

FERNANDO ROBERTO MARTINS & MARCO ANTÔNIO BATALHA

**FORMAS DE VIDA, ESPECTRO BIOLÓGICO DE RAUNKIAER E  
FISIONOMIA DA VEGETAÇÃO**

PADRONIZAR O SÍMBOLO QUE REPRESENTA CADA FORMA DE VIDA, POIS EM CADA  
TABELA OU DIAGRAMA, O SÍMBOLO ESTÁ DIFERENTE.

Texto de apoio apresentado aos alunos  
da disciplina BT-682 Ecologia Vegetal  
do Curso de Ciências Biológicas  
Bacharelado Modalidade Ambiental

UNIVERSIDADE ESTADUAL DE CAMPINAS  
INSTITUTO DE BIOLOGIA  
DEPARTAMENTO DE BOTÂNICA  
FEVEREIRO DE 2001

## **FORMAS DE VIDA, ESPECTRO BIOLÓGICO DE RAUNKIAER E FISIONOMIA DA VEGETAÇÃO**

**RESUMO (Formas de vida, espectro biológico de Raunkiaer e fisionomia da vegetação):** Faz-se um apanhado do desenvolvimento dos conceitos de forma de planta e fisionomia da vegetação. Propõe-se o sistema de Raunkiaer para classificar formas de vida das plantas vasculares terrícolas, devido à sua coerência e simplicidade. Os sistemas de formas de vida e de classificação da área foliar de Raunkiaer são apresentados dentro dos pontos de vista histórico e prático. Do ponto de vista histórico, são apresentadas as hipóteses que Raunkiaer admitiu para embasar seus sistemas e são comentados seus desdobramentos, alcances, limitações e algumas modificações. Do ponto de vista prático, faz-se a distinção entre o espectro biológico florístico e o vegetacional e sugerem-se maneiras de aplicá-los, analisá-los matematicamente e interpretá-los ecologicamente. As principais dificuldades em sua aplicação são comentadas, apresentando-se exemplos de espécies ocorrentes no Brasil.

**ABSTRACT (Raunkiaer's life-forms, biological spectrum, and vegetation physiognomy):** A sketch is made of the historical development of the concepts of plant form and vegetation physiognomy. Raunkiaer's system is proposed to classify terrestrial vascular plant life-forms due to its coherence and simplicity. Raunkiaer's life-form and leaf-area systems are presented from both historical and practical points of view. From the historical point of view, the hypotheses Raunkiaer assumed to build his systems are presented, and their implications, scope, constraints, and some modifications are commented. From the practical viewpoint, a distinction is made between the floristic and the vegetational biological spectra, and suggestions are made of how to apply the systems, analyse the data statistically, and interpret the results ecologically. The main difficulties arising from their application are commented with examples from species occurring in Brazil.

## Introdução

Quando olhamos para uma paisagem que ainda seja coberta com vegetação natural, podemos distinguir, por exemplo, um campo, uma floresta ou uma vereda, ou seja, as diferentes **fisionomias** da vegetação. O que se entende por fisionomia? A fisionomia é a aparência geral, grosseira, da vegetação, resultante do predomínio de plantas com uma certa forma, como, por exemplo, erva, arbusto, árvore, etc. (Cain & Castro 1959). O conceito de fisionomia da vegetação foi introduzido por Alexander von Humboldt, em 1805, logo após ter voltado de suas viagens às regiões equatoriais (Pavillard 1935). Até aquela época, não existia diferença entre flora e vegetação, esta era descrita através da listagem das espécies que a compunham e termos como plantas, vegetais e vegetação eram usados indistintamente.

A distinção entre flora e vegetação só surgiu em 1849, quando Thurmann (*in* Pavillard 1935) conceituou a flora de uma região como uma lista nominal das espécies de plantas, que constituiriam um conjunto considerado de maneira abstrata, sem nenhuma diferença entre plantas abundantes ou raras. Em uma flora, todas as espécies são consideradas igualmente, tanto as raras quanto as freqüentes, tanto as plantas grandes quanto as pequenas. A flora resulta de ações e eventos muito antigos e representa toda uma história botânica (Miranda 1995). Thurmann (1849 *in* Pavillard 1935) conceituou a vegetação de uma região como a camada de plantas que a recobre, resultante da combinação das espécies da flora em quantidades e proporções diversas, em que as mais abundantes constituem o elemento principal, enquanto as mais raras passam quase despercebidas. A vegetação decorre do arranjo das espécies de plantas no espaço como um resultado das complexas interações bióticas e abióticas atuando no tempo e no espaço. A vegetação pode ser caracterizada por meio de descritores qualitativos (fisionomia, por exemplo) e quantitativos (descritores da estrutura da vegetação, como densidade, estratificação, etc.) e pode modificar-se em consequência de influências atuais (Miranda 1995).

Se a fisionomia da vegetação resulta do predomínio de uma ou poucas formas de plantas, então, para estudar a fisionomia da vegetação, ou fitofisionomia, há necessidade prévia de um sistema de classificação da forma das plantas. Humboldt importou (Pécheux & Fichant 1971) o conceito de fisionomística (ou fisionômica ou fisionomia) de Johann Kaspar Lavater, que, entre 1775 e 1778, publicara na Alemanha um livro em quatro volumes sobre os traços faciais humanos e suas relações com o caráter (Beck 1987). Lavater afirmou que formas externas do rosto de uma pessoa poderiam

indicar características internas relacionadas ao seu caráter, chamando de fisionomia (ou fisionômica ou fisionomística) o estudo dessas relações. Com o tempo, a palavra fisionomia passou a significar os traços faciais gerais de uma pessoa.

Mas, quais são os caracteres da vegetação que poderiam ser considerados análogos aos traços faciais humanos e permitiriam descrever uma fisionomia da vegetação? Humboldt juntou o conceito de fisionomia com o de forma ou tipo ou essência de Aristóteles (Beck 1987). Para Aristóteles, tudo o que existe seria constituído por forma, sendo a forma a realidade acabada da matéria e esta, a possibilidade da forma. A forma não seria apenas o formato final de uma porção de matéria, mas a força — uma necessidade, um impulso interno — que modelaria a matéria visando a um formato com um propósito específico, seria a realização de uma capacidade potencial da matéria, a soma dos poderes existentes em qualquer coisa a fazer, ser ou tornar-se. A natureza seria a conquista da matéria pela forma, a marcha constante da vida (Durant 1996).

Como era o contexto teórico em que Humboldt juntou os conceitos de forma e fisionomia? Humboldt era amigo de Johann Wolfgang von Goethe, filósofo que participou de um movimento conhecido como Filosofia Naturalista ou Metafísica da Natureza, na Alemanha do século XVIII. Um dos pontos fundamentais dessa filosofia era o conceito do tipo ideal (*Stamm* de Kant, ou *Urtyp* de Goethe), algo que não existia no mundo real, mas que funcionava como uma idéia reguladora do raciocínio. O tipo ideal teria sido inicialmente criado pelo Espírito do Universo. A idéia do tipo ideal poderia ser inferida a partir da observação de que grupos inteiros de seres orgânicos tinham a mesma unidade de plano estrutural do corpo. Daí resultava que todas as criaturas vivas seriam variantes de um ou poucos modelos ou projetos ideais e gerais, criados pelo Espírito do Universo. Na década de 1780, Goethe pesquisou qual seria o modelo ou projeto ideal do mundo vegetal, com base em que, com o conhecimento de tal modelo “e com a respectiva chave nas mãos, ficaremos capacitados a produzir uma variedade infinita de plantas. Serão elas, num sentido estrito, vegetais lógicos; em outras palavras, mesmo que não tivessem vida no mundo real, poderiam vir a existir”. Goethe considerou as várias espécies de plantas como modificações lógicas de um único tipo ideal (*Urtyp*). Acreditava-se que o Espírito do Universo estava plenamente manifesto na mente humana. Então, os processos lógicos da razão deveriam representar o desenvolvimento da natureza. Com base nisso, Goethe sugeriu, em 1795, que haveria um único tipo ideal estrutural para o mundo vegetal e outro para o mundo animal (Mason 1964). O advento do Romantismo na Alemanha e da Revolução Francesa, em 1789, principalmente, e também um melhor entendimento dos fósseis

modificaram profundamente a noção de tipo ideal, ao enfatizarem uma percepção do mundo como em um permanente fluxo histórico, alterando radicalmente a idéia de tempo. Na Biologia, o tipo ideal passou a ser não mais apenas uma idéia reguladora do raciocínio da Metafísica, mas a estrutura básica arquetípica de grupos de organismos de mesma filogênese (Lenoir 1978).

Humboldt (1807) propôs a tipificação de quinze (na versão francesa) ou dezessete (na versão alemã) “formas vegetais principais (*Hauptformen*), às quais se reduz a maior parte das outras e que representam ora famílias ora grupos mais ou menos análogos entre si”. A fisionomia da vegetação seria imposta pelos traços dominantes de uma ou poucas formas dos vegetais, que poderiam ter, por exemplo, forma de palmeira, de bananeira, de cacto, de malvácea, de mimosa, de musgo, de grama, etc. (Shimwell 1971). Humboldt (1807) escreveu: “Trata-se dos grandes contornos que determinam a fisionomia da vegetação e da analogia de impressão que recebe o contemplador da natureza. (...) É da beleza absoluta das formas, da harmonia e do contraste que surgem de seu [da vegetação] conjunto que consiste o caráter da natureza desta ou daquela região”. Apesar de ser uma tentativa de separar a fisionomia da taxonomia, a denominação das formas vegetais de Humboldt ainda se prendia aos nomes dos táxons. As formas vegetais estabeleceriam as divisões fisionômicas da vegetação mundial. Dessa maneira, Humboldt criou a disciplina Geografia das Plantas, “a ciência que considera os vegetais sob os aspectos de suas associações locais nos diferentes climas” (in Acot 1990) e colocou a vegetação, e não mais a espécie, como o objeto, a unidade de estudo.

Martius (1824) foi um dos primeiros a aplicar os conceitos de fisionomia da vegetação e de forma de planta, descrevendo a vegetação do Brasil. Considerou a fisionomia da vegetação como um componente da paisagem e como indicativo das condições predominantes. Para Martius (1824), as formas das plantas e a fisionomia da vegetação teriam, portanto, um caráter funcional, diferindo das idéias de Humboldt. A fisionomia da vegetação do Brasil seria decorrente do predomínio de certos grupos taxonômicos com certa forma. As variações fisionômicas seriam como variações sobre um mesmo tema, em que o tamanho das plantas e a densidade da vegetação teriam grande importância. As variações da fisionomia da vegetação do Brasil seriam condicionadas pelas variações do relevo e da densidade da rede hidrográfica, em que a variação da latitude seria muito mais importante que a proximidade do mar (variação da longitude). Distinguiu várias formas de plantas, como ervas (destacando relva tiliforme<sup>1</sup>, gramínea em tufo<sup>2</sup>, gramínea arbustiforme, bromélia, tilândsia,

---

<sup>1</sup> A palavra tiliforme vem de tilha, que significa chão, assoalho. Neste caso, refere-se à erva baixa, que recobre todo o chão, como se fosse um tapete. Também se usa a expressão erva relvosa como sinônimo de erva tiliforme.

parasitas e erva litiforme, isto é, rosulada), arbusto, árvore (baixa ou alta, destacando o pinheiro brasileiro), palmeira, trepadeira (destacando os cipós como trepadeiras lenhosas), canela-de-ema (forma de *Vellozia*) e cacto em candelabro. Porém, não definiu cada forma de planta. Classificou a fisionomia da vegetação brasileira em floresta e campo (toda vegetação que não forma propriamente uma floresta). Dividiu as florestas em: a) florestas úmidas (sempre verdes, como a oriental, atlântica ou mata geral e a amazônica ou mata virgem); b) florestas com árvores decíduas entremeadas, como a floresta ocidental; c) florestas secas decíduas (caatinga); d) florestas esporádicas (capões) em região de campo; e e) capoeira (vegetação espessa de árvores e arbustos de rápido crescimento que revestem áreas onde a mata original foi cortada). Dividiu os campos em várias categorias, como campo limpo, campo fechado, campo seco decíduo, tabuleiro, matagal, palmeiral, várzeas brejosas, pantanais e banhados. Descreveu cada fisionomia a partir das formas e grupos taxonômicos predominantes.

Em 1838, Grisebach estabeleceu o conceito de formação vegetal, que desenvolveu e sistematizou em 1872. Grisebach (1838 *in* Whittaker 1962) usou o termo formação para designar um grupo de plantas com um caráter fisionômico definido, como um prado, uma floresta, etc., podendo ser caracterizado por uma única espécie social dominante, ou por um conjunto de espécies dominantes pertencentes a uma família, ou por um agregado de espécies de táxons diferentes, mas com alguma peculiaridade comum, como, por exemplo, um prado alpino, que consiste quase inteiramente de ervas perenes. As formações vegetais seriam reconhecidas através de sua fisionomia, que seria decorrente do predomínio de certas formas vegetais dominantes e estas seriam dependentes do tipo de clima (Cain 1950). O sistema de Grisebach de 1838 tentava também denominar as formas de plantas não mais com os nomes de grupos taxonômicos, como fizera Humboldt, mas de modo independente. Porém, ainda conservava muitos nomes vindos da taxonomia. Assim, no início, tanto a fisionomia quanto a composição taxonômica eram usadas para caracterizar unidades de vegetação (Whittaker 1962). Em 1872, Grisebach (*in* Whittaker 1962) modificou seu conceito, passando a usar a palavra formação para designar cada um dos grandes tipos fisionômicos de vegetação mundial. O sistema de Grisebach descrevia sessenta formas vegetais (Pavillard 1935) e tentava mostrar uma ligação entre a forma externa das plantas e as condições do ambiente, especialmente do clima (Warming 1909). Kerner (1863 *in* Conard 1951), como Martius em 1824, usou poucas formas

---

<sup>2</sup> Essa forma recebe o nome de graminóide cespitoso, isto é, que forma touceiras, deixando entre elas um espaço de solo nu.

básicas, “que saltam aos olhos à primeira vista de uma paisagem e que geralmente dão a expressão característica de toda a formação vegetal”. No livro publicado em 1863 sobre a vida vegetal na bacia do Danúbio (*in* Conard 1951), Kerner propôs nomes sem relação com a taxonomia e definiu como formas básicas: árvore, arbusto, erva alta, erva, planta-folha, planta-carpete, trepadeira, planta-corda, colmo, graminóide, crustosa e esponjosa.

Em 1882, Vesque publicou um trabalho em que comparava a anatomia de muitas espécies de plantas e discutia o conceito de espécie vegetal do ponto de vista de suas adaptações às condições do ambiente. Nesse artigo, Vesque definiu um novo termo – efarmonia – para referir-se ao estado da planta adaptada e chamou de efarmose o processo de adaptação dos organismos expostos a novas condições. Em 1885, Reiter introduziu o termo ecologia nos estudos da vegetação para referir-se às relações recíprocas das plantas entre si e com o meio externo. Embora não tenha definido o que entendia por Ecologia, usou-a com o mesmo sentido dado por Haeckel, em 1886, de Ecologia como uma ciência independente (Warming 1909). A partir do trabalho de Reiter de 1885, a forma das plantas passou a ser encarada não mais como algo estético, mas como um efeito, significando o resultado da adaptação evolutiva do organismo às pressões seletivas do ambiente e originando a noção do aspecto funcionalmente adaptativo da forma de vida da planta (Pavillard 1935).

Durante todo esse tempo, vários sistemas de classificação da forma dos vegetais terrícolas surgiram. Anda hoje, continuam a surgir, baseados em características ora predominantemente funcionais ora predominantemente fisionômicas. Tais abordagens estabelecem grandes controvérsias entre efarmonistas e fisionomistas, que continuam até hoje, embora com outras denominações. Um desses sistemas de maior coerência interna e de mais ampla aceitação é o de Raunkiaer. Os objetivos deste trabalho são apresentar os sistemas de formas de vida e de classificação da área foliar de Raunkiaer, comentar seus alcances, limitações e significados e orientar sua aplicação prática. Será adotada uma abordagem ampla dos atributos fisionômicos (Martins 1990) da comunidade, de modo que os atributos considerados aqui como fisionômicos podem ser considerados por outros autores como fisionômico-funcionais, fisionômico-estruturais, ou mesmo exclusivamente funcionais ou exclusivamente estruturais.

### **Conceitos básicos sobre o sistema de formas de vida de Raunkiaer**

Para estabelecer um sistema de classificação de formas de vida de plantas, é necessário aceitar certas premissas, das quais as principais são (Cain 1950): a) as plantas têm diferentes amplitudes em seus limites de tolerância, isto é, elas são diferentemente limitadas em sua capacidade de resistir às restrições ambientais; b) há uma correlação entre morfologia e adaptação; e c) uma planta que tem sucesso em sobreviver representa uma integração fisiológica automática de todos os fatores de seu ambiente.

Em 1904, Raunkiaer propôs um sistema provisório de classificação de formas de vida vegetal, tendo por base as idéias de Drude. Em 1887, 1889, 1890 e 1896, Drude teve publicados seus livros com um ponto de vista biológico-geográfico baseado em duas questões principais: 1) Qual é o papel funcional que uma certa espécie de planta desempenha na vegetação de um dado lugar?; 2) Como tal espécie completa seu ciclo de vida sob as condições prevalecentes em seu hábitat? Drude notou que os caracteres da planta que ele deveria considerar como os mais importantes para responder a tais questões eram o tempo de vida dos órgãos, as medidas protetoras contra injúrias durante o período de repouso e a posição da gema vegetativa no eixo principal que sofre hibernação (Warming 1909). O sistema de Raunkiaer baseou-se no grau de proteção conferido às gemas vegetativas da planta, proteção que permitiria às gemas sobreviverem a uma estação climática adversa, possibilitando a sobrevivência da planta por brotamento na estação climática propícia (Braun-Blanquet 1979). Se não houvesse uma estação climática desfavorável, ou se esta fosse muito branda, as gemas vegetativas poderiam ficar expostas totalmente à atmosfera, ou apresentar um mínimo de proteção. Mas, se houvesse uma estação climática desfavorável, cada vez mais severa em diferentes climas, as gemas vegetativas ficariam cada vez mais protegidas, até ficarem enterradas abaixo da superfície do solo, ou protegidas no interior das sementes. Tal sistema foi depois aperfeiçoado e complementado pelo próprio Raunkiaer e por outros autores.

Raunkiaer considerou três aspectos fundamentais para a seleção dos caracteres a serem usados no reconhecimento e classificação das relações entre formas de vida das plantas e o clima (Cain 1950): a) o caráter deveria ser estrutural e essencial, representando uma adaptação morfológica importante; b) o caráter deveria ser suficientemente óbvio, de modo que a forma de vida da planta pudesse ser facilmente atribuída; c) todas as formas de vida usadas deveriam ter uma natureza tal que constituiriam um sistema homogêneo, representando um único ponto de vista ou aspecto das

plantas. Raunkiaer tinha intenção de que o sistema devesse ser fácil de usar, pudesse ser aplicado a exsicatas de herbário e permitisse quantificação e tratamento estatístico dos dados (Pavillard 1935)<sup>3</sup>. Assim, a Fitogeografia poderia beneficiar-se da introdução de métodos de análise quantitativa, tornando-se menos confusa e mais objetiva e permitindo tanto o teste de hipóteses já levantadas quanto a proposição de novas hipóteses. Outra idéia de Raunkiaer era uma correspondência biunívoca entre formas de vida e clima: se as formas de vida representam adaptações a condições climáticas, então as condições climáticas predominantes podem ser indicadas pelo predomínio de certas formas de vida. Dessa maneira, Raunkiaer criou a noção de fitoclima e propôs a confecção de um espectro biológico para expressá-lo. O espectro biológico é a representação proporcional, em porcentagem, do número de espécies da flora de uma determinada região que pertence a cada forma de vida. Se a flora de cada região pode ser representada por um espectro biológico, então não há exclusividade das formas de vida, isto é, não há uma forma de vida que só ocorra num certo tipo climático e mais de uma forma de vida ocorre associada a esse tipo climático. Para facilitar comparações entre espectros biológicos, Raunkiaer propôs um espectro biológico normal, correspondente à flora vascular mundial, para melhor caracterizar os desvios de um dado espectro em relação ao normal. Raunkiaer selecionou 1000 espécies da flora mundial, de modo a representar uma amostra aleatória e, a partir dessa amostra, construiu o espectro biológico normal (Cain 1950). Então, comparando o espectro biológico de cada região com o espectro biológico normal, Raunkiaer distinguiu, com base nos desvios em relação ao espectro biológico normal, quatro fitoclimas: a) fitoclima fanerofítico (clima equatorial de caráter oceânico<sup>4</sup> dos trópicos quentes úmidos); b) fitoclima terofítico (clima mediterrâneo, de inverno chuvoso e verão seco, e dos desertos tropicais e subtropicais); c) fitoclima hemicriptofítico (clima temperado das latitudes médias, incluindo as florestas aciculifoliadas, florestas decíduas e estepes mais úmidas); e d) fitoclima camefítico (clima ártico das altas latitudes e altitudes). Raunkiaer delimitou regiões fitoclimáticas traçando linhas que ligavam floras com espectros biológicos semelhantes e chamou tais linhas de isobiócoras. Raunkiaer era dinamarquês, e o conjunto de seus trabalhos referentes a formas de vida e suas aplicações foi traduzido para o inglês sob a forma de um livro (Raunkiaer 1934).

---

<sup>3</sup> Daí a importância de registrar corretamente as características da planta e de seu ambiente, quando da coleta da planta no campo.

<sup>4</sup> O caráter oceânico, ou oceanidade, de um clima opõe-se ao caráter continental, ou continentalidade. Num clima oceânico, os elementos climáticos (chuva, temperaturas, etc.) variam muito pouco durante os meses do ano, isto é, apresentam pequenas amplitudes anuais. Num clima continental, a variação dos elementos climáticos apresenta uma grande amplitude entre os meses do ano.

Atualmente, a noção de estação desfavorável não está ligada apenas ao clima. Durante a estação desfavorável, as plantas podem sofrer diferentes modificações, que podem variar desde a morte total ou parcial da planta até modificações do sistema fotossintético, incluindo parada ou forte diminuição do crescimento, alterações da forma das folhas ou da planta e modificações metabólicas. O conjunto de tais modificações possibilita a sobrevivência da planta durante a estação desfavorável e é chamado de pausa (Sarmiento 1984). O conceito de estação desfavorável é muito relativo e depende totalmente do hábitat e do ambiente. No conceito de estação desfavorável, está implícita a noção de uma variação mais ou menos periódica do ambiente, com alternância entre favorabilidade e desfavorabilidade. Assim, a estação desfavorável pode ser o frio do inverno dos climas temperados e polares, a seca do outono-inverno dos climas tropicais, a seca do verão dos climas mediterrâneos, etc. A estação desfavorável pode ser intensificada ou modificada, isto é, modulada pela ocorrência de outros eventos, como, por exemplo, o fogo, que geralmente ocorre associado à estação seca. Plantas que vivem em habitats diferentes de um mesmo ambiente podem sofrer a estação desfavorável pela ação de eventos muito diferentes. Por exemplo, em uma planície inundável, como o Pantanal de Mato Grosso, onde há uma sucessão ciranual de fases hídricas, conhecidas como enchente, cheia, vazante e seca, a estação desfavorável pode ser a seca para as plantas aquícolas, mas também pode ser a cheia para as terrícolas.

## Classes de formas de vida de Raunkiaer

O sistema de formas de vida de Raunkiaer foi proposto para ser aplicado às plantas vasculares. Num primeiro passo, as espécies de uma certa flora são agrupadas em classes de formas de vida. Em seguida, dentro de cada classe, as espécies são atribuídas a grupos de formas de vida e, dentro de cada grupo, podem ser atribuídas a subgrupos. Os principais grupos – terófitos, geófitos, hemicriptófitos, caméfitos e fanerófitos (Figura 1) – são comentados a seguir.

**Terófitos**<sup>5</sup> (Th) são vegetais que completam seu ciclo de vida, desde a germinação até a maturação de seus frutos, dentro de uma mesma estação favorável e cujas sementes sobrevivem à estação desfavorável protegidas pelo substrato. Representam o máximo grau de proteção à gema vegetativa, pois esta está presente no próprio eixo embrionário e protegida pelos envoltórios da semente, que pode apresentar processos de quiescência ou dormência. Apresentam ampla distribuição geográfica, provavelmente em decorrência de síndromes e modos eficientes de dispersão. Ocorrem principalmente em desertos, em regiões estépicas<sup>6</sup> quentes (Braun-Blanquet 1979), em regiões que recebem elevada densidade de fluxo de radiação global (Daget 1980), em regiões em que o verão é seco. Em suma, os terófitos são predominantes em climas em que há uma severa restrição hídrica, em que a estação favorável é curta ou imprevisível, porém são muito pouco representados na tundra (Cain 1950). Sob essa condição, os terófitos representam uma estratégia de escape, que resiste à deficiência hídrica sobrevivendo ao período seco sob a forma de sementes dormentes (Crawley 1986). A maior parte das espécies invasoras de cultura pertence aos terófitos, provavelmente em decorrência de sua origem fitogeográfica (de regiões estépicas) e também do aumento da densidade de fluxo de radiação global que atinge o solo de culturas abertas (Daget 1980), ou porque a forma terofítica talvez seja uma estratégia de sucesso em áreas antropicamente perturbadas. Um exemplo típico é o picão *Bidens pilosa*.

**Geófitos** (G) apresentam gemas vegetativas no sistema subterrâneo. Este representa uma estrutura de armazenamento e brotamento (além de fixação, absorção e condução), cujas gemas,

---

<sup>5</sup> O sufixo “-fíto” vem do grego “φυτο” (phyto, que significa planta), uma palavra masculina, o que deve ser mantido em português. Dessa forma, deve se escrever “terófito” e não “terófita”. Isso é válido para os demais casos.

<sup>6</sup> Uma estepe é um prado graminóide estacional, com ocorrência de uma estação biologicamente seca. Prado é uma vegetação herbácea, sem elementos lenhosos. Graminóide é uma forma de erva com folhas lineares e eretas, sem restrição quanto ao grupo taxonômico, podendo ser Poaceae, Xyridaceae, Eriocaulaceae, Amaryllidaceae, Liliaceae, etc. Em Biogeografia, uma estação climática biologicamente seca é definida como aquela em que a precipitação (P) no mês

enterradas no solo, ficam pouco vulneráveis à estação desfavorável. Aquelas estruturas subterrâneas podem ser bulbos ou cormos, tubérculos, rizomas, sóboles ou mesmo raízes gemíferas. Durante a estação desfavorável, todo o sistema aéreo dos geófitos seca e a planta passa completamente despercebida ao observador, a menos que este cave o solo à procura daquelas estruturas<sup>7</sup>. No início da estação ativa (estação favorável), os geófitos brotam graças às reservas acumuladas em seu sistema subterrâneo e restauram seu sistema aéreo, podendo florescer e frutificar. Geófitos ocorrem principalmente em climas com restrição hídrica estacional, secos e quentes, que apresentam uma estação favorável curta, como em desertos quentes. Também são comuns em climas mediterrâneos (com seca no verão e chuva no inverno), em algumas estepes e sob a floresta temperada decídua, na qual brotam rapidamente antes de o dossel da floresta estar completamente coberto de folhas (Cain 1950). Representam também uma estratégia de escape à deficiência hídrica, sobrevivendo ao período seco pela perda da superfície transpiratória do sistema aéreo e manutenção de um sistema subterrâneo de reserva e brotamento (Crawley 1986). Um exemplo típico é a cebola *Alium cepa*. No sistema original de Raunkiaer, os geófitos formavam um grupo dentro da classe dos **Criptófitos** (Cr), que incluíam também plantas aquáticas: os helófitos (fixos no fundo, com eixos caulinares parcialmente emergentes, ou apenas as folhas emergindo para fora da superfície da água) e os hidrófitos (submersos ou flutuantes, com apenas as flores emergentes). Apenas essas duas formas revelaram-se inadequadas para classificar toda a variação das plantas aquáticas, e essa classificação foi abandonada, mas foram mantidos os criptófitos terrícolas (geófitos).

**Hemicriptófitos** (H) apresentam gemas vegetativas também no sistema subterrâneo, mas no nível do solo e não abaixo dele como os geófitos. Frequentemente, tais gemas são protegidas por escamas, folhas ou bainhas foliares vivas ou mortas. Apresentam grande variação de formas, podendo formar touceiras ou rosetas, ter hábito reptante ou trepador, ou apresentar um único eixo aéreo ereto. Graças à variedade de formas, os hemicriptófitos são manifestamente dominantes nas regiões de latitudes médias, isto é, excluindo as regiões secas, as úmidas quentes e as polares extremas, os hemicriptófitos são dominantes em todas as floras mundiais. São particularmente abundantes em florestas temperadas decíduas, pradarias temperadas e nas tundras, exceto nas

---

é menor que o dobro da temperatura média no mês (T) e em que no mês anterior choveu menos que 100 mm (Rizzini & Pinto 1964).

<sup>7</sup> Muitos autores, geralmente biogeógrafos, chamam tais plantas de anuais devido ao desaparecimento da parte aérea. Na realidade, são plantas perenes segundo o conceito da Fitodemografia (Silvertown & Doust 1993). Assim, apenas os terófitos seriam realmente anuais.

condições mais extremas (Cain 1950). Durante a estação inativa (estação adversa), o sistema aéreo dos hemicriptófitos seca e, além de as gemas ficarem protegidas no nível do solo pelas estruturas mencionadas acima, podem também ser protegidas pela camada de serapilheira, ou podem ficar protegidas por uma camada de neve, que funciona como isolante. Hemicriptófitos ocorrem em climas onde há uma estacionalidade forte, como nos climas temperados frios. Ocorrem também em altas altitudes, em montanhas, acima da linha de árvores<sup>8</sup>. Espécies de cerrado que apresentam xilopódio e que perdem periodicamente (na estação adversa) seu sistema aéreo foram consideradas hemicriptófitos por Mantovani (1983). Como perdem todo o seu sistema aéreo durante a estação desfavorável, os hemicriptófitos passam despercebidos ao observador, a menos que este procure pelas bases dos ramos secos ou cave o solo à procura do sistema subterrâneo<sup>3</sup>. Um exemplo típico é a cenoura *Daucus carota*. Em seu sistema original, Raunkiaer dividiu os hemicriptófitos em proto-hemicriptófitos (sem roseta), hemicriptófitos parcialmente rosulados (o escapo floral apresenta folhas na base e brácteas na parte apical) e hemicriptófitos rosulados (o escapo floral só apresenta brácteas).

**Caméfitos** (Ch) apresentam gemas vegetativas no sistema aéreo, acima da superfície do solo, porém abaixo de uma certa altura, que varia segundo diferentes autores; ou, se apresentam alturas maiores que aquela, seus ramos secam e caem periodicamente (na estação adversa), de modo que a planta se reduz a um sistema aéreo não mais alto que 25 cm (Raunkiaer 1934) ou 50 cm (Dansereau 1957). Na estação adversa, as gemas vegetativas dos caméfitos ficam protegidas pelos restos mortos do sistema aéreo, ou pela camada de serapilheira, ou por uma camada de neve que funciona como isolante, ou ainda pelo sistema aéreo muito denso, que pode permanecer vivo (se a planta for menor que 25 ou 50 cm de altura e não seca periodicamente). Assim, os caméfitos apresentam estratégias de sobrevivência tanto de escape (as que mostram regressão periódica do sistema aéreo) como de tolerância ou evitação (as que não mostram aquela regressão) e, por isso, constituem uma classe heterogênea e numerosa de formas de vida, ocorrendo em vários tipos de vegetação. Geralmente, ocorrem em ambientes submetidos a grande exposição climática, onde predominam fortes ventos

---

<sup>8</sup> A linha de árvores (*tree-line*, *timber-line*, em inglês) é representada por um nível, numa alta montanha, acima do qual não ocorrem mais árvores; ou por uma latitude além da qual também não ocorrem mais árvores. Espécies arbóreas ocorrentes em altitudes ou latitudes menores mostram redução progressiva de tamanho ao aproximarem-se da linha de árvores, transformando-se em arbustos e plantas anãs (Daubenmire 1974). No Nordeste do Brasil, no domínio das caatingas, podem ocorrer linhas de árvores invertidas: nas maiores altitudes de elevações ocorrem florestas serranas cuja umidade é condicionada por chuvas de convecção forçada (as áreas de brejo), mas, em alguns locais, à medida que se desce a encosta, a umidade diminui, até que desaparecem as árvores e se entra na caatinga arbustiva.

frios e longos períodos de seca, chamados de desertos e semidesertos frios (Odum 1985), e na região ártica (Crawley 1986). Assim, são muito freqüentes em altas latitudes e altitudes, mas também são abundantes em florestas subtropicais sempre verdes, em florestas abertas mediterrâneas e em estepes mais secas (Cain 1950). Em seu sistema original, Raunkiaer dividiu os caméfitos em subarbustivos (os ramos produzidos na estação favorável são eretos e herbáceos, morrendo na estação desfavorável), passivos (sarmentos cujas porções apicais do caule são eretas), ativos (sarmentos com ápices caulinares não ascendentes) e almofadas ou coxins (arbustos lenhosos com eixos aéreos muito juntos e compactos, de comprimentos semelhantes irradiando-se de uma base comum).

**Fanerófitos** (Ph) apresentam gemas vegetativas acima de 25 cm (Raunkiaer 1934) ou 50 cm (Dansereau 1957) de altura, em sistemas aéreos bem expostos à atmosfera. Geralmente, são arbustos ou árvores (Cain 1950). Como geralmente as flutuações dos elementos climáticos aumentam com a distância ao solo (até uma certa altura), traduzindo-se em maiores restrições à sobrevivência do sistema aéreo da planta, os fanerófitos são subdivididos em grupos de acordo com sua altura (Cain & Castro 1959). Assim, em climas quentes e úmidos de grande oceanidade<sup>4</sup>, grandes árvores predominam na vegetação, provavelmente em decorrência de um uso competitivo de maiores quantidades de recursos por indivíduos maiores. Nas regiões de florestas temperadas decíduas ou de florestas temperadas aciculifoliadas, em que a estação desfavorável é pouco severa, também há predomínio de grandes árvores na vegetação e na flora vascular. Em climas de caráter continental, apresentando certa heterogeneidade estacional, excluindo-se os desertos quentes, árvores pequenas ou arbustos ainda poderão predominar na vegetação, mas a flora vascular como um todo será constituída predominantemente por espécies com outras formas de vida, como os hemicriptófitos (Crawley 1986). Assim, os fanerófitos constituem uma classe muito numerosa e podem apresentar também várias formas. Além de serem agrupados de acordo com sua altura, os fanerófitos podem receber mais especificações, referentes a seu caráter decíduo ou perenifólio e à presença de estruturas protetoras das gemas vegetativas. Este último caráter não é facilmente determinado, pois há uma variação contínua do grau de proteção da gema, que pode ser conferido pela presença de pêlos, escamas, catafilos, estípulas, ou simplesmente por um tufo de primórdios foliares ou de folhas (jovens ou velhas, pequenas ou grandes). A perda de folhas pode ser encarada como uma estratégia de escape à deficiência hídrica, mas tal interpretação deve ser feita com cuidado (Givinish 1984), pois pode estar relacionada à fertilidade do solo (Matthes *et al.* 1988) e às estratégias reprodutivas (Martins 1982). No sistema original, Raunkiaer dividiu os fanerófitos em 15 subtipos, incluindo as

trepadeiras, as parasitas e os epífitos: fanerófitos herbáceos (único subtipo), fanerófitos perenifólios ou decíduos com ou sem cobertura da gema (12 subtipos de acordo com a altura), fanerófitos com caule suculento (único subtipo) e fanerófitos epifíticos (único subtipo).

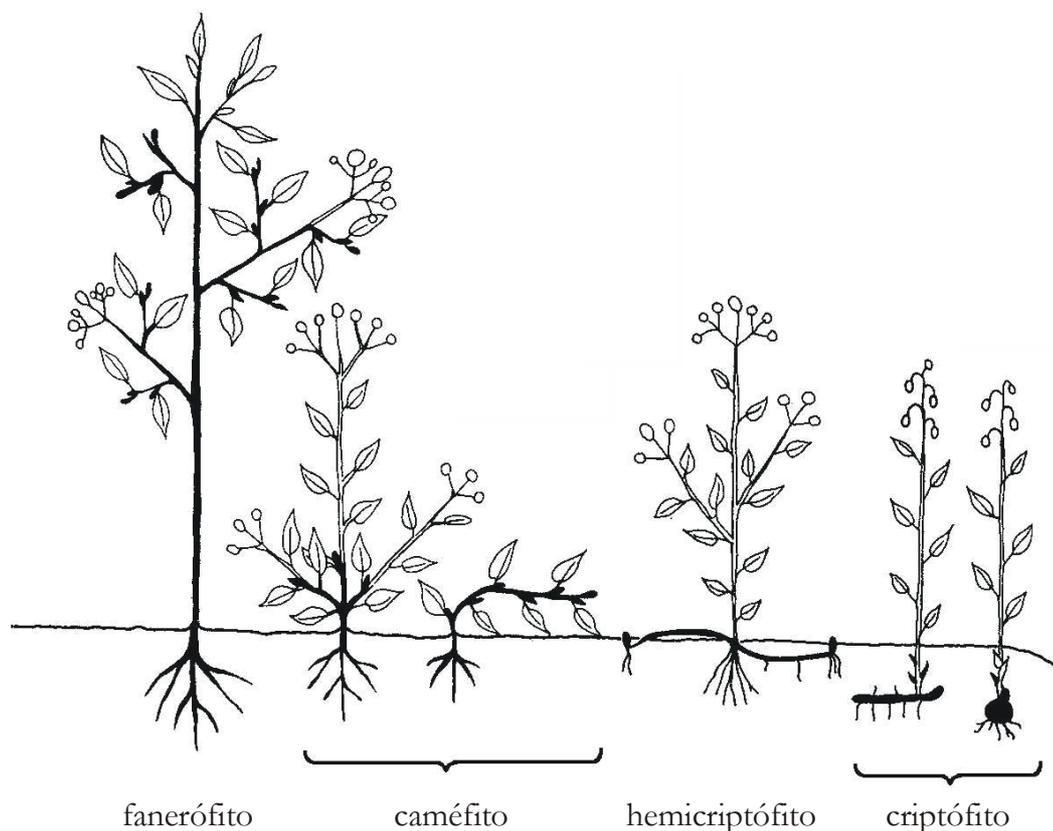


Figura 1 – Formas de vida segundo a classificação de Raunkiaer (1934).

**DAR EXEMPLOS DE ESPECTROS BIOLÓGICOS MUNDIAIS. INCLUIR A TABELA DO TRABALHO PUBLICADO NA REVISTA FLORA. VERIFICAR SE OS ESPECTROS FORNECIDOS POR CAIN (1950) CONSTAM DAQUELA TABELA. SE NÃO CONSTAM, DEVEM SER INCLUÍDOS.**

### **O espectro normal**

Como, ao elaborar seu sistema de classificação de formas de vida das plantas, Raunkiaer (1934) tencionava utilizá-lo para comparar o crescimento das plantas de várias regiões, ele achou necessário obter uma base comum de comparação. Assim, ele procurou uma maneira de comparar o espectro biológico de cada flora e decidir se o espectro em questão pertencia a um ou outro fitoclima. Os espectros poderiam ser comparados com o espectro biológico de toda a flora terrestre, espectro este que ele chamou de “espectro normal”. Naturalmente, como não seria possível obter a forma de vida de todas as espécies de fanerógamas da Terra, Raunkiaer se utilizou do *Index Kewensis* e escolheu nele sistematicamente 1000 espécies. Em 1908, ele determinou a forma de vida de 400 espécies e, em 1916, das restantes.

Raunkiaer encontrou a seguinte proporção: 46% de fanerófitos, 9% de caméfitos, 26% de hemicriptófitos, 6% de criptófitos e 13% de terófitos (Figura 2). Essa distribuição, portanto, ele considerou como o “espectro normal”, que seria representativo da distribuição das formas de vida na flora mundial. Se, em uma dada flora, a porcentagem de uma determinada forma de vida for maior do que a esperada de acordo com o espectro normal, então o fitoclima da região em questão seria caracterizado por essa forma de vida. Por exemplo, na figura 3, há espectros biológicos de vários tipos vegetacionais. Comparando estes com o espectro normal, chegamos à conclusão de que o deserto está situado sob um fitoclima terofítico, a floresta pluvial tropical, sob clima fanerofítico, e assim por diante.

Como podemos comparar um dado espectro com o espectro normal de uma maneira quantitativa? Um modo de se comparar uma distribuição de frequências observada com outra esperada é por meio do teste de qui-quadrado (Zar 1999). Podemos comparar o espectro biológico da área em questão com o espectro normal e testar a hipótese nula de que ambos são iguais. Se o teste não rejeitar a hipótese nula, então os dois espectros são iguais; se o teste rejeitar a hipótese nula, então o espectro da área de estudo é significativamente diferente do espectro normal. No exemplo 1, comparamos o espectro biológico de uma área de cerrado em Pirassununga (Batalha *et al.* 1997) com o espectro normal de Raunkiaer. O mesmo teste de qui-quadrado pode ser usado para comparar espectros biológicos de duas áreas entre si (Exemplo 2).

INCLUIR TAMBÉM A IDÉIA DE ESPECTRO DE FREQUÊNCIA DE RAUNKIAER.

COMO COMPARAR MAIS DE DOIS ESPECTROS BIOLÓGICOS?

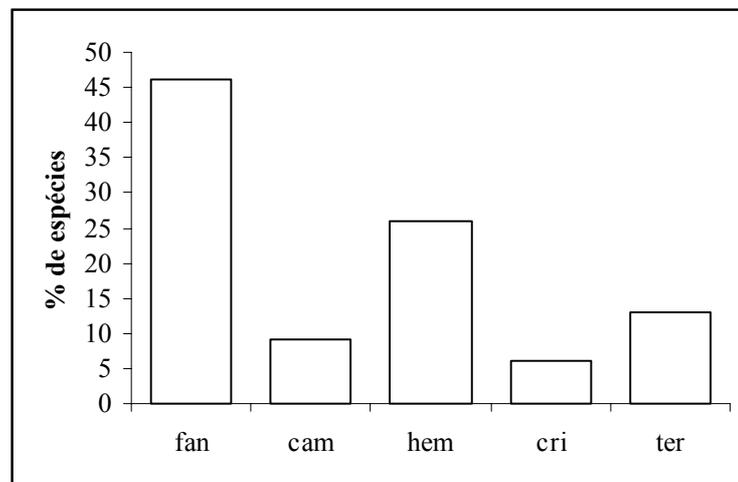
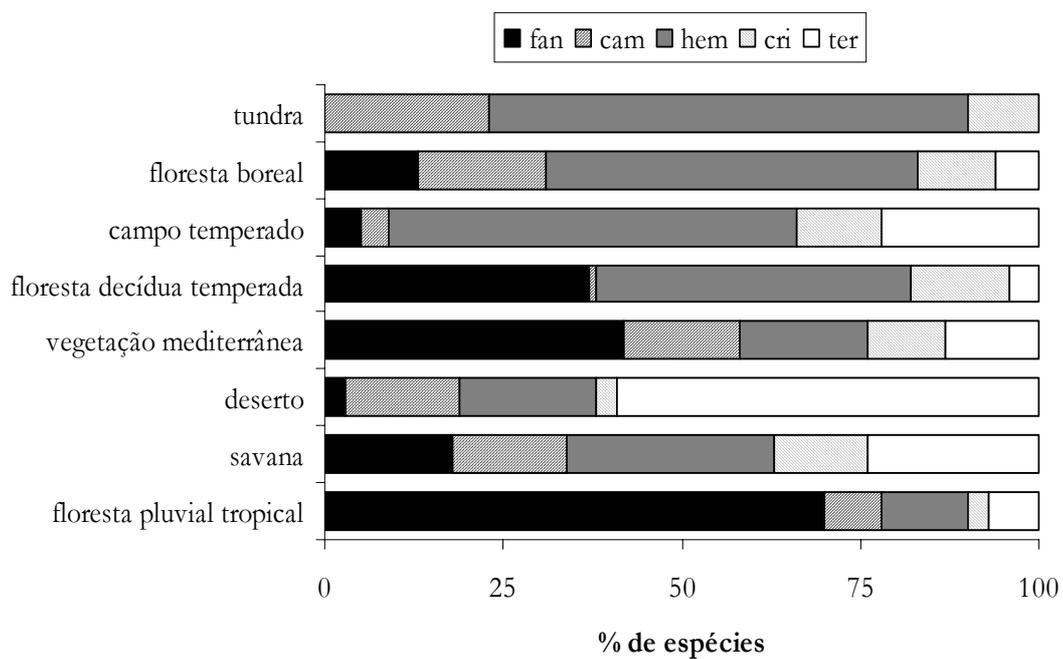


Figura 2 – Espectro biológico normal de Raunkiaer (1934). Legenda: fan = fanerófito, cam = caméfito, hem = hemicriptófito, cri = criptófito, ter = terófito.



ACRESCENTAR UMA BARRA CORRESPONDENTE AO ESPECTRO BIOLÓGICO NORMAL.

Figura 3 – Espectros biológicos em várias formações vegetais segundo Raunkiaer (1934). Legenda: fan = fanerófito, cam = caméfito, hem = hemicriptófito, cri = criptófito, ter = terófito.

---

**Exemplo 1 – Comparando o espectro biológico de uma determinada área com o espectro normal de Raunkiaer**

Se quisermos comparar o espectro biológico de uma determinada área com o espectro normal de Raunkiaer para saber se eles diferem entre si, devemos utilizar o teste de qui-quadrado (Zar 1999). Como exemplo, usaremos um espectro biológico encontrado em uma área de cerrado em Pirassununga (Batalha *et al.* 1997), onde foram encontradas 358 espécies, distribuídas da seguinte forma nas classes de formas de vida:

<b>Pirassununga</b>	<b>total</b>	<b>fan</b>	<b>cam</b>	<b>Hem</b>	<b>cri</b>	<b>ter</b>
<b>nº de spp.</b>	358	151	55	125	4	23
<b>%</b>	100	42,18	15,36	34,92	1,12	6,42

1. Calcule as frequências esperadas para cada forma de vida, segundo o espectro normal de Raunkiaer. Para isso, multiplique a frequência de cada forma de vida no espectro normal pelo total de espécies encontradas em Pirassununga.

<b>Espectro normal</b>	<b>total</b>	<b>fan</b>	<b>cam</b>	<b>Hem</b>	<b>cri</b>	<b>ter</b>
<b>%</b>	100	46,00	9,00	26,00	6,00	13,00

$$\begin{aligned}\hat{p}_{fan} &= \frac{46}{100} * 358 & \hat{p}_{cam} &= \frac{9}{100} * 358 & \hat{p}_{hem} &= \frac{26}{100} * 358 & \hat{p}_{cri} &= \frac{6}{100} * 358 & \hat{p}_{ter} &= \frac{13}{100} * 358 \\ &= 164,68 & &= 32,22 & &= 93,08 & &= 21,48 & &= 46,54\end{aligned}$$

2. Construa uma tabela com o número encontrado de espécies e o esperado de acordo com o espectro normal.

	<b>total</b>	<b>fan</b>	<b>cam</b>	<b>Hem</b>	<b>cri</b>	<b>ter</b>
<b>observado</b>	358	151	55	125	4	23
<b>esperado</b>	358	164,68	32,22	93,08	21,48	46,54

3. Teste a hipótese nula de que os dois espectros são iguais pelo qui-quadrado.

$$H_0: EB_{pirassununga} = EB_{normal}$$

$$H_A: EB_{pirassununga} \neq EB_{normal}$$

Use a fórmula

$$\chi^2 = \sum_{i=1}^5 \frac{(p_i - \hat{p}_i)^2}{\hat{p}_i}, \text{ onde } p_i \text{ é a proporção observada em cada classe e } \hat{p}_i \text{ é a proporção esperada. Assim:}$$

$$\begin{aligned}\chi^2 &= \frac{(151 - 164,68)^2}{164,68} + \frac{(55 - 32,22)^2}{32,22} + \frac{(125 - 93,08)^2}{93,08} + \frac{(4 - 21,48)^2}{21,48} + \frac{(23 - 46,54)^2}{46,54} \\ &= 1,13 + 16,10 + 10,94 + 14,22 + 11,90 \\ &= \mathbf{54,32}\end{aligned}$$

4. Encontre o valor crítico da distribuição qui-quadrado com o número de graus de liberdade do teste

O número de graus de liberdade é igual ao número de classes menos um, ou seja:

$$gl = 5 - 1 = 4$$

Assim, procurando o valor crítico da distribuição qui-quadrado em uma tabela (Zar 1999), com 4 graus de liberdade e nível de significância ( $\alpha$ ) igual a 0,05, encontramos:

$$\chi_{0,05;4}^2 = 9,49$$

Como o valor do qui-quadrado encontrado ( $\chi^2 = 54,32$ ) é maior do que o valor crítico ( $\chi^2 = 9,49$ ), o valor de  $P$  é menor do que 0,05 ( $P < 0,001$ ). Logo, rejeitamos  $H_0$ .

**O espectro biológico de Pirassununga é significativamente diferente do espectro normal de Raunkiaer.**

---

## Exemplo 2 – Comparando os espectros biológicos de duas áreas entre si

Se quisermos comparar dois espectros biológicos para sabermos se são significativamente diferentes entre si, devemos construir uma tabela de contingência e aplicar o teste de qui-quadrado (Zar 1999). Como exemplo, compararemos dois espectros biológicos de duas áreas de cerrado, uma em Pirassununga (Batalha *et al.* 1997) e outra em Moji Guaçu (Mantovani 1983).

	<b>total</b>	<b>fan</b>	<b>cam</b>	<b>Hem</b>	<b>cri</b>	<b>ter</b>
<b>Pirassununga</b>						
<b>n° de spp.</b>	358	151	55	125	4	23
<b>%</b>	100	42,18	15,36	34,92	1,12	6,42
<b>Moji Guaçu</b>						
<b>n° de spp.</b>	521	168	73	232	11	37
<b>%</b>	100	32,25	14,01	44,53	2,11	7,10

1. Construa uma tabela de contingência com os **valores absolutos** do espectro biológico, isto é, com o número de espécies em cada forma de vida nas duas áreas, e os respectivos totais nas linhas e colunas.

<b>área</b>	<b>formas de vida</b>					<b>Total</b>
	<b>fan</b>	<b>cam</b>	<b>hem</b>	<b>cri</b>	<b>ter</b>	
<b>Pirassununga</b>	151	55	125	4	23	358 (= $L_1$ )
<b>Moji Guaçu</b>	168	73	232	11	37	521 (= $L_2$ )
<b>Total</b>	319 (= $C_1$ )	128 (= $C_2$ )	357 (= $C_3$ )	15 (= $C_4$ )	60 (= $C_5$ )	879 (= $n$ )

2. Para calcular o valor esperado em cada célula, divida a soma de sua coluna ( $C_j$ ) pelo total geral ( $n$ ) e, depois, multiplique pelo valor da soma de sua linha ( $L_i$ ).

$$\hat{p} = \frac{C_j}{n} * L_i$$

Assim, por exemplo, para a primeira célula, teremos:

$$\begin{aligned} \hat{p} &= \frac{319}{879} * 358 \\ &= 129,93 \end{aligned}$$

3. Construa uma tabela com os valores observados e esperados (entre parênteses).

<b>área</b>	<b>formas de vida</b>					<b>Total</b>
	<b>fan</b>	<b>cam</b>	<b>hem</b>	<b>cri</b>	<b>ter</b>	
<b>Pirassununga</b>	151	55	125	4	23	358
	(129,94)	(52,12)	(145,40)	(6,11)	(24,43)	
<b>Moji Guaçu</b>	168	73	232	11	37	521
	(189,09)	(75,86)	(211,61)	(8,89)	(35,55)	
<b>Total</b>	319	128	357	15	60	879

4. Teste a hipótese nula de que os dois espectros são iguais pelo qui-quadrado.

$$H_0: EB_{\text{pirassununga}} = EB_{\text{moji}}$$

$$H_A: EB_{\text{pirassununga}} \neq EB_{\text{moji}}$$

Use a fórmula

$\chi^2 = \sum_{i=1}^5 \frac{(p_i - \hat{p}_i)^2}{\hat{p}_i}$ , onde  $p_i$  é a proporção observada em cada classe e  $\hat{p}_i$  é a proporção esperada. Assim:

$$\begin{aligned} \chi^2 &= \frac{(151-129,94)^2}{129,94} + \frac{(55-52,12)^2}{52,12} + \frac{(125-145,40)^2}{145,40} + \frac{(4-6,11)^2}{6,11} + \frac{(23-24,43)^2}{24,43} + \\ &\quad \frac{(168-189,09)^2}{189,09} + \frac{73-75,86)^2}{75,86} + \frac{(232-211,61)^2}{211,61} + \frac{(11-8,89)^2}{8,89} + \frac{(37-35,55)^2}{35,55} \\ &= 3,42 + 0,16 + 2,86 + 0,72 + 0,08 + 2,35 + 0,11 + 1,96 + 0,50 + 0,06 \\ &= \mathbf{12,22} \end{aligned}$$

5. Encontre o valor crítico da distribuição qui-quadrado com o número de graus de liberdade do teste

O número de graus de liberdade é calculado da seguinte forma:

$$gl = (l - 1)(c - 1), \text{ onde } l \text{ é o número de linhas e } c \text{ é o número de colunas.}$$

No nosso exemplo:

$$gl = (2 - 1)(5 - 1) = 4$$

O valor crítico da distribuição qui-quadrado (Zar 1999), com 4 graus de liberdade e nível de significância ( $\alpha$ ) igual a 0,05, é igual a:

$$\chi_{0,05;4}^2 = 9,49$$

Como o valor do qui-quadrado encontrado ( $\chi^2 = 12,22$ ) é maior do que o valor crítico ( $\chi^2 = 9,49$ ), o valor de  $P$  é menor do que 0,05 ( $0,001 < P < 0,025$ ). Logo, rejeitamos  $H_0$ .

**O espectro biológico de Pirassununga é significativamente diferente do espectro de Moji Guaçu.**

### Classes de tamanho foliar

As diferentes estratégias de sobrevivência mostradas pelas formas de vida podem ser mais bem entendidas se for considerado também o tamanho da folha. Raunkiaer (1934) admitiu que as folhas deveriam mostrar adaptações às variações de disponibilidade hídrica e que os

problemas relacionados à economia hídrica seriam os mais importantes à sobrevivência da planta. Considerou que a forma do limbo foliar (inteiro ou lobado, profundamente partido, composto) e a área da folha seriam aspectos muito importantes relacionados à economia hídrica. Estabeleceu o tamanho máximo da menor classe de área foliar em 25 mm<sup>2</sup> (leptofilas<sup>9</sup>), e o limite máximo das demais classes foi obtido multiplicando-se por 9 o limite máximo da classe imediatamente inferior:

- a) leptofilas: até 25 mm<sup>2</sup>
- b) nanofilas: até  $9 \times 25 = 225$  mm<sup>2</sup>
- c) microfilas: até  $9^2 \times 25 = 2.025$  mm<sup>2</sup>
- d) mesofilas: até  $9^3 \times 25 = 18.225$  mm<sup>2</sup>
- e) macrofilas: até  $9^4 \times 25 = 164.025$  mm<sup>2</sup>
- f) megafilas: maior que 164.025 mm<sup>2</sup>.

Assim, Raunkiaer pensava que a diminuição da área foliar fosse um caráter morfológico óbvio e facilmente estimado, implicando em que a diminuição da superfície transpiratória pudesse ser usada como um índice de adaptação às condições climáticas prevalentes no ambiente da planta. O sistema de classes de área foliar de Raunkiaer foi modificado por Webb (1959), que propôs a criação da classe das notofilas para incluir áreas foliares entre 2.025 e 4.500 mm<sup>2</sup>, entre as microfilas e as mesofilas. Foi criada também a classe das afillas para incluir as plantas sem folhas, isto é, em que a área foliar fosse igual a zero e a fotossíntese fosse feita por outras estruturas.

Da mesma maneira que o fez para as formas de vida, Raunkiaer propôs a construção de espectros de área foliar para representar um certo tipo de vegetação e embasar inferências sobre condições climáticas prevalentes. Tornou-se possível, então, construir espectros biológicos e espectros de área foliar separadamente ou combinar os dois tipos de análise em uma descrição mais complexa e detalhada da vegetação.

A forma de vida e a classe de área foliar de uma planta são aspectos considerados como indicativos de estratégias de sobrevivência da planta, que decorreriam de processos evolutivos duradouros, tais como adaptações a fatores físicos, químicos e bióticos, por meio das atividades vitais ou peculiaridades do crescimento e desenvolvimento da planta. Por outro lado, a maneira característica como a planta dispõe no espaço as partes de seu corpo, para trocar matéria e energia com o ambiente do modo mais próximo do ótimo que lhe é possível, é denominada arquitetura (Horn 1971, Larcher 1986). Além das interações entre a arquitetura

---

<sup>9</sup> As palavras com o sufixo “-fila”, quando vindo do latim “phyllum” (folha), são paroxítonas. Assim, deve-se

da planta individual e seu ambiente aéreo, há também fortes interações entre a arquitetura aérea da vegetação e o perfil de velocidade do vento, e entre a arquitetura e o balanço energético.

A distribuição da velocidade do vento, no perfil da floresta, depende de sua arquitetura e diminui numa proporção inversa ao aumento do índice de área foliar<sup>10</sup>, ou ao acúmulo do número de folhas. A relação entre a arquitetura do sistema aéreo da vegetação e o ambiente abiótico é tão forte que medições de radiação podem ser empregadas para inferir sobre características arquiteturais da vegetação. Muitos outros fatores são afetados pela arquitetura do sistema aéreo da vegetação, como temperatura do ar e da folha; umidade relativa; fluxo evaporativo, temperatura e armazenamento calórico do solo; interceptação da precipitação (pluvial ou nival); duração do tempo de molhamento da folha, e muitos outros. Entre os outros fatores, estão os animais da fauna associada, incluindo simbiontes, parasitas e patógenos (Norman & Campbell 1989). Em tal contexto, tanto as formas de vida quanto o tamanho e a forma de folhas podem ser considerados aspectos importantes da arquitetura do sistema aéreo da vegetação. É a arquitetura do sistema aéreo da vegetação que lhe confere a fisionomia.

É possível distinguir algumas feições morfológicas predominantes em folhas de diferentes tipos de vegetação, de acordo com a disponibilidade hídrica. Sabe-se que a frequência de folhas maiores aumenta nos tipos de vegetação de climas quentes e úmidos de caráter oceânico<sup>4</sup>. Por outro lado, a frequência de folhas pequenas aumenta na vegetação de climas secos ou frios (Cain *et al.* 1956, Cain & Castro 1959). Assim, as maiores áreas foliares são encontradas em florestas equatoriais e tropicais; folhas de tamanho médio ocorrem em florestas temperadas, e folhas pequenas predominam em desertos, tundras e em vegetação mediterrânea, que apresentam climas secos e ou frios (Crawley 1986) (Tabela 1).

Tabela 1 – Espectros foliares em um sítio de deserto, na Líbia (Qadir & Shetvy 1986), e outro de floresta pluvial tropical, no México (Bongers & Popma 1990). Note que a proporção das classes com maiores áreas foliares é mais alta na floresta pluvial.

<b>classes de áreas foliares</b>	<b>deserto (% de espécies)</b>	<b>floresta pluvial (% de espécies)</b>
leptófilas	45,45	0,00
nanófilas	36,36	0,00
microfilas	13,64	12,00
notófilas	0,00	41,00

escrever, por exemplo, leptófila e não leptófila.

<sup>10</sup>O índice de área foliar representa a superfície fotossintetizante da planta por unidade de área do terreno e é expresso como  $m^2/m^2$ .

mesofilas	4,55	41,00
macrofilas	0,00	4,00
megafilas	0,00	2,00

---

**INCLUIR OS ESPECTROS FOLIARES DE FLORESTAS BRASILEIRAS DE CAIN ET AL. (1956). SE HOVER OUTROS ESPECTROS FOLIARES PUBLICADOS, INCLUIR TODOS.**

Em florestas brasileiras, a frequência de maiores áreas foliares diminui dos estratos inferiores em direção aos superiores de uma mesma floresta e em direção a maiores latitudes meridionais, em florestas diferentes (Cain *et al.* 1956, Cain & Castro 1959). Folhas de plantas que vivem em ambientes extremamente frios tendem a ser pequenas, de vida longa<sup>11</sup>, com cores escuras (devido à acumulação de antocianinas), que permitem seu aquecimento mais rápido por maior absorção de radiação solar (Crawley 1986).

Em solos relativamente férteis e bem drenados de baixas altitudes tropicais, a largura média ponderada da folha ou folíolo aumenta com o logaritmo da precipitação total anual média. Tal aumento é verificado mesmo em climas tropicais estacionais (com uma estação seca no inverno e uma estação chuvosa no verão), embora em menor proporção. Em uma região que recebe um certo total médio de precipitação pluvial, a largura foliar média ponderada tende a diminuir com o aumento da exposição do sítio e com a diminuição da capacidade de armazenamento ou capacidade de campo do solo<sup>12</sup> (Givnish 1984).

Mesmo sob alta pluviosidade, a largura foliar média ponderada decresce com a diminuição da fertilidade do solo. O tamanho da folha diminui com o aumento de altitude nos trópicos úmidos. Dos estratos arbóreos superiores aos inferiores de uma floresta, o tamanho da folha tende a aumentar, mas sua largura diminui ligeiramente do estrato lenhoso inferior para os estratos herbáceos (Givnish 1984), provavelmente devido ao predomínio de ervas de forma graminóide. No estrato herbáceo, em que predomina a radiação difusa, folhas horizontais não teriam vantagem sobre as verticais e estariam mais sujeitas ao pisoteio e ao soterramento por

---

<sup>11</sup>A folha tem custo de produção (quantidade e qualidade de tecidos que formam a folha e o sistema de sustentação e vascularização no caule), de manutenção (respiração dos tecidos vivos) e marginais (defesas contra herbívoros, perda de área para herbívoros, etc.). O investimento energético da planta na construção e manutenção (incluindo os custos marginais) da folha deve ser compensado através da produção de fotossintatos. Se a folha tem estrutura xerofítica, seu custo é mais elevado e sua eficiência fotossintética é mais baixa em relação a uma folha higrofitica e tais custos são compensados em prazos bem mais longos.

<sup>12</sup> Capacidade de campo de um solo é a máxima quantidade de água que pode reter em condições de campo. Uma quantidade maior de água não pode ser retida pelas componentes matricial e osmótica do solo e a componente gravitacional provoca a percolação de tal excesso. Na capacidade de campo, o movimento da água no solo está muito diminuído, pois fica condicionado apenas às forças de capilaridade (Vieira *et al.* 1988).

queda de ramos e árvores.

## **Comentários**

Além de estabelecer uma base quantitativa para a descrição, estudo e comparação de diferentes trechos da vegetação, o sistema de Raunkiaer inspirou Gams a propor, em 1918, o conceito de sinúsia (Barkman 1978). Uma sinúsia representa o conjunto das populações que apresentam a mesma forma de vida em uma comunidade e que, portanto, ao menos teoricamente, teriam histórias de vida semelhantes e um certo grau de sobreposição de seus nichos ecológicos (Whittaker 1975). Contudo, apesar das grandes possibilidades de estudo abertas pelo sistema de Raunkiaer, sua aplicação deu surgimento a algumas críticas (Barkman 1978), as principais delas expostas a seguir.

O uso do sistema como indicativo de certas condições abióticas predominantes no ambiente resulta de uma argumentação tautológica, isto é, decorre de um raciocínio circular. Inicialmente, observou-se o predomínio de certas formas de vida em regiões onde predominavam certas condições abióticas. Então, essas formas de vida foram interpretadas como indicativas de adaptações das espécies de plantas a essas condições predominantes. Depois, o predomínio dessas formas de vida numa outra região qualquer indicaria o predomínio daquelas mesmas condições abióticas. Contudo, essa circularidade de raciocínio constitui o centro de toda a teoria ecológica: se uma planta ocorre num certo lugar, então ela está adaptada às condições predominantes naquele ambiente (Wiegand 1989). Além disso, há nesse raciocínio a premissa do atualismo (ou uniformismo): as condições ambientais predominantes hoje são aquelas às quais as formas de vida indicariam adaptações, e, então, as condições ambientais predominantes devem ter-se mantido razoavelmente semelhantes durante todo o tempo evolutivo.

Segundo Peters (1991), a distinção entre tautologia e a fase dedutiva das teorias hipotético-dedutivas é sutil, e o poder de predição não reside na própria dedução e sim na aplicabilidade das premissas à natureza. Dessa forma, um modelo como o de Raunkiaer é válido, pois suas premissas são aplicáveis ao que se observa na natureza e suas predições são falseáveis<sup>13</sup>. Dansereau (1957) apresentou um diagrama bioclimático, em que relacionou as formas de vida dominantes em função da temperatura e da precipitação (Figura 4). Um modelo como esse pode ser testado e, portanto, corroborado ou falseado.

---

<sup>13</sup> Uma teoria é falseável pela não-corroboração, isto é, quando as observações são contrárias às predições, enquanto uma tautologia não pode ser falseada (Peters 1991).

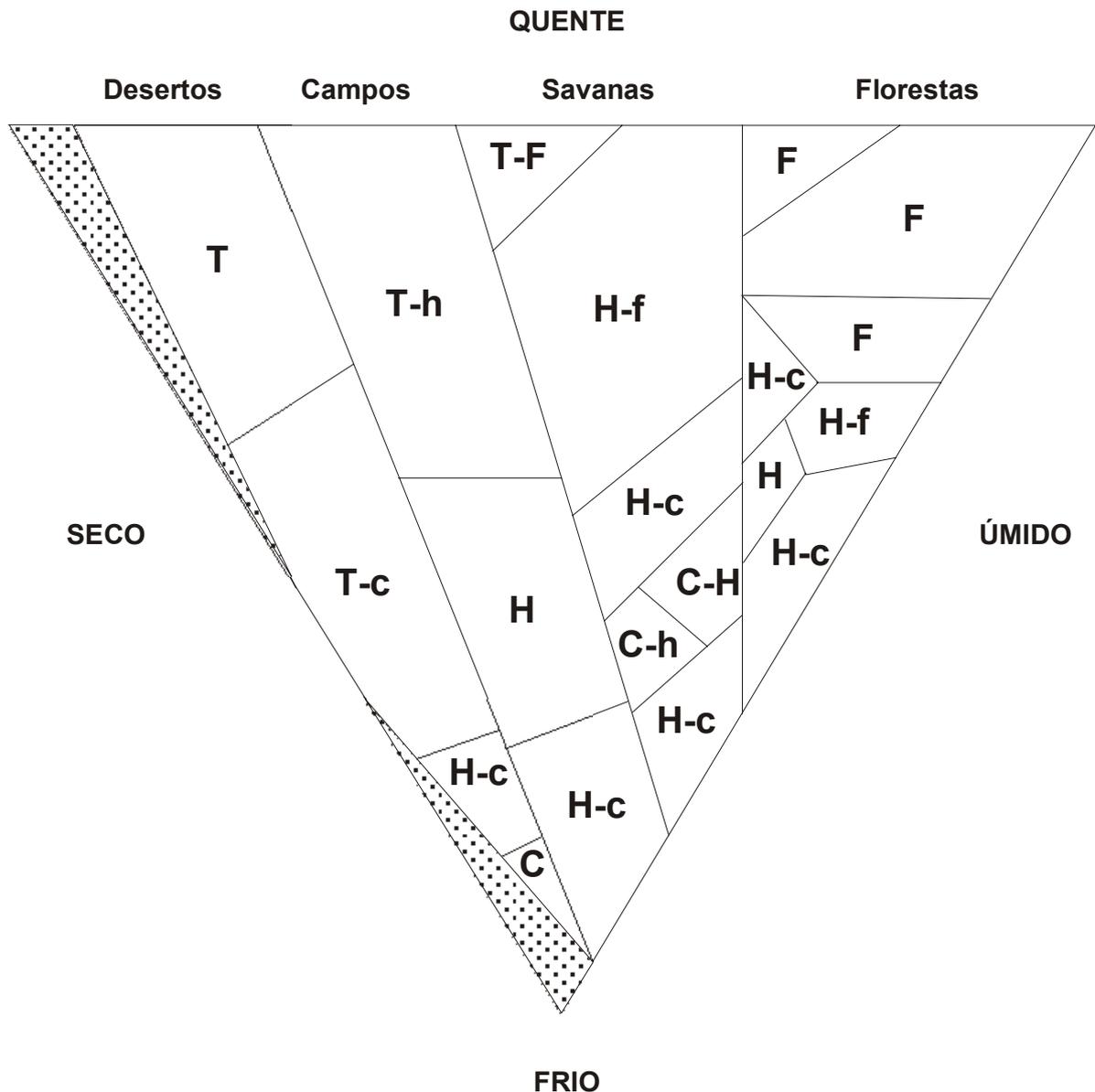


Figura 4 – Diagrama bioclimático de Dansereau (1957), em que as letras maiúsculas indicam as formas de vida dominantes e as minúsculas, as frequentes. F e f = fanerófitos, C e c = caméfitos, H e h = hemicriptófitos, T e t = terófitos. As áreas pontilhadas são inóspitas.

Embora o sistema de formas de vida de Raunkiaer tivesse sido concebido com base em adaptações funcionais (isto é, um sistema efarmônico), na realidade o sistema completo (com as classes divididas em grupos e estes em subgrupos) é misto, ora acentuando aspectos funcionais (adaptativos), ora acentuando aspectos puramente fisionômicos (exclusivamente morfológicos, isto é, de classificação de formas). Desde que o sistema foi publicado, em 1904, muitas questões foram levantadas sobre se a posição de um órgão durante a estação inativa (de repouso) refletiria ou não os processos evolutivos pressupostos por Raunkiaer, que

otimizariam a forma da planta sob a pressão de forças seletivas operantes em um hábitat particular. Vários autores sugeriram que as formas de vida dos cormófitos<sup>14</sup> não seriam determinadas tanto pela suscetibilidade das gemas vegetativas às condições da estação adversa, mas muito mais pelo balanço do carbono durante a estação de crescimento (Schulze 1982 *apud* Crawford 1989).

O sistema de formas de vida de Raunkiaer é considerado por alguns autores como ineficiente para estudos da vegetação de climas quentes e úmidos de caráter oceânico (clima equatorial). Entretanto, Dansereau (1957) aplicou o sistema em tais tipos de vegetação e obteve bons resultados.

Inicialmente, o sistema foi concebido para espécies vasculares, mas não classifica bem as plantas aquáticas, nem os epífitos, nem as criptógamas. Vários autores tentaram modificar o sistema, mas o sucesso foi muito pequeno em relação àquelas plantas. Assim, deve se encarar o sistema como exclusivo para cormófitos terrícolas e usar outros sistemas específicos para plantas aquáticas, epífitas e criptógamas.

Algumas classes de forma de vida são muito inclusivas, isto é, muito amplas, dificultando estudos mais detalhados. Por exemplo, os caméfitos incluem um grupo enorme de espécies que ocorrem em ambientes diferentes. Por outro lado, os grupos de algumas classes são muito exclusivos, isto é, muito estreitos, como, por exemplo, o grupo de *Chamaephyta velantia*<sup>15</sup>.

Embora o sistema tenha sido baseado em extensivos estudos de campo, Raunkiaer concebeu-o essencialmente para ser aplicado em material de herbário. Entretanto, numa única excursão ao campo não é possível identificar todas as formas de vida e atribuí-las a grupos e subgrupos, porque tal classificação completa envolve aspectos de periodismo fenofásico das espécies, por exemplo caducidade ou sempervirescência, redução parcial do sistema aéreo, etc. Tais problemas são ainda maiores quando se trata de material de herbário, pois as exsiccatas podem não trazer informações suficientes e partes vegetativas podem estar ausentes.

Considerando um mesmo tipo climático, por exemplo o clima Bwh de Koeppen (deserto quente), foram obtidos espectros biológicos diferentes, quando se esperava um único tipo de espectro biológico (Shimwell 1971).

O sistema não considera a plasticidade fenotípica dos indivíduos nem a formação de ecótipos nas populações. Por exemplo, muitas espécies camefíticas assumem uma forma pequena de fanerófito sob clima mais ameno (Shimwell 1971). Em certas condições, em um mesmo tipo de vegetação, uma mesma espécie pode ter duas formas de vida. Por exemplo, em

---

<sup>14</sup> Plantas com o corpo dividido em raiz e caule.

cerrados brasileiros perturbados (por fogo, por pastejo, etc.), *Caryocar brasiliense* Cambess. (pequi), *Anarcadium humile* A. St-Hil. (cajuzinho-do-campo), *Licania humilis* Cham. & Schltnl. (marmelinho-do-cerrado), *Andira laurifolia* Benth. (mata-barata), *Palicourea rigida* Kunth (gritadeira) e *Aegiphila lhotzkyana* Cham. assumem a forma de caméfitos, mas em áreas protegidas assumem a forma de fanerófitos (Mantovani 1983). IBGE (1991) chamou de xeromórfitos as plantas lenhosas e/ou herbáceas com gemas protegidas por catafilos na parte aérea e com órgãos de crescimento subterrâneo. Etimologicamente, a palavra xeromórfito quer dizer planta (fito) com forma (morfo) seca (xero), isto é, planta com forma de uma planta de lugar seco. Essa palavra é inadequada, pois considera a água como a única causa da forma da planta e, além disso, os radicais que constituem a palavra xeromórfito não expressam os critérios adotados por Raunkiaer. Mantovani (1983) usou palavras compostas para indicar a ocorrência de dupla forma de vida. Assim, por exemplo, as espécies exemplificadas acima foram chamadas de caméfitos-fanerófitos.

O espectro biológico é eminentemente florístico, pois as formas de vida são atribuídas a espécies da flora e não a indivíduos da vegetação. De um ponto de vista da dinâmica, é mais importante conhecer as formas de vida que predominam na vegetação. Além disso, o sistema de Raunkiaer não leva em consideração a perturbação da vegetação provocada pelo homem e, assim, suas relações com condições climáticas não devem ser interpretadas de modo muito estreito (Crawley 1986). Outros fatores podem também obscurecer aquelas relações, como forrageamento, parasitismo, predação, fogo, etc.

Em relação ao tamanho foliar, também se deve ter cuidado em não estabelecer uma ligação direta entre área foliar e disponibilidade hídrica, pois fatores edáficos, principalmente teores de fósforo trocável, são importantes tanto para o tamanho da folha quanto para o caráter decíduo ou perenifólio da planta (Beadle 1953, Loveless 1961 *apud* Shimwell 1971).

### **Aplicação prática**

Quando se está interessado em estudar um certo trecho de vegetação, sem ter por objetivo estudos corológicos (Martins 1990) de grande escala, é mais conveniente considerar a abundância de plantas com diferentes formas de vida do que considerar o número de espécies. Quando se trabalha com uma lista florística, todas as espécies presentes no trecho estudado da vegetação têm o mesmo peso na determinação do espectro biológico. Porém, quando se

---

<sup>15</sup> Plantas reptantes, com o estolão totalmente fixado ao solo e com o sistema aéreo coberto por pêlos.

consideram os indivíduos independentemente de suas espécies, cada forma de vida recebe um peso referente à sua abundância, o que fornece um **espectro biológico vegetacional** mais prontamente comparável com outros trechos de vegetação.

Raunkiaer (1934) baseou-se nesse raciocínio, ao propor denominar as formações vegetacionais a partir da forma de vida dominante. A dominância de uma forma na vegetação decorre de seu grande tamanho, ou de sua ocorrência em grande número, ou de ambas as variáveis. Porém, Raunkiaer (1934) afirmou que medir o tamanho das plantas é uma prática que consome muito tempo e que contar os indivíduos é problemático demais, porque nem sempre é possível distinguir, na prática, o que é um indivíduo. Assim, ele propôs considerar, para cada espécie com uma certa forma de vida, a proporção de unidades amostrais<sup>16</sup> em que ela ocorre (P) em relação ao número total de unidades amostrais (T). Em estudos de comunidade, esse descritor (P/T) é chamado de frequência. Raunkiaer propôs que a cada espécie de uma vegetação fosse atribuído um peso com base na sua frequência e denominou esse valor de valência. Sugeriu que fosse construído um espectro biológico baseado na soma das valências das espécies de mesma forma de vida, para caracterizar uma formação e distingui-la das demais, denominando-a de acordo com a forma de vida dominante. Chamou o espectro biológico assim construído de grade de valência, para distingui-lo do espectro biológico normal. Contudo, a estimativa da frequência é muito problemática (Daubenmire 1968). Portanto, o problema de estimar a abundância de cada forma de vida na vegetação ainda persiste, pois é demorado medir o tamanho de uma planta, é difícil distinguir o que é um indivíduo em formas que se reproduzem vegetativamente e a estimativa da frequência é muito problemática.

Apesar disso, quando se considera a abundância de cada forma de vida na vegetação, independentemente das espécies, obtém-se o espectro biológico vegetacional. Quando se arranjam os dados dos espectros biológicos da vegetação de vários trechos, obtém-se uma matriz de formas de vida (linhas) por trechos estudados (colunas), em que o valor em cada célula representa a frequência absoluta no sentido estatístico. Tal arranjo permite tratar aqueles dados usando vários tipos de análise numérica e aumenta muito as possibilidades de estudo. Uma das maneiras de se analisar os dados é por tabelas de contingência, que permitem calcular, pela distribuição do  $\chi^2$ , a frequência esperada de cada forma de vida e compará-la com a frequência observada, embasando discussões sobre possíveis causas dos desvios

---

<sup>16</sup> Uma unidade amostral é a menor parte distinta e identificável que contém as características que se deseja conhecer de uma população estatística.

(Grieg-Smith 1983). Também é possível usar o espectro biológico normal de Raunkiaer como a frequência esperada em cada classe e compará-la, por exemplo, através da distribuição do  $\chi^2$ , com a frequência observada (Exemplo 1).

No caso acima, o sistema de Raunkiaer deve ser aplicado com o objetivo de conhecer a vegetação e não a flora. A análise do espectro biológico vegetacional deve exprimir fatos ecológicos e não florísticos. Assim, indivíduos jovens de fanerófitos devem ser registrados como caméfitos ou nanofanerófitos, e, se for o caso, as plântulas devem ser registradas como uma categoria especial (Emberger & Sauvage 1969). Para evitar problemas com plântulas, seria possível adotar um tamanho mínimo a partir do qual as plantas são consideradas. A adoção de um tamanho mínimo é uma questão de pura conveniência, de comodidade na coleta de dados. Porém, introduz desvios significativos, pois se o tamanho mínimo for grande, muitas formas, especialmente geófitos e hemicriptófitos, poderão ser excluídas da amostra. Essa exclusão artificial poderá levar o estudioso a pensar que aquelas formas não ocorrem na vegetação estudada, quando, na realidade, simplesmente não foram amostradas devido a um artifício do método. Contudo, desde que os critérios de adoção de um tamanho mínimo considerem esses problemas, amostrar plantas a partir de um certo tamanho facilita muito a tarefa de coletar dados. O tamanho mínimo depende também do tipo de vegetação. É intuitivo que a maioria das plantas numa vegetação herbácea baixa será muito pequena. Em levantamentos do espectro biológico nos cerrados e em florestas, recomenda-se um tamanho mínimo não maior que 3 cm de altura de plantas eretas.

COLOCAR A COMPARAÇÃO ENTRE O ESPECTRO BIOLÓGICO FLORÍSTICO, O ESPECTRO BIOLÓGICO DE VALÊNCIA E O ESPECTRO BIOLÓGICO VEGETACIONAL (ARTIGO ACEITO NA REVISTA BRASILEIRA DE BIOLOGIA 64(4), 2004)

Outro tipo é a análise multivariada, tanto através de técnicas de classificação quanto de ordenação. Com tais técnicas é possível usar medidas de similaridade ou de distância, considerando a presença ou ausência de cada forma de vida em cada trecho estudado ou quantificando cada forma de vida por sua abundância em cada trecho estudado. Esse tipo de análise pode ser usado para ordenar vários espectros biológicos e as classes de forma de vida. Na figura 5, foram incluídos 5 espectros de sítios de cerrado. Nesse tipo de gráfico, quanto mais próximo um sítio estiver de uma determinada forma de vida, maior a proporção dessa

forma de vida no espectro em questão. Em áreas de cerrado, as principais formas de vida são as dos hemicriptófitos e dos fanerófitos. Quanto mais aberta for a fisionomia, maior a proporção de hemicriptófitos. Por outro lado, quanto mais fechada a fisionomia, maior a proporção de fanerófitos. De fato, Moji Guaçu, Lagoa Santa e o Parque Nacional das Emas, onde predominam fisionomias abertas de cerrado, estão mais próximos do autovalor da classe dos hemicriptófitos do que Pirassununga e Santa Rita do Passa Quatro, onde predominam fisionomias fechadas de cerrado. Uma introdução às técnicas de análise multivariada pode ser encontrada em Gauch Jr. (1982).

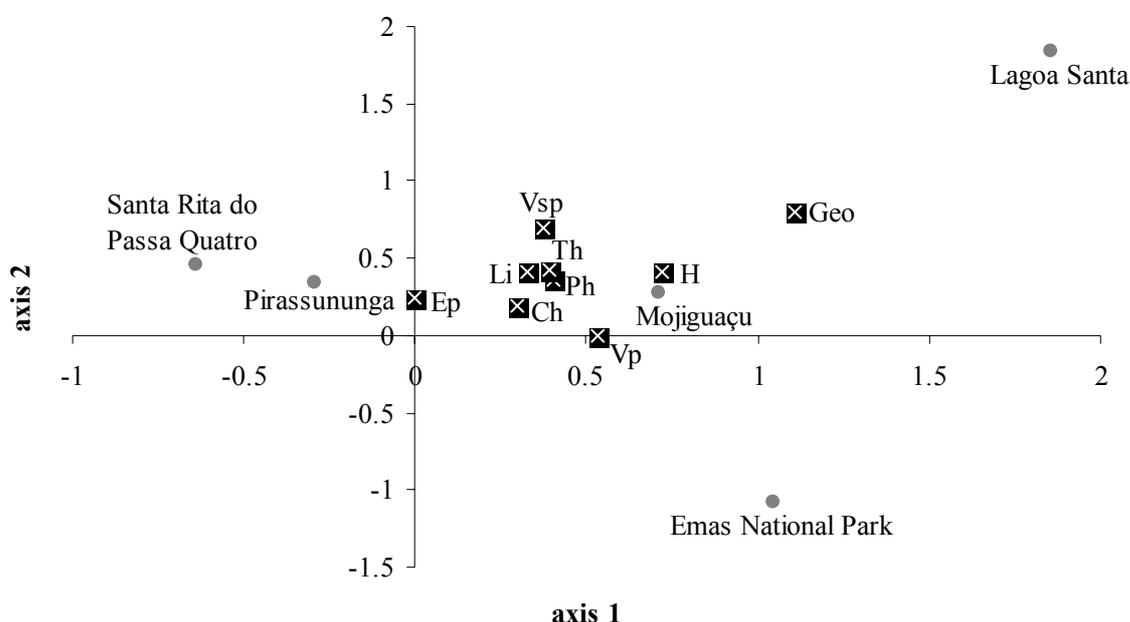


Figura 5 – Análise de correspondência destendenciada de 5 sítios de cerrado e das classes de forma de vida. Ph = fanerófitos, Ch = caméfitos, H = hemicriptófitos, Geo = geófitos, Th = terófitos, Li = lianas, Ep = Epífitos, Vsp = Semiparasita vascular, Vp = Parasita vascular (adaptado de Batalha 2001).

INCLUIR COMO EXEMPLO TAMBÉM A COMPARAÇÃO DE ESPECTROS DE DIFERENTES VEGETAÇÕES MUNDIAIS (ARTIGO DA REVISTA FLORA).

Para uma aplicação prática do sistema de Raunkiaer no campo, é conveniente ter à mão uma chave de identificação das formas de vida. Uma dessas chaves, em que o sistema de Raunkiaer foi, inclusive, modificado, foi desenvolvida por Ellenberg & Mueller-Dombois em 1967 e reproduzida em Mueller-Dombois & Ellenberg (1974). Uma chave mais simples, com comentários sobre sua aplicação prática, é fornecida ao final deste trabalho.

A estimativa da área foliar deve ser feita em folhas adultas, com limbo totalmente expandido, em bom estado fitossanitário e sem sinais aparentes de degeneração devida à idade avançada. Geralmente, adota-se o critério de determinar uma folha em uma certa posição, por exemplo, a quarta folha, plenamente expandida, a partir do ápice do ramo. Outro problema refere-se à presença de ponta-goteira, um ápice foliar longamente acuminado, muito freqüente em florestas pluviais tropicais. É considerada uma adaptação ao excesso de umidade – a água escoaria mais rapidamente da superfície da folha, diminuindo a probabilidade de instalação de organismos prejudiciais (como epífitos e patógenos). Se a folha apresenta uma ponta-goteira, tal caráter deve ser registrado, mas nas medições para o cálculo da área foliar o comprimento da ponta-goteira não deve ser incluído. No caso de folhas compostas, devem ser medidos os folíolos e somadas suas áreas; as medições não devem considerar as dimensões totais da folha composta (Cain & Castro 1959, Shimwell 1971).

#### INCLUIR ILUSTRAÇÕES DE COMO MEDIR ESSES TIPOS DE FOLHAS.

A estimativa da área foliar (AF) de folhas simples pode ser feita a partir da seguinte fórmula:

$$AF = K(C \cdot L),$$

onde  $K = \frac{2}{3}$  para a grande maioria das dicotiledôneas (Cain & Castro 1959) ou  $\frac{3}{4}$  para folhas lineares, como as de graminóides (Norman & Campbell 1989);

C = comprimento máximo da lâmina foliar (excluída a ponta-goteira, se houver); e

L = largura máxima do limbo foliar.

Para estimar a área de folhas compostas, devem medir-se o maior e o menor folíolos. A média entre o maior ( $C_{\text{máx}}$ ) e o menor ( $C_{\text{mín}}$ ) valores de comprimento dos folíolos fornecerá o comprimento médio CM:

$$CM = (C_{\text{máx}} + C_{\text{mín}})/2$$

A média entre o maior ( $L_{\text{máx}}$ ) e o menor ( $L_{\text{mín}}$ ) valores de largura dos folíolos fornecerá a

largura média LM:

$$LM = (L_{\text{máx}} + L_{\text{mín}})/2$$

A área foliar total (AFT) da folha composta será calculada pela seguinte fórmula, em que N é o número de folíolos e K pode assumir os valores anteriormente especificados:

$$AFT = K(CM \cdot LM)N$$

As fórmulas acima não produzem resultados precisos, mas a amplitude de cada classe de área foliar de Raunkiaer é tão grande que os erros decorrentes de sua aplicação não impedem a classificação da área da folha nem sua análise numérica.

Uma outra forma de medir a área foliar é construindo moldes das folhas, pesando-os posteriormente. O tamanho é estimado comparando o peso do molde com o peso de uma área conhecida do papel utilizado para desenhá-lo. Alternativamente, pode ser retirado um disco de área conhecida de uma folha seca e previamente pesada. O peso total da folha é obtido por comparação com o peso do disco de área conhecida, permitindo estimar a área da folha. Um modo mais exato e preciso, ainda que mais caro, de se medir a área foliar é com aparelhos eletrônicos que calculam a área foliar. Nesses aparelhos, as folhas são varridas e digitalizadas, e as imagens são processadas em programas que estimam a área da folha. Alguns desses aparelhos são portáteis (vejam a página eletrônica <http://www.adc.co.uk/leaf.htm>) e, portanto, podem ser levados ao campo.

Outros caracteres foliares podem ser considerados, como a textura (membranácea, cartácea, coriácea), tipos de margem, ou de composição do limbo, filotaxia, etc.

Para permitir uma base padronizada de comparação dos resultados, muitas vezes é conveniente calcular a frequência relativa de cada atributo (Martins 1990) da vegetação. Como atributo pode ser considerada a forma de vida, a classe de área foliar, a textura foliar, tipo de margem, composição do limbo, presença de ponta-goteira, etc. A frequência relativa porcentual de cada atributo pode ser calculada através da seguinte expressão:

$$FC = 100(NC/NT),$$

onde FC representa a frequência relativa porcentual do caráter considerado;

NC representa o número de indivíduos amostrados com a presença do caráter; e  
NT representa o número total de indivíduos amostrados.

O sistema de classificação de formas de vida de Raunkiaer (1934) também pode ser utilizado em estudos sobre tendências evolutivas dentro das angiospermas. Kremer & van Andel (1995), embora não tenham usado o sistema de Raunkiaer, analisaram a distribuição das formas de vidas dentro das subclasses do sistema de Cronquist (1988), procurando padrões de distribuição das formas de vida dentro dos diferentes grupos. O sistema de Raunkiaer poderia ser usado para procurar tendências evolutivas dentro de grupos taxonômicos, de preferência usando um sistema filogenético, como o de Judd *et al.* (1998).

### **Considerações finais**

Em conclusão, o sistema de Raunkiaer, embora seja imperfeito e apresente alguma dificuldade em sua aplicação e interpretação, é um dos mais coerentes ao considerar um único caráter (grau de proteção conferido às gemas vegetativas) e pode fornecer dados com significado ecológico. Embora tenha sido proposto para ser aplicado a todas as plantas vasculares, é mais indicado para as plantas vasculares terrestres, especialmente as terrícolas, pois sua aplicação às epifíticas, aquícolas, parasitas e trepadeiras é ineficiente em face de outros sistemas mais específicos já propostos. Os dados advindos da aplicação do sistema de Raunkiaer podem fornecer uma boa base para a interpretação do ambiente, principalmente quando se deseja comparar grandes áreas ou tipos contrastantes de situações. Tanto o espectro biológico florístico quanto o vegetacional fornecem valores numéricos que podem ser analisados estatisticamente e, portanto, permitem quantificar as conclusões e hipóteses. Em especial, o espectro biológico vegetacional pode ser aplicado em qualquer situação, mesmo quando não se conhece a flora. Os dados quantificados dos espectros biológicos permitem sua análise conjunta com fatores ambientais através de análises multivariadas e, assim, representam uma poderosa ferramenta para estudos biogeográficos.

### **Referências bibliográficas**

- ACOT, P. 1990. *História da ecologia*. São Paulo, Campus.
- BARKMAN, J. J. 1978. Synusial approaches to classification. In: WHITTAKER, R. H. (ed).

- Classification of plant communities*. The Hague. dr W. Junk. p.111-166.
- BATALHA, M. A. 2001. Florística, espectro biológico e padrões fenológicos do cerrado *sensu lato* no Parque Nacional das Emas (GO) e o componente herbáceo-subarbustivo da flora do cerrado *sensu lato*. Campinas, Universidade Estadual de Campinas. Tese de Doutorado.
- BATALHA, M. A.; ARAGAKI, S. & MANTOVANI, W. Florística do cerrado em Emas (Pirassununga, SP). *Boletim de Botânica da Universidade de São Paulo* 16: 49-64.
- BECK, H. 1987. La geografía de Alexander von Humboldt. In: HEIN, W.H. (ed). *Alexander von Humboldt - la vida y la obra*. Ingelheim am Rhein, C. H. Boehringer Sohn. p.221-238.
- BONGERS, F. & POPMA, J. 1990. Leaf characteristics of the Tropical rain forest flora of Los Tuxtlas, Mexico. *Botanical Gazette* 151: 354-365.
- BRAUN-BLANQUET, J. 1979. *Fitosociología, bases para el estudio de las comunidades vegetales*. Madrid, H. Blume.
- CAIN, S. A. & CASTRO, G. M.de O. 1959. *Manual of vegetation analysis*. New York, Hafner.
- CAIN, S. A. 1950. Life forms and phytoclimate. *Botanical Review* 16:1-32.
- CONARD, H. S. 1951. *The background of plant ecology. A translation from the German. The plant life of the Danube basin by Anton Kerner (1863)*. Ames, Iowa State College.
- CRAWFORD, R. M. M. 1989. *Studies in plant survival, ecological case histories of plant adaptation to adversity*. Oxford, Blackwell.
- CRAWLEY, M. J. (ed). 1986. *Plant ecology*. Oxford, Blackwell.
- CRONQUIST, A. 1988. *The evolution and classification of flowering plants*. New York, The New York Botanical Garden.
- DAGET, P. 1980. Sur les types biologiques botaniques en tant que stratégie adaptative (cas des Thérophytes). In: BARBAULT, R.; BLANDIN, P. & MEYER, J.A. (eds). *Recherches d'écologie théorique, les stratégies adaptatives*. Paris, Maloine. p.89-114.
- DANSEREAU, P. 1957. *Biogeography: an ecological perspective*. New York, Ronald.
- DAUBENMIRE, R. 1968. *Plant communities, a textbook of plant synecology*. New York, Harper and Row.
- DAUBENMIRE, R. 1974. *Plants and environment, a textbook of plant autecology*. New York, John Wiley and Sons.
- DURANT, W. 1996. *A história da filosofia*. São Paulo, Nova Cultural.
- EMBERGER, L. & SAUVAGE, C. 1969. Types biologiques. In: EMBERGER, L. (coord). *Vademécun pour le relevé méthodique de la végétation et du milieu*. Paris, Centre National de la Recherche Scientifique. p.50-63.

- GAUCH Jr., H. G. 1982. *Multivariate analysis in community ecology*. Cambridge, Cambridge University.
- GIVNISH, T. J. 1984. Leaf and canopy adaptations in tropical forests. In: MEDINA, E.; MOONEY, H. A. & VÁQUEZ-YÁNES, C. (eds). *Physiological ecology of plants of the wet tropics*. The Hague, dr W. Junk. p.51-84.
- GRIEG-SMITH, P. 1983. *Quantitative plant ecology*. Oxford, Blackwell.
- HORN, H. S. 1971. *The adaptive geometry of trees*. Princeton, Princeton University (Monographs in Population Biology vol. 3).
- HUMBOLDT, A. von. 1807. *Essai sur la géographie des plantes*. Nanterre, Éditions Européennes Erasme, 1990. Facsimilar da edição francesa.
- IBGE. Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística. 1991. *Manual técnico da vegetação brasileira*. Rio de Janeiro, Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística.
- JUDD, W. S.; CAMPBELL, C. S.; KELLOG, E. A. & STEVENS, P. F. 1999. *Plant systematics: a phylogenetic approach*. Sunderland, Sinauer.
- KREMER, P. & VAN ANDEL, J. 1995. Evolutionary aspects of life forms in angiosperm families. *Acta Botanica Neerlandica* 44: 469-479.
- LARCHER, W. 1986. *Ecofisiologia vegetal*. São Paulo, Editora Pedagógica e Universitária.
- LENOIR, T. 1978. Generation factors in the origin of the *romantische Naturphilosophie*. *Journal of the History of Biology* 11:57-100.
- MANTOVANI, W. 1983. Composição e similaridade florística, fenologia e espectro biológico do cerrado da Reserva Biológica de Moji Guaçu, estado de São Paulo. Campinas, Universidade Estadual de Campinas. Tese de Mestrado.
- MARTINS, F. R. 1982. O balanço hídrico seqüencial e o caráter semidecíduo da floresta do Parque Estadual de Vaçununga, Santa Rita do Passa Quatro (SP). *Revista brasileira de Estatística* 43:353-391.
- MARTINS, F. R. 1990. Atributos de comunidades vegetais. *Quid* 9:12-17.
- MARTIUS, C. F. P. von. 1824. *Die Physiognomie des Pflanzenreiches in Brasilien. Eine Rede, gelesen in der am 14. Febr. 1824 gehaltenen Sitzung der Königlichen Bayerischen Akademie der Wissenschaften*. München, Lindauer.
- MASON, S. F. 1964. *História da Ciência. As principais correntes do pensamento científico*. Rio de Janeiro, Globo.
- MATTHES, L. A. F.; LEITÃO FILHO, H. DE F. & MARTINS, F. R. 1988. Bosque dos Jequitibás (Campinas, SP): composição florística e estrutura fitossociológica do estrato arbóreo. In: 5

- CONGRESSO DA SOCIEDADE BOTÂNICA DE SÃO PAULO, Botucatu, 1985. Anais. Botucatu, SBSP, p.55-76.
- MIRANDA, E. E. 1995. *A ecologia*. São Paulo, Edições Loyola.
- MUELLER-DOMBOIS, D. & ELLENBERG, H. 1974. *Aims and methods of vegetation ecology*. New York, John Wiley and Sons. p.449-465.
- NORMAN, J. M. & CAMPBELL, G. S. 1989. Canopy structure. In: PEARCY, R. W.; EHLERINGER, J.; MOONEY, H. A. & RUNDEL, P. W. (eds). *Plant physiological ecology, field methods and instrumentation*. London, Chapman and Hall. p.301-326.
- ODUM, E. P. 1985. *Ecologia*. Rio de Janeiro, Interamericana.
- PAVILLARD, J. 1935. *Éléments de sociologie végétale*. Paris, Herman.
- PÉCHEUX, M. & FICHANT, M. 1971. *Sobre a história das ciências*. Lisboa, Estampa.
- PETERS, R. H. 1991. *A critique for ecology*. Cambridge, Cambridge Univ.
- QADIR, S. A. & SHETVY, O. A. 1986. Life form and leaf size spectra and phytosociology of some Libyan plant communities. *Pakistan Journal of Botany* 18: 271-286.
- RAUNKIAER, C. 1934. *The life forms of plants and statistical plant geography*. Oxford, Clarendon.
- RIZZINI, C. T. & PINTO, M. M. 1964. Áreas climático-vegetacionais do Brasil segundo os métodos de Thornthwaite e de Mohr. *Revista Brasileira de Geografia* 25:3-64.
- SARMIENTO, G. 1984. *Ecology of tropical savannas*. Chicago, Chicago University.
- SHIMWELL, D. W. 1971. *Description and classification of vegetation*. London, Sidgwick & Jackson.
- SILVERTOWN, J. W. & DOUST, J. L. 1993. *Introduction to plant population biology*. Oxford, Blackwell.
- VIEIRA, L. S.; SANTOS, P. C. T. C. DOS & VIEIRA, M. DE N. F. 1988. *Solos: propriedades, classificação e manejo*. Brasília, MEC/ABEAS.
- WARMING, E. 1909. *Oecology of plants. An introduction to the study of plant-communities*. Oxford, Clarendon.
- WEBB, L. J. 1959. A physiognomic classification of Australian rain forests. *Journal of Ecology* 47:551-570.
- WHITTAKER, R. H. 1975. *Communities and ecosystems*. New York, McMillan.
- WIEGLEB, G. 1989. Explanation and prediction in vegetation science. *Vegetatio* 83:17-34.
- ZAR, J. H. 1999. *Biostatistical analysis*. Upper Saddle River, Prentice Hall.

**CLASSIFICAÇÃO DE FORMAS DE VIDA DE PLANTAS VASCULARES  
TERRÍCOLAS SEGUNDO RAUNKIAER: UMA CHAVE COMENTADA**

Fernando Roberto Martins  
Departamento de Botânica  
IB/UNICAMP - C.P 6109  
13083-970 Campinas – SP  
[fmartins@unicamp.br](mailto:fmartins@unicamp.br)  
Curso de Ciências Biológicas

- 1.a) Plantas heterótrofas (desprovidas de função fotossintetizante)<sup>i</sup> -----2  
 1.b) Plantas autótrofas (providas de função fotossintetizante)<sup>ii</sup> -----3
- 2.a) Crescendo, com dependência fisiológica, sobre autótrofas vivas-----  
 HOLOPARASITAS<sup>iii</sup>
- 2.b) Crescendo sobre matéria orgânica morta e dela dependendo para sua nutrição-----  
 -----SAPRÓFITOS
- 3.a) Plantas hemiautótrofas (providas de função fotossintetizante, mas com dependência  
 fisiológica de plantas holoautótrofas vivas)-----  
 HEMIPARASITAS<sup>iv</sup>
- 3.b) Plantas holoautótrofas (providas de função fotossintetizante autônoma)-----4
- 4.a) Plantas auto-sustentantes, isto é, capazes de sustentar seu próprio corpo sem necessitarem  
 de um apoio externo como suporte-----5
- 4.b) Plantas incapazes de sustentar seu próprio corpo e que se desenvolvem usando outras  
 plantas como suporte (estas chamam-se forófitos)-----14
- 5.a) Sistema aéreo<sup>v</sup> totalmente herbáceo<sup>vi</sup>-----6  
 5.b) Pelo menos a base do sistema aéreo lenhosa<sup>vii</sup> -----8
- 6.a) Sistema de brotamento<sup>viii</sup> ausente do corpo da planta adulta<sup>ix</sup> Planta totalmente herbácea,  
 sem qualquer estrutura perene, com sistema subterrâneo fasciculado ou ramificado.  
 Plantas anuais, isto é, morrem durante a estação desfavorável e dependem de uma  
 estação favorável para seu desenvolvimento e para cumprirem seu ciclo vital, morrendo  
 após a produção de sementes-----TERÓFITOS<sup>x</sup>
- 6.b) Sistema de brotamento<sup>viii</sup> situado no sistema subterrâneo<sup>xi</sup> da planta. Plantas perenes, isto  
 é, capazes de resistir a estações desfavoráveis (pelo menos parte do corpo da planta se  
 mantém durante a estação desfavorável) e brotar (a partir do sistema de brotamento) na  
 estação favorável-----7
- 7.a) Sistema de brotamento localizado abaixo do nível do solo. O sistema subterrâneo é  
 geralmente representado por rizoma ou tubérculo ou bulbo-----GEÓFITOS<sup>xii</sup>
- 7.b) Sistema de brotamento localizado no nível do solo. O sistema subterrâneo é geralmente  
 representado por raízes fasciculadas ou ramificadas-----HEMICRIPTÓFITOS<sup>xiii</sup>

- 8.a) Sistema de brotamento localizado no sistema subterrâneo da planta. Base da planta lenhosa no nível do solo e sistema aéreo constituído por eixos<sup>xiv</sup> herbáceos. Os eixos herbáceos morrem periodicamente<sup>xv</sup> na estação desfavorável e, em algumas espécies, as gemas vegetativas podem ficar protegidas pelos restos mortos do sistema aéreo-----  
-----HEMICRIPTÓFITOS<sup>xiii</sup>
- 8.b) Sistema de brotamento localizado no sistema aéreo da planta-----9
- 9.a) Plantas que não se enraízam, isto é, que vivem soltas sobre o solo-----  
CAMÉFITOS<sup>xvi</sup>
- 9.b) Plantas que se enraízam no solo-----10
- 10.a) Sistema de brotamento localizado abaixo de 0,5m de altura. Se a planta tiver altura maior que 0,5 m, suas partes aéreas morrem na estação desfavorável e o sistema aéreo regride a uma altura menor que 0,5 m, de modo que o sistema aéreo apresenta uma base lenhosa perene com altura menor que 0,5m, na qual se localiza o sistema de brotamento-----  
CAMÉFITOS<sup>xvi</sup>
10. b) Sistema de brotamento localizado sempre acima de 0,5m de altura. As partes aéreas nunca retrocedem (devido à morte periódica na estação desfavorável) a uma altura inferior a 0,5 m-----11
- 11.a) Altura máxima de 2 m -----NANOFANERÓFITOS<sup>xvii</sup>
- 11.b) Altura máxima maior que 2 m -----12
- 12.a) Altura máxima de 8 m -----MICROFANERÓFITOS<sup>xvii</sup>
- 12.b) Altura máxima maior que 8 m -----13
- 13.a) Altura máxima de 30 m -----MESOFANERÓFITOS<sup>xvii</sup>
- 13.b) Altura máxima maior que 30 m -----  
MACROFANERÓFITOS<sup>xvii</sup>
- 14.a) Enraizadas no solo-----15
- 14.b) Não enraizadas no solo-----17
- 15.a) Plantas enraizadas no solo desde sua germinação e que se mantêm enraizadas no solo durante toda sua vida<sup>xviii</sup>-----TREPADEIRAS
- 15.b) Plantas que estabelecem contato com o solo apenas durante um período de seu desenvolvimento<sup>xix</sup>-----16
- 16.a) Plantas que germinam e enraízam no solo e depois perdem o contato com ele<sup>xix</sup>-----  
-----HEMIEPÍFITOS  
SECUNDÁRIOS<sup>xx</sup>
- 16.B) Plantas que germinam sobre o suporte e depois estabelecem contato com o solo<sup>xix</sup>-----  
-----HEMIEPÍFITOS  
PRIMÁRIOS<sup>xxi</sup>
- 17.a) Plantas que nunca estabelecem contato com o solo-----EPÍFITOS
- 17.b) Plantas germinadas no solo e que depois perdem contato com ele-----  
-----HEMIEPÍFITOS SECUNDÁRIOS<sup>xx</sup>



## LITERATURA CONSULTADA

- BARBAULT, R. & BLANDIN, P. 1980. La notion d'estratégie adaptatives: sur quelques aspects énergétiques, démographiques et synécologiques. In: BARBAULT, R.; BLANDIN, P. & MEYER, J.A. (ed.) Recherches d'écologie théorique. Les stratégies adaptatives. Paris: Maloine. P. 1-28.
- BRAUN-BLANQUET, J. 1979. Fitosociología. Bases para el estudio de las comunidades vegetales. Madrid: H. Blume.
- DISLICH, R. 1996. Florística e estrutura do componente epifítico vascular na mata da Reserva da Cidade Universitária "Armando de Salles Oliveira", São Paulo, SP. São Paulo: Depto. Ecologia Geral/IB/USP. Tese de Mestrado.
- ELLENBERG, H. & MÜLLER-DOMBOIS, D. 1967. A key to Raunkiaer life forms with revised subdivisions. In MÜLLER-DOMBOIS, D. & ELLENBERG, H. 1974. Aims and methods of vegetation ecology. New York: Wiley. Appendix A, p.449-65.
- EMBERGER, L. (coord.) 1969. Vade-mécum pour le relevé méthodique de la végétation et du milieu. Paris: Centre National de la Recherche Scientifique.
- HARPER, J.L. & OGDEN, J. 1970. The reproductive strategy of higher plants. I. The concept of strategy with special reference to *Senecio vulgaris* L. Journal of Ecology 58:681-698.
- JACQUARD, P. 1980. Stratégies adaptatives chez les végétaux: aspects démographiques et niveaux d'étude. In: BARBAULT, R.; BLANDIN, P. & MEYER, J.A. (ed.) Recherches d'écologie théorique. Les stratégies adaptatives. Paris: Maloine. P. 159-192.
- JAIN, S. 1979. Adaptive strategies: polymorphism, plasticity and homeostasis. In: SOLBRIG, O.; JAIN, S.; JOHNSON, G.B. & RAVEN, P.H. (ed.) Topics in plant population biology. New York: Columbia University Press. P. 160-187.
- LARCHER, W. 2000. Ecofisiologia vegetal. São Carlos: Rima.
- LEVITT, J. 1980a. Response of plants to environmental stresses. V. I – Chilling, freezing and high temperature stresses. 2<sup>nd</sup>. Ed. New York: Academic Press.
- LEVITT, J. 1980b. Response of plants to environmental stresses. V. II – Water, radiation, salt, and other stresses. New York: Academic Press.
- MEIRELLES, S.T. 1990. Ecologia da vegetação de afloramentos rochosos do litoral da Região Sudeste. Campinas: Curso de Pós-Graduação em Biologia Vegetal, IB, UNICAMP. Tese de Mestrado.
- MEIRELLES, S.T. 1996. Estrutura da comunidade e características funcionais dos componentes da vegetação de um afloramento rochoso em Atibaia, SP. São Carlos: Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Recursos Naturais, Centro de Ciências Biológicas e da Saúde, UFSCar. Tese de Doutorado.
- ROSSETTO, E.S. 1992. Aspectos celulares de folhas de *Xerophyta plicata* Spreng. (Velloziaceae) durante os processos de dessecação e revivescência. Campinas: Curso de Pós-Graduação em Biologia Vegetal, IB, UNICAMP. Tese de Mestrado.
- ROSSETTO, E.S. 1997. Comparação ultraestrutural entre folhas hidratadas e desseccadas de três espécies de Velloziaceae: duas revivescentes e uma sensível à dessecação. Campinas: Curso de Pós-Graduação em Biologia Celular, IB, UNICAMP. Tese de Doutorado.
- SHIMWELL, D.W. 1971. Description and classification of vegetation. London: Sidgwick & Jackson.

- WALTER, H. 1986. Vegetação e zonas climáticas. São Paulo, Editora Pedagógica Universitária; Editora da Universidade de São Paulo.
- WHITTAKER, R.H. 1975. Communities and ecosystems. 2<sup>nd</sup>. Ed. New York: MacMillan.

Este texto é propriedade intelectual de Fernando Roberto Martins e Marco Antônio Batalha. É expressamente proibida sua reprodução sem autorização por escrito dos autores.

<sup>i</sup> As plantas heterótrofas não têm clorofila, portanto não têm qualquer parte do corpo com cor verde.

<sup>ii</sup> As plantas autótrofas têm clorofila, portanto têm alguma parte (geralmente folhas) do corpo com cor verde.

<sup>iii</sup> A dependência fisiológica que a planta holoparasita tem de seu hospedeiro pode ser inferida através da presença de estruturas de fixação (apressórios) à planta hospedeira e do envio e penetração de raízes especiais (haustórios) a partir dos apressórios para dentro da planta hospedeira. Este é o caso apenas das plantas holoparasitas externas (holo-ectoparasitas), citando-se como exemplo os gêneros *Cassita* (Lauraceae) e *Cuscuta* (Convolvulaceae). Há, porém, plantas holoparasitas internas (holo-endoparasitas). Neste caso, notam-se apenas flores para fora do caule da planta hospedeira, como no gênero *Pilostyles* (Raflesiaceae), ou sobre o solo, como no gênero *Cybalium* (Balanophoraceae), holoparasita de raízes. Obviamente, as plantas holo-endoparasitas (parasitas internas) só podem ser percebidas no campo quando estão em fase reprodutiva.

<sup>iv</sup> Todas as hemiparasitas são ectoparasitas, isto é, parasitas externas. Apresentam órgãos, geralmente folhas, com clorofila e fazem fotossíntese, mas não retiram água e nutrientes do solo e sim da planta hospedeira, apresentando órgãos especiais (apressórios) para fixar-se à hospedeira e raízes especiais (haustórios) que penetram na hospedeira e dela retiram água e nutrientes.

<sup>v</sup> O sistema aéreo de uma planta é o conjunto de estruturas e órgãos de seu corpo que ocorrem acima do solo.

<sup>vi</sup> Por convenção, diz-se que o caule é herbáceo, quando é geralmente fino, flexível e coberto por uma epiderme (não casca) lisa e fina, geralmente de cor verde.

<sup>vii</sup> Por convenção, diz-se que o caule é lenhoso, quando é geralmente grosso, tem madeira, é rígido e coberto por uma casca. Esta, ao contrário da epiderme, tem cor acastanhada, acinzentada ou amarelada e aspecto externo rugoso, estriado, com costas ou placas que se destacam e caem.

<sup>viii</sup> O sistema de brotamento é representado pelo conjunto das gemas vegetativas (apicais, laterais e adventícias), que vão reconstruir, no início da estação favorável, o sistema aéreo da

planta, que foi perdido total ou parcialmente em decorrência de algum tipo de estresse na estação desfavorável.

<sup>ix</sup> Nos terófitos, o sistema de brotamento é representado pela gema apical do eixo embrionário, protegido pelos tegumentos da semente.

<sup>x</sup> Em geral, nos terófitos, a planta vive muito menos que um ano e algumas completam seu ciclo vital em poucas semanas. Há algumas exceções, em que as plantas conseguem viver por pouco mais de um ano, se as condições forem favoráveis, mas todos os terófitos sem exceção completam seu ciclo vital dentro de uma única estação favorável e morrem logo após a produção de sementes – são, portanto, plantas anuais semelpáricas. Não devem ser confundidas com as plantas perenes semelpáricas, que se reproduzem uma única vez durante toda a sua vida, mas vivem durante muitos anos. Como os terófitos morrem logo no início da estação desfavorável e sobrevivem a ela na forma de sementes, que têm vida latente, a estratégia de resistência ao estresse que eles representam é chamada de **estratégia de escape**. Porém, mesmo durante a estação favorável, pode haver uma seca eventual. Dependendo da ênfase que se queira colocar na estratégia de resistência a uma eventual dessecação, os terófitos podem ainda ser classificados como suculentos, se apresentam pelo menos uma estrutura suculenta (raiz, caule ou folha). A presença de suculência em estruturas fotossintetizantes indicaria um outro tipo de estratégia de resistência ao estresse hídrico, chamada **estratégia de evitação**, que neste caso, tentaria evitar o estresse causado pela falta de água através do uso de uma rota fotossintética alternativa, a rota CAM.

**OBSERVAÇÃO:** Uma **estratégia adaptativa** é um modelo conceitual que considera um conjunto de caracteres evolutivos como dinamicamente co-adaptados (adaptação complexa) a um ou mais fatores ecológicos que impõem restrições de caráter seletivo e que devem ser superados. Tal modelo leva em conta que: a) as populações se adaptam ao ambiente através de diferentes tipos de mudanças (morfológicas, fisiológicas, fenológicas, etc.); b) as adaptações individuais podem resultar de combinações de diferentes caracteres; c) adaptações numa direção são contrabalançadas por perdas em outras, sendo ótima a estratégia que minimize os custos e otimize o ganho adaptativo líquido; d) considera-se que deva haver mais de uma estratégia ótima de resistência a um ou mais fatores ecológicos restritivos, cada estratégia representada por combinações de diferentes caracteres evolutivos; e) a adaptação através de uma das alternativas (uma certa combinação de caracteres) possíveis é determinada geneticamente por mecanismos evolutivos; f) as variações fenotípicas individuais seriam soluções táticas dentro de uma estratégia determinada pelo conjunto gênico da população. São reconhecidos três grupos de estratégias de resistência ao estresse, especialmente ao estresse hídrico. Nas **estratégias de escape**, a resistência ao estresse é feita através de um estado de vida latente, como, por exemplo, através da perda de folhas ou de todo o sistema aéreo, ou ainda através de sementes, depois que ocorreu a morte de toda a planta. Nas **estratégias de evitação**, a resistência ao estresse é feita através de ajustes metabólicos e morfo-anatômicos que procuram manter uma certa constância do meio interno. Por exemplo, nas estratégias de evitação de estresse hídrico, a manutenção do potencial hídrico interno da planta pode ser conseguida através da restrição da transpiração, aumento da velocidade de absorção e transporte de água, uso de outra rota fotossintética, etc. A manutenção do potencial hídrico interno da planta dentro de uma faixa razoavelmente constante em relação à variação do potencial hídrico do ambiente implica em que a planta tenha um caráter esteno-hídrico ou hidroestável. Nas plantas de ambientes inundáveis, em que o sistema subterrâneo é submetido a condições de anoxia, ocorre a formação de muitas lenticelas hiperplásicas no

caule, na altura do nível da água, considerada uma adaptação morfo-anatômica que implicaria na tomada de oxigênio na atmosfera e seu transporte até ao sistema subterrâneo. Nas **estratégias de tolerância**, a resistência ao estresse é feita também através de ajustes metabólicos e estruturais, mas esses ajustes acoplam a planta às novas condições do ambiente, sem tentar manter a constância do meio interno. A variação do potencial hídrico interno da planta de acordo com a variação do potencial hídrico do ambiente confere à planta um caráter euri-hídrico ou poiquiloidrico ou hidrolábil. Pode também haver destruição dos cloroplastos e a estrutura perde sua cor verde (peciloclorofilia ou poiquiloclorofilia). Geralmente, associada a esses processos ocorre a formação de pigmentos protetores, como antocianinas. Como pouco tempo depois que as condições voltam a ser favoráveis a planta reassume suas funções, ela é chamada de revivescente, pois, durante a estação desfavorável, assemelha-se a uma planta morta.

<sup>xi</sup> O sistema subterrâneo de uma planta é o conjunto de estruturas e órgãos de seu corpo que ocorrem abaixo do solo, podendo ser raiz ou caule ou uma mistura dos dois.

<sup>xii</sup> Os geófitos também representariam uma estratégia de escape. Porém, dependendo da ênfase que se queira colocar na estratégia de resistência a uma eventual dessecação durante a estação favorável, os geófitos podem ser classificados em suculentos e não suculentos. A ocorrência de suculência em estruturas fotossintetizantes representaria uma estratégia de evitação, através da rota fotossintética CAM, de uma eventual dessecação que poderia ocorrer durante a estação favorável. Se a suculência ocorrer em estruturas subterrâneas, poderia ser interpretada como reserva para o brotamento do sistema aéreo no início da estação favorável, fazendo parte de uma estratégia de escape.

<sup>xiii</sup> Os hemicriptófitos podem apresentar diferentes estratégias de resistência ao estresse. a) Podem ser caducifólios, isto é, podem perder as folhas na estação desfavorável. A perda de folhas na estação desfavorável é considerada uma estratégia de escape ao estresse hídrico. A falta de água pode ser causada pela ausência de chuvas (como nos climas tropicais, p. ex.), pelo frio excessivo (como nos climas temperados e polares, p. ex.), ou pela inibição ou alteração do metabolismo do sistema subterrâneo (como nos ambientes inundáveis, p.ex.). b) Podem apresentar roseta, com ou sem tanque. Nos hemicriptófitos rosulados com tanque, as bainhas das folhas são muito imbricadas, formando uma estrutura que armazena água de chuva e para cujo interior a planta envia raízes especiais, representando uma estratégia de evitação do estresse hídrico. c) Podem ser atmosféricos ou não, euri-hídricos (hidrolábeis), suculentos. Os hemicriptófitos atmosféricos apresentam estruturas capazes de absorver vapor de água (tricomas, velame). Os suculentos apresentam alguma estrutura suculenta (folha, caule, raiz), que, se for fotossintetizante, pode indicar a presença da rota fotossintética CAM. Hemicriptófitos com tanque e atmosféricos representam estratégias de evitação de estresse hídrico. Nos hemicriptófitos euri-hídricos, o potencial hídrico dos tecidos da planta varia acompanhando a variação do potencial hídrico do ambiente, conferindo à planta um caráter de poiquiloidria. Especialmente briófitas e pteridófitas de regiões áridas e semi-áridas apresentam poiquiloidria, tornando-se completamente secas e latentes na estação desfavorável e tornando-se túrgidas e verdes algumas horas após o retorno da umidade. Trata-se de uma estratégia de tolerância, na qual a planta tolera a perda de água.

<sup>xiv</sup> Um eixo é uma estrutura alongada e estreita, que pode ser representada por uma linha reta imaginária. Pode ser um caule ou ramo caulinar, um cladódio (como nos cactos, por exemplo), uma estrutura que sustenta uma ou mais flores, uma raiz, etc.

<sup>xv</sup> Procure por restos dos eixos aéreos que morreram em estações desfavoráveis passadas. Geralmente são encontradas cicatrizes na base lenhosa no nível do solo ou pedaços muito curtos dos ramos que morreram.

<sup>xvi</sup> A maior parte dos caméfitos tem como característica vários eixos caulinares, que são lenhosos até cerca de 0,5 m de altura e depois afinam rapidamente e se tornam herbáceos (caméfitos subarborescentes). Esta última é a parte do sistema aéreo que morre na estação desfavorável. Portanto, a base do sistema aéreo dos caméfitos é sempre lenhosa e perene e representa o sistema de brotamento. Caméfitos arbustivos (com eixos caulinares lenhosos até à extremidade) podem ser caducifólios. Portanto, as estratégias de resistência predominantes nos caméfitos são as do grupo das estratégias de escape. Porém, também ocorrem estratégias de outros grupos. Estratégias de evitação ocorrem nos caméfitos suculentos e nos atmosféricos. Os caméfitos suculentos apresentam pelo menos uma parte (raiz, caule, ou folha) do corpo da planta suculenta e, se a parte suculenta for fotossintetizante, indica a rota fotossintética CAM. Os caméfitos atmosféricos apresentam estruturas de absorção de vapor de água, como velame, tricomas, etc. Estratégias de tolerância ocorrem nos caméfitos eurihídricos ou poiquiloídricos ou hidrolábeis, que apresentam sinais evidentes de dessecação, como enrolamento e/ou dobramento de folhas ou da planta toda, acompanhado ou não de poiquiloclorofilia (isto é, perda de cloroplastos e clorofila) e concentração de pigmentos protetores. As funções, a forma e a cor originais da folha ou da planta toda são readquiridas algumas horas depois que a água volte a ficar disponível. Tais estratégias não estão relacionadas apenas à economia hídrica da planta, mas também à sua economia energética, principalmente ao balanço de carbono.

<sup>xvii</sup> Os fanerófitos também apresentam variadas estratégias de resistência ao estresse. Estratégias de tolerância ocorrem, por exemplo, em fanerófitos de locais inundados ou inundáveis, em que o sistema subterrâneo, em condições de anoxia, obtém energia metabólica a partir de vias fermentativas, acumulando etanol e ou ácidos orgânicos. Árvores perenifólias de regiões secas ou frias, como, por exemplo, as gimnospermas, também podem adotar estratégias de tolerância. Estratégias de escape ocorrem, por exemplo, em árvores caducifólias. Porém, estratégias de evitação parecem ser predominantes nos fanerófitos, como, por exemplo, nos fanerófitos suculentos (cactos, p. ex.) e em muitas espécies de árvores (restrição da transpiração, aumento da taxa de absorção e transporte de água, p. ex.).

<sup>xviii</sup> A menos que já se conheça a espécie, não é possível, em uma única visita ao campo, observar se uma planta germinou no solo ou sobre outra planta e se ela vai manter-se enraizada no solo durante toda a sua vida. Mas, é possível inferir se uma planta germinou no solo, se ela está enraizada nele. Se ela não estiver enraizada no solo, é possível inferir que ela germinou no solo, se a parte basal de seu caule está morta, ou se não emite, em condições normais, raízes adventícias em direção ao solo e seu caule só se ramifica e apresenta folhas a partir de uma altura razoável do solo.

<sup>xix</sup> A menos que já se conheça a espécie, não é possível, em uma única visita ao campo, observar se uma planta estabelece ligação com o solo apenas durante um período de seu desenvolvimento ontogenético. É possível inferir se a planta esteve ligada ao solo ou ainda vai ligar-se a ele através da observação da parte basal de seu caule: a presença de partes mortas (um segmento do caule, ramos, folhas) indica que o caule provavelmente se desligou

do solo; já a emissão de raízes adventícias em direção ao solo indica que o caule vai ligar-se ao solo.

<sup>xx</sup> Durante o tempo em que um hemiepífito secundário (germinado no solo) ainda mantém ligação com o solo, é muito difícil distingui-lo de uma trepadeira, a menos que se conheça sua espécie. Depois que o hemiepífito secundário perde sua ligação com o solo, torna-se indistinto de um epífito. Portanto, dependendo de seu estágio de desenvolvimento ontogenético, um hemiepífito secundário pode ser classificado como trepadeira ou como epífito. Em consequência, uma única observação no campo, feita por um observador que não conhece os grupos taxonômicos e sua biologia, não é suficiente para distinguir entre epífitos, trepadeiras e hemiepífitos secundários e atribuir uma planta a uma de tais categorias pode ser um assunto subjetivo.

<sup>xxi</sup> Durante o tempo em que os dois tipos de hemiepífito (primário e secundário) se mantêm ligados ao solo, é difícil distingui-los entre si e das formas trepadeiras. Para fazer tais distinções, deve ser observada a emissão de raízes adventícias pelos hemiepífitos primários (germinados sobre o forófito). Um caso especial de hemiepífito primário é o dos estrangulantes, como várias espécies de *Ficus* (Moraceae), em que as raízes envolvem e estrangulam o tronco (ou estipe) do forófito. Os hemiepífitos estrangulantes, quando estão sobre o forófito, dependem de sua estrutura para desenvolverem-se e, por isso, são chamados parasitóides estruturais. Como invariavelmente matam o forófito por estrangulamento, são chamados parasitóides e não parasitas (que geralmente não matam o hospedeiro, apesar de debilitá-lo muito). Depois que as formas estrangulantes se tornam auto-sustentantes e o forófito desaparece por decomposição, não é mais possível distingui-las das formas fanerófitas. Assim, classificar os hemiepífitos estrangulantes como tais ou como fanerófitos depende da ênfase que se deseja colocar em atributos ditos “tropicais”, já que os estrangulantes são característicos de vegetações da região tropical. A distinção entre epífitos e hemiepífitos visa a enfatizar diferenças de crescimento, mas o termo hemiepífito agrupa formas que crescem a partir de sementes germinadas tanto no solo (hemiepífitos secundários) quanto no forófito (hemiepífitos primários).