao norte de Michigan. Percebeu que havia algumas diferenças entre o que observara e o que propunha Clements, por exemplo, em relação à sucessão e ao clímax de uma vegetação.

Em 1916, Clements publicou seu segundo livro reafirmando que as associações vegetais apresentavam dinâmicas de desenvolvimento e comportamento que se igualavam a um único indivíduo. Ou seja, a comunidade vegetal, composta pela integração de todos os indivíduos, deveria ser considerada um organismo único e mais complexo, que surgiria, se desenvolveria, atingiria o estágio de maturação e morreria.

Como parte considerável da comunidade científica da área ecológica aceitava as ideias de Clements e na prática muitas dinâmicas das vegetações divergiam desses pressupostos, Gleason

publicou seu trabalho em 1917, pontuando o que deveria ser reconsiderado sobre o assunto; propôs, pela primeira vez, o conceito individualístico da ecologia. Ressaltou que os conceitos de sucessão e clímax apresentavam dinâmicas diferentes em relação ao proposto por Clements. Defendeu que a associação vegetal não poderia ser considerada como um organismo único e que os diferentes indivíduos que a compunham exerceriam diferentes interferências sobre o ambiente e sobre os outros indivíduos presentes em determinado local.

Apesar de essa publicação trazer uma perspectiva de estudo fundamentada em observações de campo em diferentes áreas (lagos, dunas, montanhas e lagoas) e em diferentes vegetações, as propostas de Gleason não foram aceitas pela maioria da comunidade científica da área ecológica. Em seu artigo intitulado “The individualistic concept of the plant association” (O conceito individualístico de associação de plantas), publicado em 1926, ele retomou algumas dessas questões e discutiu suas ideias voltando sua atenção ao conceito individualístico de associação de plantas.

**SOBRE OS AUTORES:**

Marcos Madeira Piqueras

Universidade de São Paulo/USP. Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto/FFCLRP.  
Programa de Pós-graduação em Biologia Comparada.

Fernanda da Rocha Brando

Universidade de São Paulo/USP. Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto/FFCLRP.  
Departamento de Biologia. Programa de Pós-graduação em Biologia Comparada. Laboratório de Epistemologia e Didática da Biologia.

Artigo recebido em 10 de agosto de 2015  
Aceito para publicação em 25 de janeiro de 2016