

# Capítulo 2

## Formas de Vida, Espectro Biológico de Raunkiaer e Fisionomia da Vegetação

Fernando Roberto Martins<sup>1,3</sup> e Marco Antônio Batalha<sup>2</sup>

### Introdução

Quando olhamos para uma paisagem que ainda esteja coberta com vegetação natural, podemos distinguir, por exemplo, um campo, uma floresta ou uma vereda, ou seja, reconhecemos diferentes **fisionomias** da vegetação. A fisionomia é a aparência geral, grosseira, da vegetação, resultante do predomínio de plantas com certa forma, como 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 por meio 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 (*apud* 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 frequentes, tanto as plantas grandes quanto as pequenas. A flora resulta de ações e eventos muito antigos e representa toda uma história biogeográfica (MIRANDA, 1995). Thurmann (1849 *apud* PAVILLARD, 1935) conceituou a **vegetação** de uma região como a camada de plantas que a recobre, resultante da combinação das espécies

<sup>1</sup> Departamento de Biologia Vegetal, Instituto de Biologia, Cx. P 6109, Universidade Estadual de Campinas – UNICAMP, 13083-970 Campinas, SP, Brasil.

<sup>2</sup> Departamento de Botânica, Cx. P. 676, Universidade Federal de São Carlos – UFSCar, 13565-905 São Carlos, SP, Brasil.

<sup>3</sup> E-mail do autor para correspondência: [fmartins@unicamp.br](mailto:fmartins@unicamp.br)

da flor  
compon  
decorre  
interaçã  
por mei  
estrutur  
de influ

S  
então, p  
sistema  
FICHAN  
Lavater,  
traços fa  
formas e  
ao seu c  
relações.  
pessoa.

M  
traços fac  
o conceit  
Para Aris  
acabada  
apenas o  
interno –  
realizaçã  
coisa a fa  
constante

Cor  
Humboldt  
conhecido  
Alemanha  
ideal (*Star*  
funcionari  
Espírito de  
grupos inte  
resultava q  
ideais e ge

Na c  
vegetal, co  
mãos, ficar  
sentido est  
real, pode  
modificaçõ

da flora em quantidades e proporções diversas, em que as mais abundantes constituem o componente principal, ao passo que 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 se modificar 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**. Em 1807, Humboldt importou (PÉCHEUX; FICHANT, 1971) o conceito de fisionomística (ou fisionômica ou fisionomia) de Johann Kaspar Lavater, que, entre 1775 e 1778, publicara 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 (o ato) e esta, a possibilidade da forma (a potência). 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 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 conquistada 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 (*Naturphilosophie*), 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 existiria no mundo real, mas que funcionaria como ideia reguladora do raciocínio. O tipo ideal teria sido inicialmente criado pelo Espírito do Universo. A ideia 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, considerando que, com o conhecimento de tal modelo “e com a respectiva chave nas mãos, ficaríamos 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

CO

Batalha?

o natural,  
nhecemos  
vegetação,  
c. (CAIN;  
ILLARD,  
scrita por  
vegetação

na (apud  
espécies de  
diferença  
nalmente,  
. A flora  
ográfica  
tação de  
espécies

ampinas –  
do Carlos

estivesse 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). Principalmente com o advento do Romantismo na Alemanha e da Revolução Francesa em 1789 e também com melhor entendimento dos fósseis, houve uma modificação profunda da noção de tipo ideal. As novas ideias enfatizavam uma percepção do mundo como em um permanente fluxo histórico, alterando radicalmente a noção de tempo. Na Biologia, o tipo ideal passou a ser não mais apenas uma ideia 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 15 (na versão francesa) ou 17 (na versão alemã) “formas vegetais principais (*Hauptformen*), as quais se reduzem à 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 dessa 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” (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 ele, as formas das plantas e a fisionomia da vegetação teriam, portanto, caráter funcional, diferindo das ideias 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).

Martius (1824) distinguiu várias formas de plantas, como ervas (destacando relva tiliforme<sup>4</sup>, gramínea em tufo<sup>5</sup>, gramínea arbustiforme, bromélia, tilândsia, 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

<sup>4</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*.

<sup>5</sup> Essa forma recebe o nome de *graminoide cespitoso*, isto é, que forma touceiras, deixando entre elas um espaço de solo nu.

vegetação  
floresta).  
ou mata g  
como a f  
(capões)  
rápido cre  
em várias  
matagal, p  
das forma

Em  
sistemiza  
designar “  
etc., pode  
espécies d  
mas com a  
de ervas p  
seria deco  
do tipo de  
formas de  
modo inde  
do estudo  
usadas pa

Em  
usar a pal  
mundial. C  
mostrar un  
do clima t  
usou pouc  
geralmente  
1863 sobr  
sem relaça  
planta-foll  
e planta e

Em  
de plantas  
condições  
se ao esta  
expostos  
vegetação  
Embora nã  
dado por  
1909). A p  
mais como

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) 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**, desenvolvido e sistematizado em 1872. Grisebach (1838 *apud* 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 um prado alpino, que consiste quase que inteiramente de ervas perenes". As formações vegetais seriam reconhecidas por meio 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 do estudo da Geografia das Plantas, tanto a fisionomia quanto a composição taxonômica eram usadas para caracterizar unidades de vegetação (WHITTAKER, 1962).

Em 1872, Grisebach (*apud* WHITTAKER, 1962) modificou seu conceito, passando a usar a palavra formação para designar cada um dos grandes tipos fisionômicos da vegetação mundial. O sistema de Grisebach descrevia 60 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 *apud* CONARD, 1951), como Martius em 1824, usou poucas formas 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 rio 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-carpa, trepadeira, planta-corda, planta colmosa, graminóide, planta crostosa e planta 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 efarmonose o processo de adaptação dos organismos expostos a novas condições. Em 1885, Reiter introduziu o termo **ecologia** nos estudos da vegetação para se referir 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 que seria dado por Haeckel em 1886, isto é, 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. Ainda 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 (ou Raunkiär).

Os objetivos são (a) apresentar os sistemas de formas de vida e de classificação da área foliar de Raunkiaer; (b) comentar seus alcances, limitações e significados; e (c) orientar sua aplicação prática. Adotou-se uma abordagem ampla dos atributos fisionômicos (MARTINS, 1990) da comunidade, de modo que os atributos concebidos 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**, cujas 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 correlação entre forma e adaptação; e
- c) planta que tem sucesso em sobreviver representa integração fisiológica 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 ideias 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 certa espécie de planta desempenha na vegetação de dado lugar? 2) Como tal espécie completa seu ciclo de vida sob as condições prevalentes 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). Fundamentando-se nessas ideias, o sistema de Raunkiaer considerou exclusivamente o 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 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 estação climática desfavorável, cada vez mais severa em

diferentes o  
abaixo da  
aperfeiçoao

Raun  
usados no  
o clima (C

a) O  
importante;

b) o  
pudesse ser

c) to  
homogêneo

Raun  
a exsiccata  
(PAVILLAR  
de análise q  
hipóteses já

Outra  
clima: se as  
climáticas p  
maneira, Ra  
para express  
número de e  
flora de cada  
das formas d  
de uma form

Para f  
**biológico no**  
de dado espe  
de modo a rep  
normal (CAI  
biológico nor  
normal, quatr

a) Fito  
úmidos;

<sup>6</sup> Daí a importân  
planta no campo

<sup>7</sup> O caráter oceân  
oceânico, os ele  
apresentam peq  
grande amplitud

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 adaptação morfológica importante;

b) o caráter deveria ser suficientemente óbvio, de modo que a forma de vida da planta pudesse ser facilmente atribuída; e

c) todas as formas de vida usadas deveriam ter natureza tal que constituíssem 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 exsiccatas de herbário e permitisse quantificação e tratamento estatístico dos dados (PAVILLARD, 1935): 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 ideia 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 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, não há forma de vida que só ocorra em certo tipo climático, e mais de uma forma de vida aparece associada a um 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 dado espectro em relação ao normal. Raunkiaer selecionou 1.000 espécies da flora mundial, de modo a representar 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 fanerófito: clima equatorial de caráter oceânico<sup>7</sup> dos trópicos quentes úmidos;

<sup>7</sup> Daí a importância de registrar corretamente as características da planta e de seu ambiente, quando da coleta da planta no campo.

<sup>7</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 grande amplitude entre os meses do ano.

cionalmente  
ais terciolas  
inatamente  
em grandes  
a com outras  
ocitação é o  
ção da área  
orientar sua  
MARTINS,  
s podem ser  
s ou, mesmo,  
mas  
necessário  
é, elas são  
de todos os  
nas de vida  
publicados  
ncipais: 1)  
lado lugar?  
eu habitat?  
importantes  
oras contra  
ncipal que  
Raunkiaer  
a, proteção  
dilhando a  
ANQUET,  
branda, as  
m mínimo  
severa em

b) fitoclima terofítico: clima mediterrâneo (com inverno chuvoso e verão seco) e dos desertos tropicais e subtropicais;

c) fitoclima hemcriptofítico: clima temperado das latitudes médias, incluindo as florestas aciculifoliadas, florestas decíduas e estepes; 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).

Atualmente, a noção de **estação desfavorável** não está ligada apenas ao clima. A estação desfavorável está associada a fotoperíodos mais curtos, diminuição da temperatura do ar e da precipitação e à ocorrência de incêndios, geadas e de inundação, ou seja, à diminuição de recursos e ao aumento da intensidade de fatores restritivos às atividades bióticas da planta. Durante a estação desfavorável, as plantas podem sofrer diferentes modificações, que podem variar desde sua morte total ou parcial 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 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 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 o fogo, que geralmente ocorre associado à estação seca. Plantas que vivem em hábitats diferentes de um mesmo ambiente podem sofrer a estação desfavorável pela ação de eventos muito diferentes. Por exemplo, em planície inundável, como o Pantanal de Mato Grosso, onde há 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.

## Conceitos básicos sobre a resistência das plantas às condições desfavoráveis

A resistência – e a consequente sobrevivência – das plantas às condições desfavoráveis decorrem de um conjunto de ajustes metabólicos e alterações estruturais, morfológicas e fenodinâmicas. Quando um conjunto de caracteres está envolvido na resposta de um organismo às variações ambientais, diz-se que se trata de uma síndrome. Vê-se que é mediante síndromes que as plantas resistem e sobrevivem às condições desfavoráveis. Portanto, ter um modelo teórico para organizar as ideias sobre como as plantas resistem às adversidades é atitude muito desejável. Um modelo teórico com essa finalidade já existe e é chamado de estratégia adaptativa.

A propos  
um conju  
espécies  
**adaptati**  
como dir  
decorrên  
Como os  
(JAIN, 1

a)  
podem se

b)  
caracter

c)  
demanda  
capacida

d)  
líquido;

e)  
mais fato  
caractere

f) a  
é determi

g)  
estratégia

Sã  
1980ab).  
de resistê  
de evitaç  
outras est  
classifica  
organizar  
de resistê

Na  
vida later  
de semen  
árvores q  
a copa aci  
subterrân  
folhas e a  
folhas e

A proposta de um modelo assim partiu de Grime et al. (1988), que definiram estratégia como um conjunto de caracteres genéticos similares ou análogos que reaparecem amplamente entre espécies ou populações diferentes e as levam a exibir ecologia similar. Portanto, uma **estratégia adaptativa** é um modelo conceitual que considera todos os traços envolvidos numa síndrome como dinamicamente coadaptados, isto é, representam adaptação complexa que evoluiu em decorrência de um ou mais fatores ecológicos que impõem restrições de caráter seletivo. Como os caracteres da síndrome são coadaptados de modo dinâmico, as consequências são (JAIN, 1979; BARBAULT; BLANDIN, 1980):

- a) As populações se adaptam ao ambiente mediante diferentes tipos de alterações, que podem ser morfológicas, fisiológicas, fenológicas etc.;
- b) os indivíduos apresentam adaptações que podem resultar de combinações de diferentes caracteres;
- c) adaptações numa direção são contrabalançadas por perdas em outras (*trade-offs*) ou demandas conflitantes), como adaptações que favorecem a economia de água, diminuem a capacidade fotossintética da folha;

d) a estratégia individual ótima é a que minimiza os custos e otimiza o ganho adaptativo líquido;

e) 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;

f) a adaptação mediante uma das alternativas (dada combinação de caracteres) possíveis é determinada geneticamente por mecanismos evolutivos; e

g) variações fenotípicas entre indivíduos representam soluções dentro de uma estratégia determinada pelo conjunto gênico da população.

São reconhecidos três grupos extremos de estratégias de resistência ao estresse (LEVITT, 1980ab). Porém, uma mesma espécie de planta não apresenta um único grupo de estratégias de resistência. Por exemplo, uma planta pode começar a resistir ao estresse mediante estratégias de evitação. Essas estratégias podem ser eficientes até certas condições, a partir das quais outras estratégias, como as de escape ou de tolerância, podem ser mais eficientes. Portanto, a classificação das estratégias em apenas três grupos (escape, evitação, tolerância) é feita para organizar melhor as ideias do pesquisador, pois uma mesma planta pode apresentar estratégias de resistência que podem ser atribuídas a mais de um grupo.

Nas **estratégias de escape**, a resistência ao estresse é feita mediante um estado de vida latente, como por meio da perda de folhas ou de todo o sistema aéreo ou, ainda, por meio de sementes, depois de ocorrer a morte de toda a planta. Nas florestas de várzea da Amazônia, árvores que ficam no seco durante a vazante dos rios passam a ficar submersas, com apenas a copa acima do nível da água durante a cheia. Nessas circunstâncias ocorre anoxia do sistema subterrâneo, e muitas espécies de árvores escapam do estresse anóxico mediante a perda de folhas e a entrada em dormência. Muitas espécies de plantas em climas estacionais perdem as folhas e entram em dormência na estação seca, assim escapando do estresse hídrico. Em

o clima. A temperatura do ambiente diminuiu a planta e incluindo a planta e conceito de ambiente. No período a estação inverno dos possível pode os, como o diferentes muito onde há e seca, a ser a cheia favoreveis eológicas e organismos e síndromes um modelo de adaptação.



regiões secas, em que as chuvas são incertas e esporádicas, sementes de muitas espécies de plantas germinam rapidamente no início das chuvas, crescem, produzem sementes e morrem, completando seu ciclo vital em poucos dias ou semanas. Sob a forma de sementes no solo, essas espécies escapam do estresse decorrente da falta de água depois que as chuvas acabam e a água no solo seca.

Nas **estratégias de evitação**, a resistência ao estresse é feita mediante ajustes metabólicos e morfoanatômicos que procuram manter uma constância do meio interno. Por exemplo, nas estratégias de evitação do estresse hídrico, a manutenção do potencial hídrico interno da planta pode ser conseguida por meio da restrição da transpiração, aumento da velocidade de absorção e transporte de água, redistribuição hidráulica subterrânea (LEE et al., 2005), 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 que a planta tenha caráter esteno-hídrico ou hidroestável. Em muitas espécies 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 morfoanatômica que implicaria tomada de oxigênio na atmosfera e seu transporte até o sistema subterrâneo.

Nas **estratégias de tolerância**, a resistência ao estresse é feita também mediante 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 caráter euri-hídrico, ou poiquilo-hídrico ou hidrolábil. Pode também haver destruição dos cloroplastos, e a estrutura perde sua cor verde (peciloclorofilia ou poiquiloclorofilia). Geralmente, associada a esses processos aumenta a concentração de pigmentos protetores, como antocianinas, xantofilas e carotenoides, conferindo à planta, especialmente às folhas, cor arroxeada. 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.

## Classes de formas de vida de Raunkiaer

O sistema de formas de vida de Raunkiaer foi proposto para ser aplicado às plantas vasculares e é um sistema hierárquico. Num primeiro passo, as espécies de certa flora são agrupadas em classes de formas de vida, que são estabelecidas de acordo com o grau de proteção conferido ao sistema de brotamento. O **sistema de brotamento** é representado pelo conjunto das gemas vegetativas (apicais, laterais e adventícias) capazes de resistir à estação desfavorável e que vão reconstruir, no início da estação favorável, o sistema aéreo da planta, perdido total ou parcialmente em decorrência de algum tipo de estresse na estação desfavorável. Se o sistema de brotamento está no corpo da planta, então deve ser possível distinguir alguma estrutura perene capaz de brotar na estação favorável e reconstruir o corpo aéreo da planta. Em algumas formas de vida, essa estrutura perene pode ser parte do sistema subterrâneo, como rizomas, sóboles, tubérculos, bulbos, xilopódios etc. Em outras formas de vida, a estrutura

de brotan  
restos de  
vida, o sis  
axilares e  
um grupo  
neste caso  
O sistema  
brotamen  
de um tra  
trauma po

De  
de forma  
subgrupo  
(Figura 1)

**Ter**  
gregos: *th*  
verão ou  
germinaçã  
sementes  
vivem mu  
algumas c  
condições  
dentro de  
portanto,  
semelpári  
muitos an  
gema est  
podendo e  
têm ampl  
eficientes  
(BRAUN  
global (D  
predomin  
imprevisí

<sup>8</sup> O sufixo “  
ser mantido  
casos.

<sup>9</sup> Uma este  
Prado é um  
com folhas  
Eriocaulac  
seca é defin  
no mês (2T

de brotamento pode ser a base do sistema aéreo, que, nesse caso, deve ser lenhosa e apresentar restos de ramos que morreram na última estação desfavorável. Ainda em outras formas de vida, o sistema de brotamento pode-se apresentar difuso, representado pelo conjunto das gemas axilares e apicais que estão nos ramos do sistema aéreo, que, nesse caso, é lenhoso. Porém, há um grupo de formas de vida em que a planta germinada não tem qualquer sistema de brotamento, neste caso representado pelas gemas do próprio embrião encerrado nos tegumentos da semente. O sistema de brotamento não deve ser confundido com brotamentos pós-traumáticos, isto é, brotamentos causados pela desdiferenciação de tecidos que sofreram injúria em decorrência de um trauma qualquer. No brotamento pós-traumático, tecidos já diferenciados e que sofrem trauma podem adquirir propriedades meristemáticas e brotar em estruturas adventícias.

Depois de agrupadas em classes de formas de vida, as espécies são atribuídas a grupos de formas de vida dentro de cada classe e, dentro de cada grupo, podem ser atribuídas a subgrupos. As principais classes – terófitos, geófitos, hemicriptófitos, caméfitos e fanerófitos (Figura 1) – são comentadas nos tópicos seguintes.

**Terófitos** (representados pela sigla Ter). A palavra terófito deriva de dois radicais gregos: *theros* (verão ou colheita) + *phito* (planta), indicando uma planta que vive apenas um verão ou uma colheita. Os terófitos 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. Em geral, os terófitos vivem muito menos que um ano, e alguns completam seu ciclo vital em poucas semanas. Há algumas exceções, em que os terófitos 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 semiparicas. Não devem ser confundidas com as plantas perenes semiparicas, que se reproduzem uma única vez durante toda a sua vida, mas vivem durante muitos anos. Os terófitos representam o máximo grau de proteção à gema vegetativa, pois a gema está presente no próprio eixo embriônico e protegida pelos envoltórios da semente, podendo esta apresentar processos de quiescência ou dormência (CRAWLEY, 1986). Os terófitos têm ampla distribuição geográfica, provavelmente em decorrência de síndromes e modos eficientes de dispersão. Ocorrem principalmente em desertos, em regiões estépicas<sup>9</sup> (BRANUN-BLANQUET, 1979), em regiões que recebem elevada densidade de fluxo de radiação global (DAGET, 1980) e em locais em que o verão é seco. Em suma, os terófitos são predominantes em climas em que há severa restrição hídrica, e a estação favorável é curta ou imprevisível, porém são pouco representados na tundra (CÁIN, 1950) e nos neotrópicos

<sup>8</sup> O sufixo “-fito” vem do grego “φυτο” (phito, que significa planta), uma palavra masculina, cujo gênero deve ser mantido em português. Dessa forma, deve se escrever “terófito” e não “terófitia”. Isso é válido para os demais casos.

<sup>9</sup> Uma estepe é um prado gramínoide estacional, com ocorrência de uma estação biologicamente seca. Prado é uma vegetação herbácea, com poucos ou sem elementos lenhosos. Gramínoide 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 é menor que o dobro da temperatura média no mês (2T) e em que no mês anterior choveu menos que 100 mm (RIZZINI, PINTO, 1964).

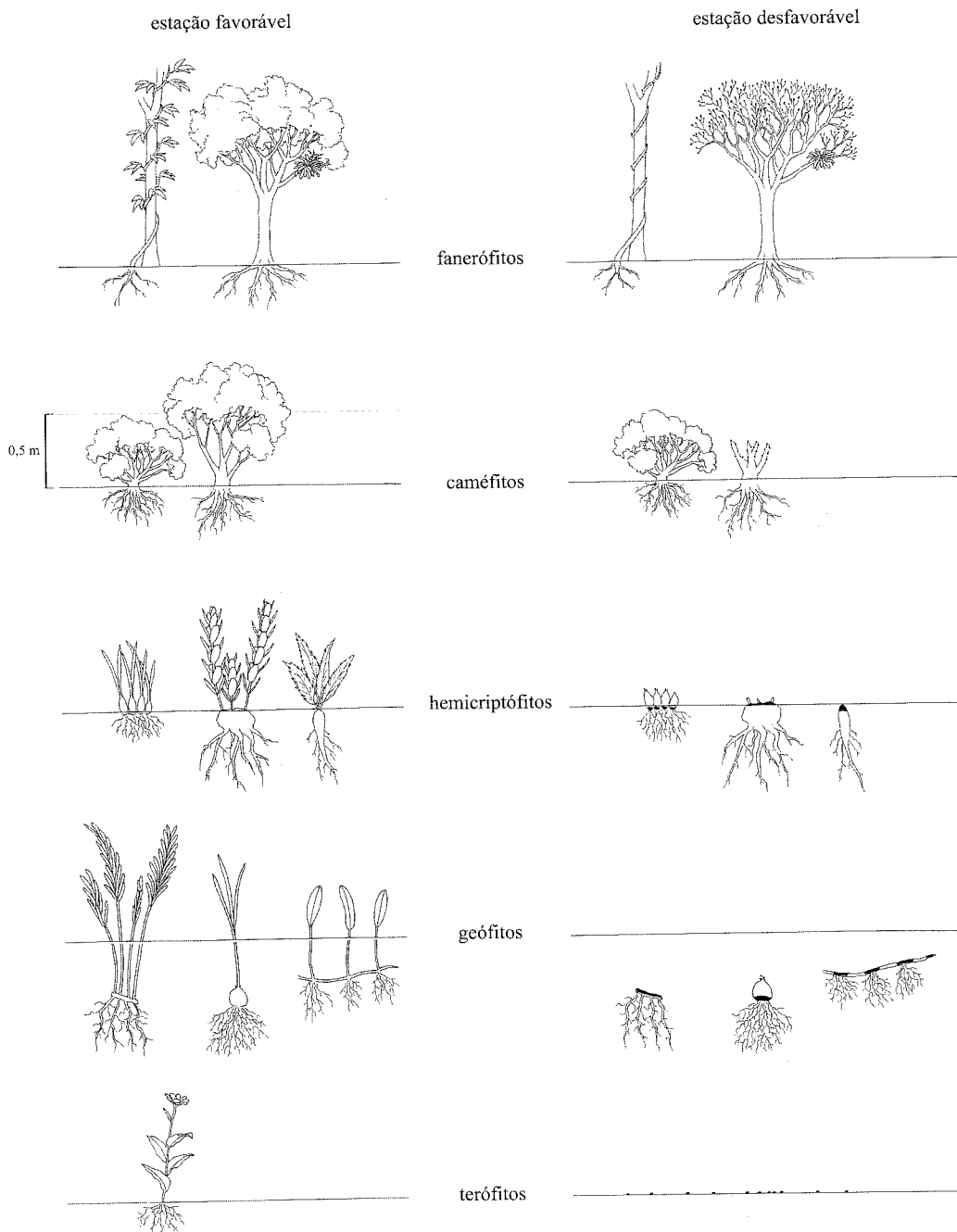


Figura 1 - Formas de vida segundo a classificação de Raunkiaer (1934). As partes em negrito são as estruturas de brotamento que permanecem durante a estação desfavorável. O estado da planta durante a estação favorável é representado à esquerda e durante a estação desfavorável, à direita. Fanerófitos (Fan), caméfitos (Cam), hemicriptófitos (Hem) e geófitos (Geo) podem ou não perder folhas durante a estação desfavorável, ao passo que os terófitos (Ter) sobrevivem a ela na forma de sementes.

(BATALHA) aos terófitos e também às plantas abertas (I) áreas antidesfavoráveis resistências. Porém, muitas ênfase que podem ainda as suculentas indicaria a **estratégia** por meio de (em inglês) *Bidens*

#### Geófitos

*gê* (terra) vegetativa e brotamento pouco vulnéravel acima dela tubérculos todo o sistema observado ativa (esta subterrânea principal estação favorável mediterrânea temperada coberto de sobrevivem com a mancha Porém, depois dessecação **não suculentas estratégias** que poderiam

<sup>10</sup> Muitos autores parte aérea. da Ecologia e

(BATALHA; MARTINS, 2002b). A maior parte das espécies invasoras de cultura pertence aos terófitos, provavelmente em decorrência de sua origem fitogeográfica (de regiões estepicas) e também do aumento da densidade de fluxo de radiação global que atinge o solo de culturas abertas (DAGET, 1980), ou porque a forma terófica talvez seja estratégia de sucesso em áreas antropicamente perturbadas. Como os terófitos morrem logo no início da estação desfavorável e sobrevivem a ela na forma de sementes, que têm vida latente, as estratégias de resistência ao estresse que eles representam pertencem ao grupo das **estratégias 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 outro tipo de estratégia de resistência ao estresse hídrico, pertencente ao grupo das **estratégias de evitação**, que neste caso tentaria evitar o estresse causado pela falta de água por meio do uso de uma rota fotossintética alternativa, a rota do Metabolismo Ácido Crassuláceo (em inglês, "Crassulacean Acid Metabolism", ou "CAM"). Um exemplo típico de terófito é o picão *Bidens pilosa*.

**Geófitos** (representados pela sigla Geo). A palavra geófito deriva dos radicais gregos *gê* (terra) + *phito* e quer dizer planta (ou gema) enterrada. Os geófitos apresentam gemas vegetativas no sistema subterrâneo. Este é representado por uma estrutura de armazenamento e protamento (além de fixação, absorção e condução), cujas gemas, enterradas no solo, ficam pouco vulneráveis à estação desfavorável, pois a camada de solo (e neve em certos climas) acima delas atua como isolante. Aquelas estruturas subterrâneas podem ser bulbos ou comos, tubérculos, rizomas, sôboles 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>10</sup>. No início da estação ativa (estação favorável), os geófitos brotam graças às reservas acumuladas em seu sistema subterrâneo e reconstróem seu sistema aéreo, podendo florescer e frutificar. Geófitos ocorrem principalmente em climas com restrição hídrica sazonal, secos e quentes, que apresentam 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). Os geófitos também representam **estratégias de escape**, sobrevivendo na estação desfavorável pela perda do sistema aéreo e entrada em vida latente, com a manutenção de um sistema subterrâneo de reserva e brotamento (CRAWLEY, 1986). 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 **nao suculentos**. A ocorrência de suculência em estruturas fotossintetizantes representaria **estratégias de evitação**, por meio da rota fotossintética CAM, contra uma eventual dessecação que poderia ocorrer durante a estação favorável. Se a suculência ocorrer em estruturas

<sup>10</sup> Muitos autores, geralmente biogeógrafos, chamam tais plantas de anuais devido ao desaparecimento de sua parte aérea. Outros autores chamam-nas de falsas anuais. Na realidade, são plantas perenes segundo o conceito da Ecologia de Populações (SILVERTOWN; DOUST, 1993). Assim, apenas os terófitos seriam realmente anuais.

terófito são as  
(estado da  
sustentável,  
geó) podem  
fitos (Ter)

subterrâneas, pode ser interpretada como reserva que permite o brotamento do sistema aéreo no início da estação favorável, fazendo parte de **estratégias de escape**. No sistema original de Raunkiaer, os geófitos formavam um grupo dentro da classe dos **Criptófitos** (sigla Cri), 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). A palavra criptófito vem de dois radicais gregos: *kruptós* (oculto, secreto) + *phyto* (planta), significando planta (ou gema) escondida. Um exemplo típico de geófito é a cebola *Alium cepa*.

**Hemicriptófitos** (representados pela sigla Hem). A palavra hemicriptófito deriva dos radicais gregos *hemi* (pela metade, pelo meio) + *kruptós* + *phyto* e significa planta (ou gema) meio escondida. Os hemicriptófitos 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, vegetações arbustivas temperadas, pradarias temperadas, vegetações de altitude e tundras, exceto nas condições mais extremas (CAIN, 1950). São também muito abundantes nas savanas mundiais, nos campos neotropicais (incluindo campos de altitude) e cerrados (VELOSO et al., 1991). Durante a estação inativa (estação adversa), o sistema aéreo dos hemicriptófitos seca e, além de as gemas ficarem protegidas no nível do solo pelas escamas, bainhas foliares ou folhas mortas, 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 em que há estacionalidade forte, como nos climas temperados frios e climas tropicais com marcada estacionalidade pluvial ou térmica. Ocorrem também em altas altitudes, em montanhas, acima da linha de árvores<sup>11</sup>. Espécies de Cerrado que apresentam xilopódio e 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>6,10</sup>. Os hemicriptófitos podem apresentar diferentes estratégias de resistência ao estresse.

<sup>11</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 se aproximarem 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 unidade 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.

a) Neste caso não são m desfavorá ser causac (como no metabolis

b) tanque, as água de c **estratégia**

c) **hemicript** vapor de a alguma est da rota fo **estratégia** hídrico do conferindo regiões ár latentes na da umidad

Em (sem roset e brácteas Um exemp

**Car** gregos: *kh* terra. Os c solo, poré alturas ma de modo q 1934) ou 5 ficam prot uma cama que pode periodican que são ler se herbáce estação de perene e r lenhosos a

a) Podem ser **caducifolios**, isto é, podem perder as folhas na estação desfavorável. Neste caso, são também chamados de falsos anuais<sup>9</sup>, porque os hemicriptófitos caducifolios não são mais vistos sobre o solo durante a estação desfavorável. A perda de folhas na estação desfavorável é considerada **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, alpinos 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 pode enviar raízes especiais, representando uma **estratégia de evitação de estresse hídrico**.

c) Podem ser atmosféricos ou não, euri-hídricos (hidrolábels) ou suculentos. Os **hemicriptófitos atmosféricos** apresentam estruturas (escamas, velame) capazes de absorver vapor de água ou água líquida (orvalho, neblina) da atmosfera. Os **suculentos** apresentam alguma estrutura suculenta (folha, caule, raiz) que, se for fotossintetizante, pode indicar a presença da rotação fotossintética CAM. Os hemicriptófitos atmosféricos e os com tanque 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 poiquilo-hídria. Especialmente briófitos e peridófitos de regiões áridas e semáritas apresentam poiquilo-hídria, tornando-se completamente secos e latentes na estação desfavorável e tornando-se túrgidos e verdes algumas horas após o retorno da umidade. Trata-se de **estratégias de tolerância**, nas quais a planta tolera a perda de água.

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). Um exemplo típico de hemicriptófito é a cenoura *Daucus carota*.

**Caméfitos** (representados pela sigla Cam). A palavra caméfito deriva de dois radicais gregos: *khamai* (próximo à terra) + *phytó* e quer dizer planta (ou gema) próxima ao solo, à terra. Os caméfitos apresentam gemas vegetativas no sistema aéreo, acima da superfície do solo, porém abaixo de 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 reduza 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). A maior parte dos caméfitos tem como característica vários eixos caulinares, que são lenhosos até cerca de 0,25 ou 0,5 m de altura e depois afinam rapidamente, tornando-se herbáceos (caméfitos subarbusivos). 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 arbusivos** (com eixos caulinares lenhosos até a extremidade) podem ser caducifolios. Nos caméfitos predominam **estratégias**

sistema aéreo  
uma original  
da Cri), que  
caulinares  
água); e os  
essas duas  
aquáticas, e  
geófitos). A  
to (planta),  
Mium cepa.  
deriva dos  
(ou gema)  
no sistema  
mente, tais  
apresentam  
ou trapador,  
ófitos são  
ções secas,  
as as flores  
vegetações  
excesso nas  
mundiais,  
al, 1991).  
eca e, além  
ou folhas  
protegidas  
climas em  
m marcada  
has, acima  
dicamente  
Mantovani  
ável, os  
das bases  
tos podem

**de escape**, mas ocorrem também outros tipos de estratégias. **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 existência de rota fotossintética CAM. Os **caméfitos atmosféricos** apresentam estruturas de absorção de vapor de água ou água líquida (neblina, orvalho) da atmosfera, como velame, escamas etc. **Estratégias de tolerância** ocorrem nos **caméfitos euri-hídricos ou poiquilo-hídricos ou hidrolábeis**, que apresentam sinais evidentes de dessecação, como enrolamento e, ou, dobramento de folhas ou da planta toda, acompanhados ou não de poiquiloclorofilia (isto é, perda de cloroplastos e clorofila) e concentração de pigmentos protetores, como as antocianinas, xantofilas e carotenoides. As funções, a forma e a cor originais da folha ou da planta toda são readquiridas algumas horas depois que a água volta 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. Assim, os caméfitos apresentam estratégias de sobrevivência tanto de escape (as que mostram regressão periódica do sistema aéreo) quanto de tolerância ou evitação (as que não mostram tal 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 uma grande exposição climática, em que predominam fortes ventos frios e longos períodos de seca, como os desertos e os semidesertos frios (ODUM, 1985), e na região ártica (CRAWLEY, 1986). Assim, são muito frequentes 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, muito frequentes nas vegetações de altitude).

**Fanerófitos** (representados pela sigla Fan). A palavra fanerófito deriva dos radicais gregos *phanerós* (visível, aparente) + *phyto* e significa planta (ou gema) aparente. Os fanerófitos apresentam gemas vegetativas situadas 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 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>6</sup>, grandes árvores predominam na vegetação, provavelmente em decorrência de 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<sup>6</sup>, 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 agru-  
referentes  
gemas veg-  
do grau de  
estípulas o  
pequenas

Os  
**Estratégi**  
inundáveis  
a partir de  
condições  
do nível da  
e diminuem  
regiões se  
**Estratégi**  
de evitação  
p. ex.) e en  
e transpor  
encarada  
com cuida  
et al., 198  
dividiu os  
fanerófito  
da gema (  
e fanerófi

O es

Co  
(1934) ter  
uma base  
biológico  
ser comp  
chamou d  
todas as e  
nele siste  
e, em 19

Ra  
de hemic  
ele consi  
de vida n  
maior do

ocorrem pelo ...  
estavam pelo ...  
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 variação contínua  
do grau de proteção da gema, que pode ser conferido pela presença de pelos, escamas, catáfilos,  
estípulas ou simplesmente por um tufo de primórdios foliares ou de folhas (jovens ou velhas,  
pequenas ou grandes).

## O espectro normal

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. Porém, mesmo nessas condições há espécies que mostram **estratégias de evitação**, como a formação, logo acima do nível da água, de lentículas hiperplásicas, que aumentam a tomada de oxigênio da atmosfera e diminuem a condigação de anoxia ou hipóxia do sistema subterrâneo. Árvores perenifólias de regiões secas ou frias, como 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 nos fanerófitos suculentos (cactos, p. ex.) e em muitas espécies de árvores (restrição da transpiração, aumento da taxa de absorção e transporte de água, redistribuição hidráulica subterrânea, p. ex.). A perda de folhas pode ser encarada como estratégia de escape à deficiência hídrica, mas tal interpretação deve ser feita com cuidado (GIVNISH, 1984), pois pode estar relacionada à fertilidade do solo (MATHES et al., 1988) e às estratégias reprodutivas (MARTINS, 1982). No sistema original, Raunkiaer dividiu os fanerófitos em 15 subtipos, incluindo as trepadeiras, os parasitos 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 epífiticos (único subtipo).

Como, ao elaborar seu sistema de classificação de formas de vida das plantas, Raunkiaer (1934) tentava utilizá-lo para comparar as flores de várias regiões e achou necessário obter uma base comum de comparação. Assim, ele procurou uma maneira de comparar o espectro biológico de cada flora e decidir se este pertencia a um ou outro fitoclima. Os espectros poderiam ser comparados com o espectro biológico de toda a flora terrestre, espectro esse 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 1.000 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 das formas de vida na flora mundial. Se, em dada flora, a porcentagem de determinada forma de vida fosse 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 e na Tabela 1 há espectros biológicos de vários tipos vegetacionais. Comparando os espectros biológicos de vegetações diferentes com o espectro normal, chegou-se à conclusão de que, por exemplo, os desertos quentes estão situados sob um fitoclima terófitico. Ao passo que o espectro normal prevê 13% de terófitos, os espectros de desertos quentes têm de 35 a 76% de espécies dentro dessa classe de forma de vida. As florestas pluviais estão situadas sob fitoclima fanerófitico, já que, ao passo que o espectro normal prevê 46% de fanerófitos, os seus espectros possuem de 80 a 96% de espécies com essa forma de vida. Tais comparações podem ser feitas para outras formações vegetais.

Como se pode comparar dado espectro com o espectro normal de maneira quantitativa? Um modo de comparar a distribuição de frequências observada com outra esperada é usando o teste de qui-quadrado (ZAR, 1999). Pode-se também comparar o espectro biológico do sítio em questão com o espectro normal e testar a hipótese nula de que ambos sejam iguais. Se ao aplicar o teste se aceita a hipótese nula, então os dois espectros são iguais; se, ao contrário, rejeitar a hipótese nula, então o espectro do sítio de estudo é significativamente diferente do espectro normal. Para isso, calculam-se as proporções esperadas de cada classe, multiplicando sua frequência no espectro normal pelo número total de espécies na comunidade:

$$e_c = P_c \cdot S$$

em que  $e_c$  é o número esperado de espécies em dada classe de forma de vida,  $P_c$  é a proporção (que varia entre 0 e 1, não a porcentagem que varia entre 0 e 100) daquela classe de forma de vida no espectro normal e  $S$ , o número total de espécies no levantamento que se fez.

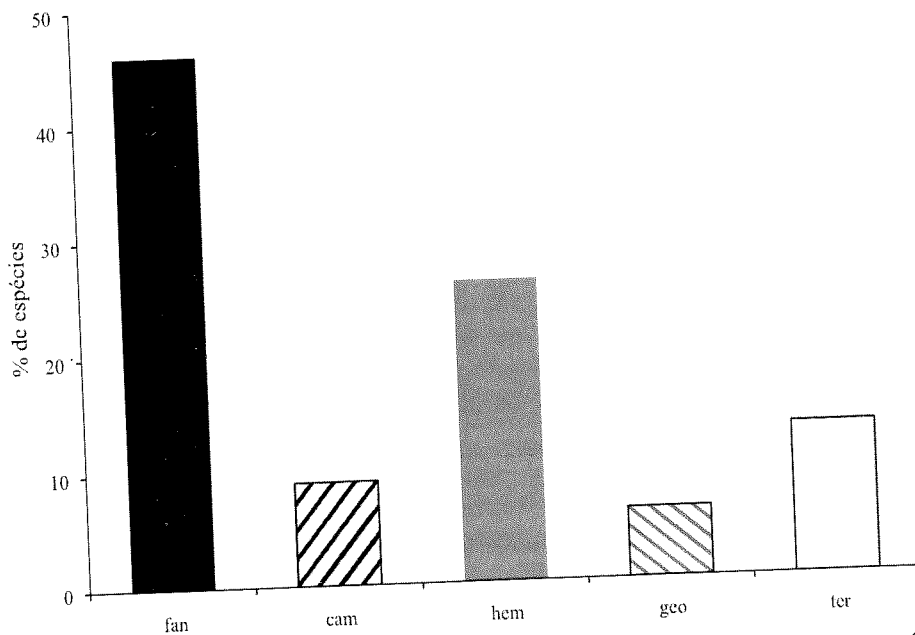


Figura 2 - Espectro biológico normal de Raunkiaer (1934). Fan = fanerófito, cam = caméfito, hem = hemicriptófito, geo = geófito e ter = terófito.

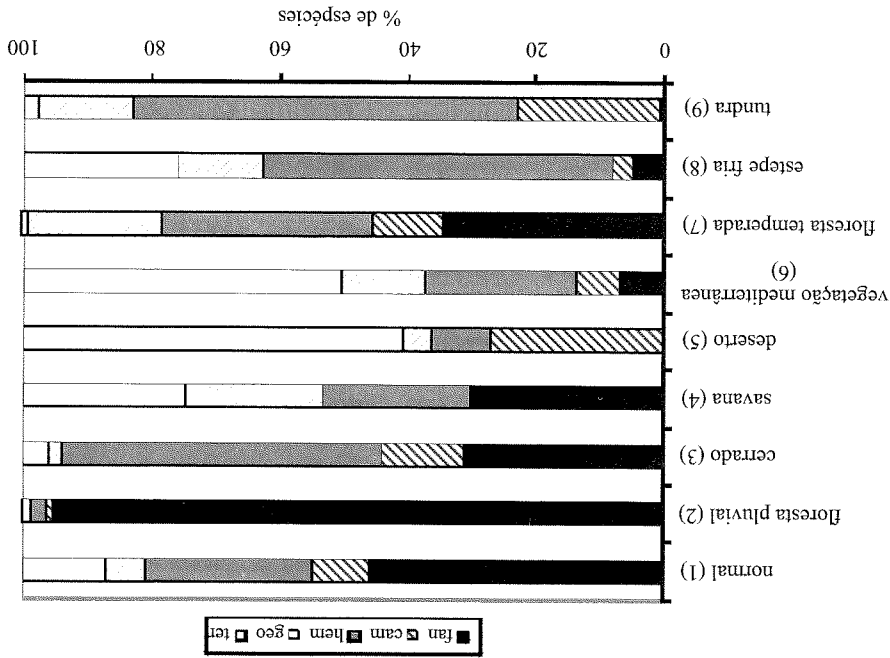


Figura 3 - Espectros biológicos em várias formações vegetais, segundo Raunkiaer (1934). Fan = fanerófito, cam = caméfito, hem = hemicriptófito, geo = géófito e ter = terófito.

Fontes: 1) Raunkiaer (1934), 2) Cain e Castro (1959), 3) Batalha e Martins (2002a), 4) Hopkins (1962 *apud* SARMIENTO; MONASTERIO, 1983), 5) Qadir e Shervy (1988), 6) Christodoulakis (1996), 7) Stalter et al. (1992), 8) Paulsen (1912 *apud* CAIN, 1950) e 9) Raunkiaer (1934).

Tabela 1 - Espectros biológicos de diferentes formações vegetais. Fan = fanerófito, cam = caméfito, hem = hemicriptófito, geo = géófito e ter = terófito

Formação vegetal	Classes de Forma de Vida (%)					Referências
Sítio	fan	cam	hem	geo	ter	
<b>Cerrado sensu lato</b>						
Águas de Santa Bárbara, Brasil	59,4	21,0	14,1	2,1	3,4	Meira Neto et al. (2007)
Brasília, Brasil	39,1	13,5	44,9	1,8	0,7	Ratter (1980)
Lagoa Santa, Brasil	28,8	6,1	55,1	5,4	4,6	Warming (1892)
Mojiguacu, Brasil	30,9	12,2	47,0	2,1	7,8	Mantovani (1983)
Parque Nacional das Emas, Brasil	31,6	12,8	49,9	2,0	3,7	Batalha e Martins (2002a)
Prassununga, Brasil	40,1	17,1	36,1	1,1	5,6	Batalha et al. (1997)
Santa Rita do Passa Quatro, Brasil	45,3	17,2	30,0	0,8	6,7	Batalha e Mantovani (2001)
<b>Deserto quente</b>						
Bir Ghanam, Líbia	0,0	27,3	9,1	4,5	59,1	Qadir e Shervy (1986)
Califórnia, EUA	26,0	7,0	18,0	7,0	42,0	Raunkiaer (1934)
Egito Oriental	6,5	29,0	22,0	4,2	38,3	El-Ghani (1998)
El Golea, Saara Central	9,0	13,0	15,0	7,0	56,0	Raunkiaer (1934)
Gardhaja, África Sertentrional	3,0	16,0	20,0	3,0	58,0	Raunkiaer (1934)

Continua...

Tabela 1 - Cont.

Formação Vegetal	Classes de Forma de Vida (%)					Referências
	fan	cam	hem	geo	ter	
<b>Sítio</b>						
<b>Deserto quente</b>						
Ilhas Canários	19,0	19,0	10,0	4,0	47,0	Børgesen (1924 <i>apud</i> CAIN, 1950)
Israel	8,0	16,0	16,0	7,0	52,0	Danin e Orshan (1990)
Jazan, Arábia Saudita	10,1	31,5	5,6	4,5	48,3	El-Demerdash et al. (1994)
Líbia	12,0	21,0	20,0	5,0	42,0	Raunkiaer (1934)
Ooldea, Austrália	46,0	14,0	4,0	1,0	35,0	Adamson e Osborn (1922 <i>apud</i> CAIN, 1950)
Oudja, Marrocos	0,0	4,0	17,0	6,0	73,0	Braun-Blanquet e Maire (1924 <i>apud</i> CAIN, 1950)
Planícies transcaspianas	11,0	7,0	27,0	14,0	41,0	Paulsen (1912 <i>apud</i> CAIN, 1950)
Zeltin, Líbia	0,0	14,3	9,5	0,0	76,2	Qadir e SHETVY, 1986)
<b>Estepe fria</b>						
Akron, Colorado, EUA	0,0	19,0	58,0	8,0	15,0	Paulsen (1915 <i>apud</i> CAIN, 1950)
Danube, sudeste da Europa	7,0	5,0	55,0	10,0	23,0	Bojko (1934 <i>apud</i> CAIN, 1950)
Monte Pamir	1,0	12,0	63,0	10,0	14,0	Paulsen (1912 <i>apud</i> CAIN, 1950)
Yekasternoslaw, Oriente Próximo	5,0	3,0	55,0	13,0	24,0	Paulsen (1912 <i>apud</i> CAIN, 1950)
<b>Estepe quente</b>						
Cyrenaica, África Setentrional	8,0	14,0	19,0	8,0	50,0	Raunkiaer (1934)
Ilhas Madeira	15,0	7,0	24,0	3,0	51,0	Raunkiaer (1934)
Timbuctu, África	24,0	36,0	9,0	6,0	25,0	Hagerup (1930 <i>apud</i> CAIN, 1950)
Tucson, EUA	18,0	11,0	24,0	0,0	47,0	Paulsen (1915 <i>apud</i> CAIN, 1950)
Turhoona, Líbia	5,3	25,7	13,2	15,8	42,1	Qadir e Shetvy (1986)
Zwara, Líbia	6,3	46,9	9,4	3,1	34,4	Qadir e Shetvy (1986)
<b>Floresta boreal</b>						
Parque Nacional Terra Nova, Canadá	37,0	12,0	32,0	19,0	0,0	Charest et al. (2000)
<b>Floresta pluvial</b>						
Alto do Palmital, Brasil	80,0	6,0	11,0	3,0	0,0	Cain et al. (1956)
Caiobá, Brasil	87,0	7,0	3,0	3,0	0,0	Cain et al. (1956)
Mucambo, Brasil	95,0	1,0	3,0	1,0	0,0	Cain et al. (1956)
Queensland, EUA	96,0	2,0	0,0	2,0	0,0	Cromere Pryor (1942 <i>apud</i> CAIN, 1950)
<b>Floresta subtropical</b>						
Matheran, Índia	66,0	17,0	2,0	5,0	10,0	Bharucha e Ferreira (1941 <i>apud</i> CAIN, 1950)
<b>Floresta temperada</b>						
Alabama, EUA	17,6	3,1	47,8	17,1	14,4	Ennis (1928 <i>apud</i> CAIN, 1950)
Alberta, EUA	25,8	1,8	48,2	17,1	7,1	Moss (1932 <i>apud</i> CAIN, 1950)
Cape Breton, EUA	14,6	1,8	51,3	25,6	6,7	Ennis (1928 <i>apud</i> CAIN, 1950)
China	31,5	2,3	33,9	19,7	12,7	Gao e Chen (1998)
Cincinnati, EUA	33,6	3,9	34,4	23,4	3,9	Withrow (1932 <i>apud</i> CAIN, 1950)
Cincinnati, EUA	49,9	4,2	23,5	15,9	6,5	Withrow (1932 <i>apud</i> CAIN, 1950)
Connecticut, EUA	14,8	2,0	49,4	20,3	13,5	Ennis (1928 <i>apud</i> CAIN, 1950)
Escócia	13,5	18,0	53,0	13,0	2,0	Watt (1931 <i>apud</i> CAIN, 1950)
Georgia, EUA	23,0	4,0	55,0	10,0	8,0	Raunkiaer (1934)
Hondo, Japão	28,9	2,0	47,4	11,7	10,0	Horikawae Sato (1938 <i>apud</i> CAIN, 1950)
Horto Botânico, Brasil	70,0	4,0	16,0	5,0	5,0	Cain et al. (1956)
Illinois, EUA	16,3	1,3	49,7	18,6	14,1	Ewer (1932 <i>apud</i> CAIN, 1950)
Indiana, EUA	14,4	1,9	49,0	18,0	16,7	McDonald (1937 <i>apud</i> CAIN, 1950)
Iowa, EUA	15,3	1,0	48,6	20,9	14,2	Ennis (1928 <i>apud</i> CAIN, 1950)

Continua...

Tabela 1 - C

Formação Vegetal

Sítio

**Floresta tem**

Long Island,

Michigan, EU

Minnesota, E

Minnesota, E

Mississippi, E

New York, E

North Carolin

North Carolin

North Carolin

Paris, França

Sérvia

Stuttgart, Ale

Tennessee, EU

Virginia, EUA

**Floresta tem**

Sinjawi e Du

**Pradaria**

Konza, EUA

**Savana**

Barinas, Vene

Calabozo, Ve

Ghanzi, Bots

Lake Edward

Lamto, Costa

Ookemeji, Ni

Southern Kal

Sudoeste do I

Suriname Set

**Tundra**

Spitzbergen

**Vegetação m**

Creta

França Meric

Ikaria, Grécia

Israel

Mount Killin

Samos, Gréci

Fonte: Adapt

Tabela I - Cont.

Formação Vegetal	Classes de Forma de Vida (%)				Referências		
	Sítio	fan	cam	hem		ter	
<b>Floresta temperada</b>	Long Island, EUA	34,8	10,9	32,6	1,1	Cain (1936 <i>apud</i> CAIN, 1950)	
	Michigan, EUA	22,8	3,9	47,0	16,1	Gates (1930 <i>apud</i> CAIN, 1950)	
	Minnesota, EUA	38,5	4,4	41,8	15,4	Buell e Wilbur (1948)	
	Minnesota, EUA	35,2	3,2	45,6	16,0	Buell e Wilbur (1948)	
	Mississippi, EUA	19,5	3,1	49,4	15,2	Emis (1928 <i>apud</i> CAIN, 1950)	
	New York, EUA	16,5	5,3	33,3	31,9	Taylor (1918 <i>apud</i> CAIN, 1950)	
	North Carolina, EUA	59,6	0,0	36,0	4,5	Buell e Wilbur (1948)	
	North Carolina, EUA	35,9	2,8	44,1	17,2	Buell e Wilbur (1948)	
	North Carolina, EUA	30,0	2,1	45,0	11,1	Stalter et al. (1991)	
	Paris, França	8,0	6,5	51,5	25,0	Allorge (1922 <i>apud</i> CAIN, 1950)	
	Sévia	28,7	11,3	46,2	9,1	Turtill (1929 <i>apud</i> CAIN, 1950)	
	Stuttgart, Alemanha	9,0	3,0	54,0	17,0	Raunkiaer (1934)	
	Tennessee, EUA	19,6	1,7	52,1	15,1	Cain (1945 <i>apud</i> CAIN, 1950)	
	Virgínia, EUA	18,6	1,4	51,7	11,3	Allard (1944 <i>apud</i> CAIN, 1950)	
<b>Floresta temperada seca</b>	Sinjawi e Duki, Paquistão	31,1	10,7	27,7	2,5	Tareen e Qadir (1993)	
<b>Pradaria</b>	Konza, EUA	11,1	0,9	33,1	24,9	Stalter et al. (1991)	
<b>Savana</b>	Bartinas, Venezuela	11,0	3,0	18,0	40,0	28,0	Sarmiento e Monasterio (1983)
	Calabozo, Venezuela	28,0	7,0	31,0	5,0	29,0	Aristeguieta (1966 <i>apud</i> SARMIENTO, MONASTERIO, 1983)
	Ghanzi, Botsuana	19,9	16,4	28,2	7,6	27,9	Cole e Brown (1976)
	Lake Edward, Zaire	5,0	38,0	22,0	5,0	29,0	Lebrun (1947 <i>apud</i> SARMIENTO, MONASTERIO, 1983)
	Lamto, Costa do Marfim	9,0	1,0	62,0	9,0	19,0	César (1971 <i>apud</i> SARMIENTO, MONASTERIO, 1983)
	Okoemeji, Nigéria	30,0	0,0	23,0	21,0	25,0	Hopkins (1962 <i>apud</i> SARMIENTO, MONASTERIO, 1983)
	Southern Kalarahari, África Sudoeste do Madagascar	13,3	12,2	34,5	7,4	32,7	Cole e Brown (1976)
	Suriname Setentrional	8,0	3,0	38,0	28,0	23,0	Van Donseelaar-Tenbockel Huinink (1966 <i>apud</i> SARMIENTO, MONASTERIO, 1983)
<b>Tundra</b>	Spitzbergen	1,0	22,0	60,0	15,0	2,0	Raunkiaer (1934)
<b>Vegetação mediterrânea</b>	Creta	9,0	13,0	27,0	12,0	38,0	Turtill (1929 <i>apud</i> CAIN, 1950)
	França Meridional	7,0	13,0	29,0	8,0	43,0	Braun-Blanquet (1925 <i>apud</i> CAIN, 1950)
	Ikaria, Grécia	7,0	7,0	23,0	14,0	49,0	Christodoulakis (1996)
	Israel	8,0	9,0	23,0	10,0	49,0	Darin e Orshan (1990)
	Mount Killini, Grécia	10,2	11,0	41,9	13,1	23,9	Dimopoulos e Georgiadis (1992)
	Samos, Grécia	9,0	13,0	32,0	13,0	33,0	Raunkiaer (1934)

Fonte: Adaptado de BATALHA; MARTINS, 2002b.

Continua...

Em seguida, calculou-se o qui-quadrado:

$$X^2 = \sum \frac{(o_c - e_c)^2}{e_c}$$

em que  $o_c$  é número de espécies encontradas com dada forma de vida.

Comparou-se o valor obtido com o valor crítico da distribuição qui-quadrado. Se esse valor for maior do que o valor crítico, o valor de  $P$  será menor do que 0,05 e, logo, rejeita-se a hipótese nula de que o espectro em questão seja igual ao espectro normal. Pode-se aplicar o mesmo teste para comparar dois espectros biológicos.

## 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 – BAILEY; SINNOTT, 1916) e a área da folha seriam aspectos muito importantes relacionados à economia hídrica (SHIPLEY, 1995); estabeleceu o tamanho máximo da menor classe de área foliar em 25 mm<sup>2</sup> (leptofilas<sup>12</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 x 25 = de 25,1 até 225 mm<sup>2</sup>;
- c) microfilas: até 9<sup>2</sup> x 25 = de 225,1 até 2.025 mm<sup>2</sup>;
- d) mesofilas: até 9<sup>3</sup> x 25 = de 2.025,1 até 18.225 mm<sup>2</sup>;
- e) macrofilas: até 9<sup>4</sup> x 25 = de 18.225,1 até 164.025 mm<sup>2</sup>; e
- 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 o fato de que a diminuição da superfície transpiratória pudesse ser usada como 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 afilas para incluir as plantas sem folhas, isto é, em que a área foliar fosse igual a zero e a fotossíntese fosse realizada por outras estruturas.

<sup>12</sup> As palavras com o sufixo “-fila” vindo do latim “phyllum” (folha) são paroxítonas. Assim, deve-se escrever, por exemplo, leptofila e não leptófila, catafilo e não catáfilo etc.

Da  
de espectr  
sobre con  
biológicos  
uma descr

A f  
como indi  
evolutivos  
atividades  
REICH, 1  
partes de s  
próximo d  
1986). Alé  
também fo  
vento e em

A di  
e diminui  
número de  
abiótico é  
característ  
do sistema  
evaporativ  
(pluvial ou  
outros fato  
(NORMAL  
e a forma d  
aéreo da v

É po  
diferentes  
frequência  
caráter oce  
climas sec  
foliares são  
mais frequ  
tundras e  
(CRAWLE

Em m  
inferiores e

<sup>13</sup> O índice de  
expresso com

Da mesma maneira que o fez para as formas de vida, Raunkiaer propôs a construção de espectros de área foliar para representar certo tipo de vegetação e fundamentar 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 indicadores de estratégias de sobrevivência da planta, que decorriam de processos evolutivos duradouros, como adaptações a fatores físicos, químicos e bióticos, por meio das atividades vitais ou peculiaridades do crescimento e desenvolvimento da planta (ACKERLY; REICH, 1999). No entanto, a maneira característica como a planta dispõe no espaço as partes de seu corpo, podendo, assim, 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 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>13</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 arquitetônicas 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 simbioses, 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, e é essa arquitetura 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. Entretanto, 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 mais frequentemente em florestas temperadas; e folhas pequenas predominam em desertos, tundras e em vegetação mediterrânea, que apresentam tanto climas secos quanto frios (CRAWLEY, 1986) (Tabela 2).

Em florestas brasileiras, a frequência de áreas foliares maiores diminui dos estratos inferiores em direção aos superiores de uma mesma floresta e em direção a maiores latitudes

<sup>13</sup> O índice de área foliar representa a superfície fotossintetizante da planta por unidade de área do terreno e é expresso como  $m^2/m^2$ .

ado. Se esse  
, rejeita-se a  
-se aplicar o  
podem ser  
(34) admitiu  
ca e que os  
vivência da  
do, composto  
relacionados  
or classe de  
multiplicando-

escrever, por

Tabela 2 - Espectros foliares em deserto e em florestas pluviais. Note que a proporção das classes com maiores áreas foliares é mais alta na floresta pluvial. Legenda: lepto = leptofila, nano = nanofila, micro = microfila, meso = mesofila, macro = macrofila e mega = megafila

Formação vegetal, sítio	Classes de tamanho foliar (% de espécies)					
	Lepto	Nano	Micro	Meso	Macro	Mega
deserto, Líbia (QADIR; SHETVY, 1986)	45,45	36,36	13,64	4,55	0,00	0,00
floresta pluvial, Castanhal, Brasil (CAIN et al., 1956)	2,00	1,30	13,30	74,00	8,70	0,70
floresta pluvial, Mucambo, Brasil (CAIN et al., 1956)	2,90	0,70	12,30	75,50	8,60	0,00
floresta pluvial, México (BONGERS; POPMA, 1990)	0,00	0,00	12,00	82,00	4,00	2,00

meridionais, em florestas diferentes (CAIN et al., 1956; CAIN; CASTRO, 1959). Folhas de plantas que vivem em ambientes frios tendem a ser pequenas, de vida longa<sup>14</sup>, com cores escuras (devido à acumulação de pigmentos, especialmente antocianinas), que permitem seu aquecimento mais rápido por maior absorção de radiação solar (CRAWLEY, 1986; VILLAR; MERINO, 2001).

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 estação seca no inverno e estação chuvosa no verão), embora em menor proporção. Em uma região que recebe 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>15</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 graminoide. No estrato rasteiro, em que predomina a radiação difusa, folhas horizontais não teriam vantagem sobre as verticais e estariam mais sujeitas ao pisoteio e ao soterramento por queda de ramos e árvores.

<sup>14</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 por meio da produção de fotossintatos. Se a folha tem estrutura escleromorfa, seu custo é mais elevado e sua eficiência fotossintética é mais baixa em relação a uma folha malacomorfa, e tais custos são compensados em prazos bem mais longos.

<sup>15</sup>Capacidade de campo de um solo é a máxima quantidade de água que ele pode reter em condições de campo. 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).

## Come

Além  
diferentes  
conceito d  
que aprese  
teoricamer  
ecológicos  
pelo sistem  
1978), sen

O us  
ambiente r  
Inicialmen  
certas conc  
de adaptaç  
dessas form  
condições  
teoria ecol  
predominar  
do atualism  
quais as for  
devem ter-s

Segu  
dedutivas é  
das premiss  
premissas s  
Dansereau  
dominantes  
pode ser tes

Emb  
adaptações  
as classes  
funcionais  
morfológic  
muitas ques  
(de repouso)  
a forma da p  
autores sug

<sup>16</sup> Uma teoria  
passo que uma

<sup>17</sup> Plantas com

pécies)	
Macro	Mega
0,00	0,00
0,70	0,70
0,60	0,00
0,00	2,00

Folhas de  
com cores  
mitem seu  
; VILLAR;

s, a largura  
nual média.  
no inverno  
cebe certo  
nuir com o  
amento ou

diminuição  
os trópicos  
no da folha  
tor para os  
as de forma  
contais não  
mento por

sustentação  
a herbívoros,  
o (incluindo  
em estrutura  
a uma folha  
es de campo.  
componente  
no solo esta

## 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 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), sendo as principais expostas nos parágrafos subsequentes.

O uso do sistema como indicativo de certas condições abióticas predominantes no ambiente resulta de argumentação tautológica, isto é, decorre de um raciocínio circular. Inicialmente se observou 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. Logo, o predomínio dessas formas de vida em 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 em certo lugar, então ela está adaptada às condições predominantes desse ambiente (WIEGLEB, 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 falsificáveis. Danserau (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 falsado.

Embora o sistema de formas de vida de Raunkiaer tivesse sido concebido com base em adaptações funcionais (isto é, um sistema etarmonico), 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 fisiológicos (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 habitat particular. Vários autores sugeriram que as formas de vida dos corófitos<sup>17</sup> não seriam determinadas tanto pela

<sup>16</sup> Uma teoria é falsável pela não corroboração, isto é, quando as observações são contrárias às predições, ao passo que uma tautologia não pode ser falsada (PETERS, 1991).

<sup>17</sup> Plantas com o corpo dividido em raiz e caule.



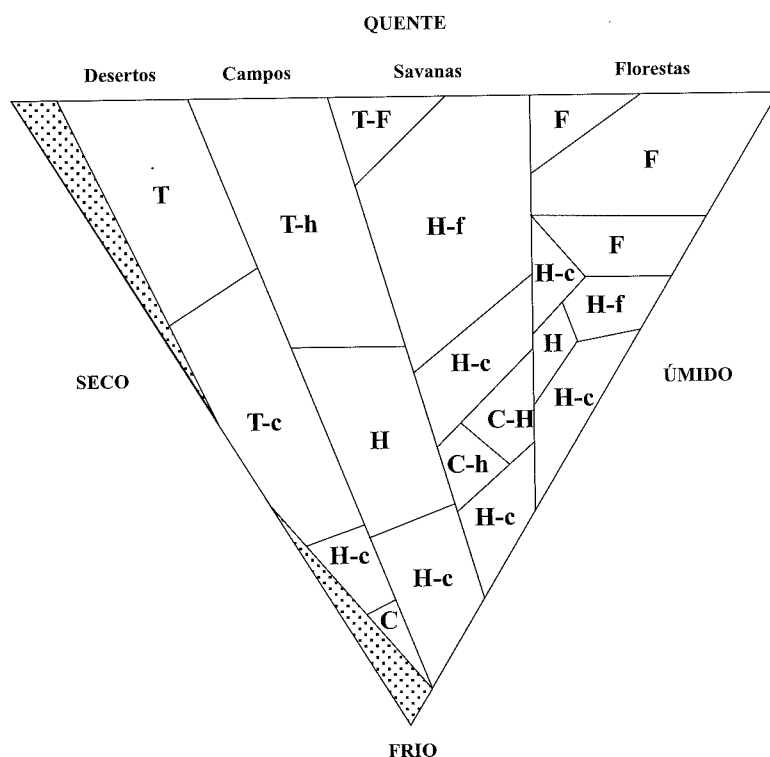


Figura 4 - Diagrama bioclimático de Dansereau (1957), em que as letras maiúsculas indicam as formas de vida dominantes e as minúsculas, as frequentes. F e f = fanerófitos, C e c = caméfitos, H e h = hemicriptófitos e T e t = terófitos. As áreas pontilhadas são inóspitas.

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 obtiveram pequeno sucesso em relação àquelas plantas. Assim, deve-se encarar o sistema como exclusivo para cormófitos terrícolas e usar outros sistemas específicos para plantas aquáticas, epifíticas 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. No entanto, os grupos de algumas classes são muito exclusivos, isto é, muito estreitos, como o grupo de *Chamaephyta velantia*<sup>18</sup>.

<sup>18</sup> Plantas reptantes, com o estolão totalmente fixado ao solo e com o sistema aéreo coberto por pelos.

Em  
concebeu-  
excursão r  
subgrupos  
por exemp  
problemas  
não trazer  
um mesm  
obtidos esp  
(SHIMWE

O s  
ecótipos,  
exemplo,  
mais amer  
uma mesr  
perturbado  
*humile* A.  
cerrado),  
*Aegiphila*  
áreas prote  
et al., 1992  
por catafil  
palavra xe  
forma de u  
única caus  
não expres  
para indica  
acima for

O e  
espécies c  
important  
de Raunki  
e, assim, s  
estrito (C  
forrageam

Em  
ligação di  
teores de f  
decíduo o  
1971).

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 no campo não é possível identificar todas as formas de vida e atribuí-las a grupos e subgrupos, porque tal classificação completa envolve aspectos de fenodinâmica das espécies, por exemplo, caducidade ou semperverescência, 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 Koepfen (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, isto é, populações geneticamente distintas adaptadas ao seu ambiente local. Por exemplo, muitas espécies caméfitas 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 cerrados brasileiros perturbados (por fogo, por pastejo etc.), *Caryocarp brasiliense* Cambess. (pequi), *Anarcadium humile* A. St-Hil. (cajuzinho-do-campo), *Licania humilis* Cham. & Schlindl. (marmelinho-do-cerrado), *Andira laurifolia* Benth. (mata-barata), *Pallicourea rigida* Kunth (gritadeira) e *Aegiphila litorale* Cham. (fruta-de-papagaio) assumem a forma de caméfitos, mas em áreas protegidas assumem a forma de fanerófitos (MANTOVANI, 1983). O IBGE (VELOSO et al., 1992) chamou de xeromórfitos as plantas lenhosas e, ou, herbáceas com gemas protegidas por catáfios na parte aérea e com órgãos de brotamento subterrâneos. 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. Do 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).

as formas de  
tos, H e h =  
o mais pelo  
AWFORD,  
ores como  
nico (clima  
go e obteve  
sifica bem  
modificar o  
-se encarar  
íficos para  
são muito  
s caméfitos  
entanto, os  
o grupo de

## Aplicação prática

O sistema de classificação de formas de vida proposto por Raunkiaer e usado pela quase totalidade dos autores é essencialista, isto é, considera a espécie como a unidade de classificação. Isso quer dizer que qualquer indivíduo amostrado no campo, independentemente do estágio de seu desenvolvimento ontogenético, será sempre classificado como a forma de vida do indivíduo adulto daquela espécie. A apresentação das proporções das formas de vida distribuídas entre as espécies de uma flórua local é chamada de **espectro biológico florístico**. A construção de espectros biológicos florísticos permite fazer comparações entre qualquer amostra no mundo, cujo autor tenha apresentado espectro biológico florístico. As comparações devem ser feitas mediante a aplicação de análises estatísticas.

Para construir um espectro biológico florístico é necessário, porém, amostrar todas as espécies vasculares terrícolas de uma flórua local. Em regiões de grande diversidade e com flora pouco conhecida, nem sempre é possível identificar todas as espécies amostradas. Além disso, numa amostragem feita no campo nem sempre é possível encontrar todos os indivíduos em fase reprodutiva. Contudo, a correta identificação taxonômica de todos os indivíduos amostrados no campo é condição imprescindível para construir o espectro biológico florístico. Também, é possível construir outro tipo de espectro biológico, que prescinde da necessidade de identificar as espécies de todos os indivíduos amostrados no campo: em vez de classificar as espécies em formas de vida, classificam-se os indivíduos. Quando se está interessado em estudar certo trecho de vegetação, sem ter por objetivo estudos corológicos<sup>19</sup> (MARTINS, 1990) de grande escala, pode ser mais conveniente considerar a abundância de plantas com diferentes formas de vida do que considerar o número de espécies, dependendo do objetivo da pesquisa. 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 florístico. Porém, quando se 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 da mesma vegetação.

Raunkiaer (1934) baseou-se nesse raciocínio, ao propor uma denominação das 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, o referido autor afirmou que medir o tamanho das plantas é prática que consome muito tempo e contar os indivíduos é muito problemático, porque nem sempre é possível distinguir, na prática, o que é um indivíduo. Assim, ele propôs considerar, para cada espécie com certa forma de vida, a proporção de unidades amostrais<sup>20</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 flórua fosse atribuído um peso com base na sua frequência na vegetação 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

<sup>19</sup> Estudos que envolvem a distribuição geográfica dos organismos.

<sup>20</sup> Uma unidade amostral é a menor parte distinta e identificável que contém as características que se deseja conhecer de uma população estatística.

acordo c  
grade de  
frequênc  
abundânc  
tamanho  
vegetativ

Ap  
independ  
o sistema  
flora. A an  
Assim, i  
nanofane  
como cat  
plântulas  
amostrad  
comodida  
mínimo fo  
da amost  
ocorrem  
devido ac  
tamanho  
facilita m  
É intuitiv  
levantam  
mínimo m

Em  
biológico  
similares  
recomend  
descrição  
queira um  
em nenhu  
frequênci

Qu  
vários tre  
estudados  
estatístico  
aumenta r  
de tabelas  
frequênci  
fundamen  
é possível  
classe e co

acordo com a forma de vida dominante. Chamou o espectro biológico assim construído de **grade de valência**, para distingui-lo do espectro biológico florístico. Contudo, a estimativa da frequência é muito problemática (DÄUBENMIRE, 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, obtêm-se o **espectro biológico vegetacional**. Nesse caso, 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 plantas e os indivíduos jovens devem ser registrados como categorias especiais (EMBERGER; SAUVAGE, 1969). Para evitar problemas com plantas e jovens, seria possível adotar um tamanho mínimo a partir do qual as plantas são amostradas. A adoção de um tamanho mínimo é uma questão de pura conveniência, de comodidade na coleta de dados. Porém, introduziu 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 ao artifício de inclusão na amostra. Contudo, desde que os critérios de adoção de um tamanho mínimo considerem esses problemas, amostrar plantas a partir de 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.

Em um sítio de Cerrado em Itirapina, Batalha e Martins (2004) compararam os espectros biológicos florístico, de valência e vegetacional: os espectros florísticos e de valência foram similares, mas ambos diferiram do espectro vegetacional. Batalha e Martins (2004) recomendaram o espectro florístico quando se trabalha em escalas maiores e se quer uma descrição do fitoclima; e o espectro vegetacional quando se trabalha em escalas menores e se quer uma descrição quantitativa da fisionomia. O espectro de valência não foi recomendado em nenhuma situação, já que ele não foi significativamente diferente do espectro florístico e a frequência não é um bom estimador da abundância.

Quando se arranjam os dados dos espectros biológicos (florísticos ou vegetacionais) de vários trechos de vegetação, obtêm-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 analisar os dados é por meio de tabelas de contingência, que permitem calcular, pela distribuição do  $\chi^2$  (qui-quadrado), a frequência esperada de cada forma de vida e compará-la com a frequência observada, fundamentando discussões sobre possíveis causas dos desvios (GRIBG-SMITH, 1983). Também é possível usar o espectro biológico normal de Raunkiaer como a frequência esperada em cada classe e compará-la, por exemplo, por meio da distribuição do  $\chi^2$ , com a frequência observada.

usado pela  
unidade de  
entamente  
a forma de  
as de vida  
**florístico**.  
e qualquer  
comparações

**biológico**  
cada forma  
florístico.  
no trecho  
objetivo da  
antas com  
MARTINS,  
essado em  
ssificar as  
ssidade de  
florístico.  
indivíduos  
indivíduos  
das. Além  
de e com  
ar todas as

ção.  
formas  
vegetação  
ambas as  
rística que  
é possível  
specie com  
relação ao  
or (P/T) é  
tíbuido um  
ngentiu que  
de mesma  
ando-a de

ne se deseje

Outro tipo é a análise multivariada, por meio de técnicas tanto de classificação quanto de ordenação. Uma introdução às técnicas de análise multivariada pode ser encontrada em Gauch Jr. (1982), Kent e Coker (1992), Jongman et al. (1995) e no Capítulo 4 deste livro. Com tais técnicas é possível usar medidas de similaridade ou de dissimilaridade, 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 cinco espectros de sítios de Cerrado. Nesse tipo de gráfico, quanto mais próximo um sítio estiver de 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 hemicriptófitos e fanerófitos. Quanto mais aberta for a fisionomia, maior a proporção de hemicriptófitos. No entanto, quanto mais fechada a fisionomia, maior a proporção de fanerófitos. De fato, Mojiguaçu (SP), Lagoa Santa (MG) e o Parque Nacional das Emas (GO), onde predominam fisionomias abertas de Cerrado, estão mais próximos dos escores da classe dos hemicriptófitos do que Pirassununga (SP) e Santa Rita do Passa Quatro (SP), onde predominam fisionomias fechadas de Cerrado (Figura 5).

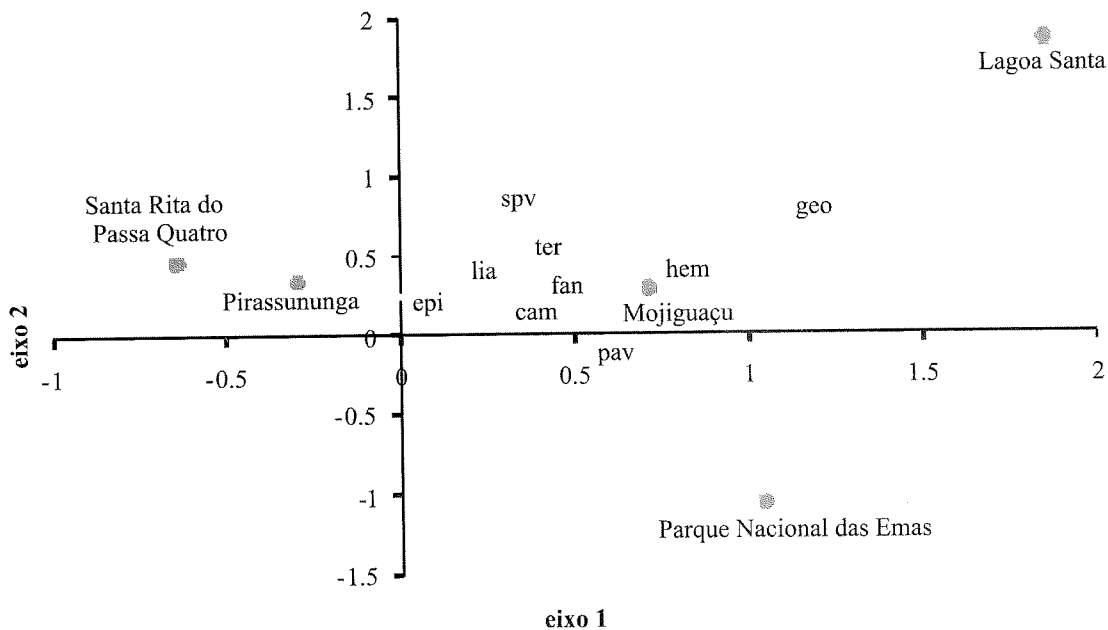


Figura 5 - Análise de Correspondência Distendida (DCA) de cinco sítios de Cerrado e das classes de forma de vida. Fan = fanerófitos, cam = caméfitos, hem = hemicriptófitos, geo = geófitos, ter = terófitos, lia = lianas, epi = epífitos, spv = semiparasita vascular e pav = parasita vascular. O primeiro eixo explicou 75,10% da variação, separando os sítios em que as fisionomias de Cerrado são mais abertas daqueles em que elas são mais fechadas. O segundo eixo explicou outros 12,35% da variação, separando o sítio em que os terófitos estavam super-representados daquele em que eles estavam sub-representados.

Fonte: Adaptado de BATALHA; MARTINS, 2002b.

Em  
todo o mun  
no primeir  
positivos n  
os terófito  
em que a c  
anuais está

Figura 6 - Bi  
as  
ge  
bo  
ou  
eix  
do  
ou  
No

Fonte: Adapta

quanto de  
a em Gauch  
o. Com tais  
o a presença  
da forma de  
usado para  
m incluídos  
no um sítio  
espectro em  
fanerófitos.  
nto, quanto  
(SP), Lagoa  
abertas de  
rassununga  
de Cerrado

Lagoa Santa

2

s classes de  
ófitos, ter =  
vascular. O  
nomias de  
xo explicou  
presentados

Em outra análise de ordenação com 83 espectros biológicos de formações vegetais de todo o mundo (Figura 6), os sítios sob climas secos apareceram geralmente com escores maiores no primeiro eixo do que os sítios sob climas úmidos. Sítios sob climas frios apresentaram escores positivos no primeiro eixo e escores negativos no segundo eixo. Raunkiaer (1934) esperava que os terófitos, os mais bem protegidos contra a seca, aparecessem sob climas quentes e secos, em que a estação favorável fosse muito curta. De fato, nessa análise os escores das plantas anuais estão mais próximos dos desertos, estepes quentes e vegetação mediterrânea, todos sob

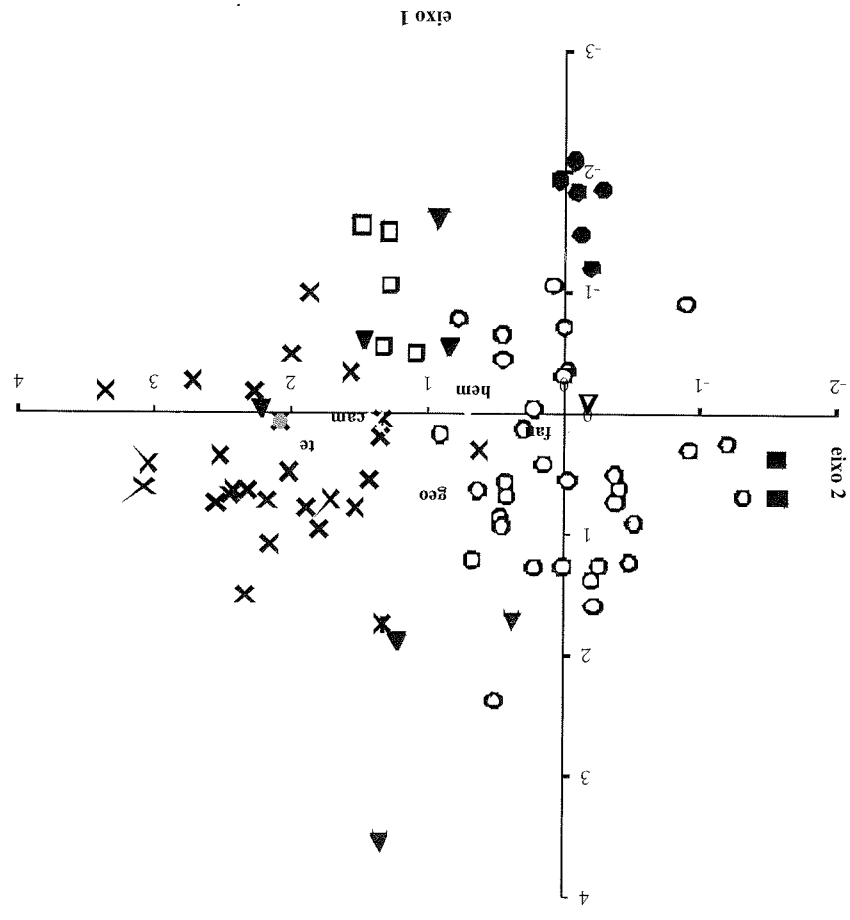


Figura 6 - Biograma da Análise de Correspondência Distendida (DCA), com os espectros biológicos e as classes de forma de vida. Legenda: fan = fanerófitos, cam = caméfitos, hem = hemicitríptófitos, geo = geófitos, ter = terófitos, ■ = floresta pluvial, ○ = floresta temperada, subtemperada ou boreal, ● = Cerrado, ▲ = Savana, \* = Pradaria, × = vegetação mediterrânea, estepes quentes ou deserto quente, □ = tundra ou estepes fria e △ = espectro normal de Raunkiaer. O primeiro eixo explicou 69,97% da variação e o segundo, 13,81%. Há dois gradientes na determinação dos espectros biológicos, um indo dos climas úmidos aos secos (da esquerda à direita), e outro indo dos climas quentes aos frios (do canto superior esquerdo ao canto inferior direito). Note o espectro biológico normal de Raunkiaer próximo à origem.

Fonte: Adaptado de BATALHA; MARTINS, 2002b.

climas quentes e secos (Figura 6). O gráfico da ordenação mostra os sítios de floresta com escores mais próximos da classe de "fanerófitos", e as tundras e estepes frias mais próximas da classe "caméfitos", de acordo com os postulados de Raunkiaer (1934). Entre as florestas, as temperadas e boreais apresentaram maior proporção de hemicriptófitos do que as florestas pluviais, aproximando-se do fitoclima hemicriptófitico, também como proposto por Raunkiaer (1934). Observando o gráfico de ordenação, notaram-se dois gradientes na determinação dos espectros biológicos no mundo, um indo dos climas úmidos aos secos (da esquerda à direita), e outro indo dos climas quentes aos frios (do canto superior esquerdo ao canto inferior direito), enfatizando o papel da temperatura e da precipitação sobre as formas de vida e concordando com Whittaker (1975).

Para 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 modificado, foi desenvolvida por Ellenberg e Mueller-Dombois em 1967 e reproduzida em Mueller-Dombois e Ellenberg (1974). Uma chave mais simples, com comentários sobre sua aplicação prática, é fornecida no final deste capítulo.

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 certa posição ao longo do ramo para medir a folha – 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 frequente 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 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).

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

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

em que:

$K = 2/3$  para a grande maioria das dicotiledôneas (CAIN; CASTRO, 1959) ou  $3/4$  para folhas lineares, como as de graminoides (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-se medir o maior e o menor folíolos. A média entre o maior ( $C_{máx}$ ) e o menor ( $C_{mín}$ ) valor de comprimento dos folíolos fornecerá o comprimento médio  $CM$ :

$$CM = (C_{máx} + C_{mín})/2$$

A m  
a largura n

LM

A á  
que N é o

AFT

As f  
de área fol  
a classifica

Outr

posteriorm  
área conhe  
Alternativa  
pesada. O p  
permitindo  
e preciso,  
calculam a  
são proces  
portáteis (v  
leaf-and-ro  
caracteres  
tipos de ma

Para  
convenient  
No caso de  
foliar, o tip  
relativa por

FC =

em que:

FC =

NC =

NT =

O sis  
utilizado e  
Andel (199  
formas de v  
distribuição  
ser usado p  
usando um

A média entre o maior ( $L_{max}$ ) e o menor ( $L_{min}$ ) valores de largura dos folíolos fornecerá a largura média LM:

$$LM = (L_{max} + L_{min})/2$$

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 citadas 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.

Outra maneira de medir a área foliar é construindo moldes das folhas, pesando-os posteriormente. O tamanho é estimado comparando-se o peso do molde com o peso de uma área conhecida do papel utilizado para desenhá-lo, por meio de uma regra de 3 simples. 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 por meio de uma regra de três simples. 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 (veja, por exemplo, a página eletrônica <http://www.envcoglobal.com/catalog/product/leaf-and-root/portable-leaf-area-meter.html>) 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. No caso de atributo, podem ser considerados a forma de vida, a classe de área foliar, a textura foliar, o tipo de margem, a composição do limbo, a presença de ponta-goteira etc. A frequência relativa percentual de cada atributo pode ser calculada por meio da seguinte expressão:

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

em que:

FC = frequência relativa percentual do caráter considerado;

NC = número de indivíduos amostrados com a presença do caráter; e

NT = 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 e 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. (1999).



## 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 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 vegetal fornecem valores numéricos, que podem ser analisados estatisticamente e, portanto, permitem quantificar as conclusões e hipóteses. Em especial, o espectro biológico vegetal 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, por meio de análises multivariadas, e, assim, representam poderosa ferramenta para estudos fitogeográficos.

## Referências

- ACKERLY, D. D.; REICH, P. B. 1999. Convergence and correlation among leaf size and function in seed plants: a comparative test using independent contrasts. *American Journal of Botany*, **86**:1272-1281.
- ACOT, P. 1990. *História da ecologia*. São Paulo: Campus.
- BAILEY, I. W.; SINNOTT, E. 1916. The climatic distribution of certain types of angiosperm leaves. *American Journal of Botany*, **3**:24-39.
- BARBAULT, R.; BLANDIN, P. 1980. La notion d'estratégie adaptatives: sur quelques aspects énergétiques, démographiques et synécologiques. Pp. 1-28. In: BARBAULT, R.; BLANDIN, P.; MEYER, J. A. (Eds.). *Recherches d'écologie théorique*. Les stratégies adaptatives. Paris: Maloine.
- BARKMAN, J. J. 1978. Synusial approaches to classification. p. 111-166. In: WHITTAKER, R. H. (Ed.). *Classification of plant communities*. The Hague, Dr W. Junk.
- BATALHA, M. A.; ARAGAKI, S.; MANTOVANI, W. 1997. Florística do cerrado em Emas (Pirassununga, SP). *Boletim de Botânica da Universidade de São Paulo*, **16**:49-64.
- BATALHA, M. A.; MANTOVANI, W. 2001. Floristic composition of the cerrado in the Pé-de-Gigante Reserve (Santa Rita do Passa Quatro, southeastern Brazil). *Acta Botanica Brasilica*, **15**:147-163.
- BATALHA, M. A.; MARTINS, F. R. 2002a. The vascular flora of the cerrado in Emas National Park (Goiás, central Brazil). *Sida*, **20**:295-312.
- BATALHA, M. A.; MARTINS, F. R. 2002b. Life-form spectra of cerrado sites. *Flora*, **197**:452-460.
- BATALHA, M. A.; MARTINS, F. R. 2004. Floristic, frequency, and vegetation life-form spectra of a cerrado site. *Brazilian Journal of Biology*, **64**:203-209.

BEADLE, N.

BECK, H. 19  
Humboldt -BONGERS,  
Botanical GBRAUN-BL  
Madrid: H. BBUELL, M.  
Minnesota. E

CAIN, S. A.

CAIN, S. A.;

CAIN, S. A.;  
techniques toCHAREST, I.  
Park, Newfo  
Canadian Jo

CHRISTOD

COLE, M. M.  
BiogeographCONARD, H.  
Danube basinCRAWFORD  
adversity. O

CRAWLEY,

CRONQUIS  
Botanical GarDAGET, P. 1  
p. 89-114. In  
stratégies adDANIN, A.;  
environment.

DANSEREA

DAUBENMI

DAUBENMI  
and Sons.DIMOPOUL  
Peloponniso

DURANT, W

- BEADLE, N. C. W. 1953. The edaphic factor in plant ecology. *Ecology*, **34**:426-428.
- BECK, H. 1987. La geografía de Alexander von Humboldt. Pp. 221-238. In: HEIN, W. H. (Ed.). *Alexander von Humboldt - La vida y la obra*. Ingelheim am Rhein, C. H. Boehringer Sohn.
- 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.
- BUELL, M. F.; WILBUR, R. L. 1948. Life-form spectra of the hardwood forests of the Iasca Park region, Minnesota. *Ecology*, **29**:352-359.
- CAIN, S. A. 1950. Life forms and phytoclimate. *Botanical Review*, **16**:1-32.
- CAIN, S. A.; CASTRO, G. M. O. 1959. *Manual of vegetation analysis*. New York: Hafner.
- CAIN, S. A.; CASTRO, G. M. O.; PIRES, J. M.; SILVA, N. T. 1956. Application of some phytosociological techniques to Brazilian rain forests. *American Journal of Botany*, **43**:911-941.
- CHAREST, R.; BROUILLET, L.; BOUCHARD, A.; HAY, S. 2000. The vascular flora of Terra Nova National Park, Newfoundland, Canada: a biodiversity analysis from a biogeographical and life form perspective. *Canadian Journal of Botany*, **78**:629-645.
- CHRISTODOULAKIS, D. 1996. The flora of Ikaria (Greece, E. Aegean Islands). *Phyton*, **36**:63-91.
- COLE, M. M.; BROWN, R. C. 1976. The vegetation of the ghanzi area of Western Botswana. *Journal of Biogeography*, **3**:169-196.
- 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. 1986. *Plant ecology*. Oxford: Blackwell.
- CRONQUST, 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). p. 89-114. In: BARBAULT, R.; BLANDIN, P.; MEYER, J. A. (Eds.). *Recherches d'écologie théorique, les stratégies adaptatives*. Paris: Maloine.
- DANN, A.; ORSHAN, G. 1990. The distribution of Raunkiaer life forms in Israel in relation to the environment. *Journal of Vegetation Science*, **1**:41-48.
- 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.
- DIMOPOLUS, P.; GEORGIADIS, T. 1992. Floristic and phytogeographical analysis of Mount Killini (NE Peloponnisos, Greece). *Phyton*, **32**:283-305.
- DURANT, W. 1996. *A história da filosofia*. São Paulo: Nova Cultural.

- EI-DEMERDASH, M. A.; HEGAZY, A. K.; ZILAY, A. M. 1994. Distribution of the plant communities in Tihamah coastal plains of Jazan region, Saudi Arabia. *Vegetatio*, **112**:141-151.
- EL-GHANI, M. M. A. 1998. Environmental correlates of species distribution in arid desert ecosystems of eastern Egypt. *Journal of Arid Environments*, **38**:297-313.
- EMBERGER, L.; SAUVAGE, C. 1969. Types biologiques. p. 50-63. In: EMBERGER, L. (Coord.). **Vademécun pour le relevé méthodique de la végétation et du milieu**. Paris: Centre National de la Recherche Scientifique.
- GAO, X.; CHEN, L. 1998. The revision of plant life-form system and an analysis of the life-form spectrum of forest plants in the warm temperate zone of China. *Acta Botanica Sinica*, **40**:553-559.
- GAUCH JR., H. G. 1982. **Multivariate analysis in community ecology**. Cambridge: Cambridge University.
- GIVNISH, T. J. 1984. Leaf and canopy adaptations in tropical forests. p. 51-84. In: MEDINA, E.; MOONEY, H. A.; VÁQUEZ-YÁNES, C. (Eds.). **Physiological ecology of plants of the wet tropics**. The Hague, Dr W. Junk.
- GRIEG-SMITH, P. 1983. **Quantitative plant ecology**. Oxford, Blackwell.
- GRIME, J. P.; HODGSON, J. G.; HUNT, R. 1988. **Comparative plant ecology: a functional approach to common British species**. London: Unwin Hyman.
- HORN, H. S. 1971. **The adaptive geometry of trees**. Princeton: Princeton University.
- HUMBOLDT, A. von. 1807. **Essai sur la géographie des plantes**. Nanterre: Éditions Européennes Erasme, 1990. Facsimilar da edição francesa.
- JAIN, S. 1979. Adaptive strategies: polymorphisms, plasticity, and homeostasis. p. 160-187. In: SOLBRIG, O.; JAIN, S.; Johnson, G. B.; RAVEN, P. H. (Eds.). **Topics in plant population biology**. New York: Columbia University.
- JON GMAN, R. H. G.; BRAAK, C. J. F. TER; van TONGEREN, O. F. R. 1995. **Data analysis in community and landscape ecology**. Cambridge: Cambridge University.
- JUDD, W. S.; CAMPBELL, C. S.; KELLOG, E. A.; STEVENS, P. F. 1999. **Plant systematics: a phylogenetic approach**. Sunderland: Sinauer.
- KENT, M.; COKER, P. 1992. **Vegetation description and analysis: a practical approach**. London: Belhaven.
- 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.
- LEE, J. E.; OLIVEIRA, R. S.; DAWSON, T. E.; FUNG, I. 2005. Root functioning modifies seasonal climate. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **102**: 17576-17581.
- LENOIR, T. 1978. Generation factors in the origin of the romantische Naturphilosophie. *Journal of the History of Biology*, **11**:57-100.
- LEVITT, J. 1980a. **Response of plants to environmental stresses**. Vol. I – Chilling, freezing and high temperature stresses. New York: Academic.
- LEVITT, J. 1980b. **Response of plants to environmental stresses**. Vol II – Water, radiation, salt, and other stresses. New York: Academic.

MANTOVANI,  
da Reserva B  
de Campinas,

MARTINS, F.  
Vaçununga, S

MARTINS, F.

MARTIUS, C.  
der am 14. Feb  
Lindauer.

MASON, S. F.  
Globo.

MATTHES, L.  
composição fl  
SOCIEDADE  
Paulo.

MEIRA NETO  
na Estação Eco

MIRANDA, E

MUELLER-D  
John Wiley an

NORMAN, J.  
EHLERINGER  
and instrume

ODUM, E. P.

PAVILLARD,

PÉCHEUX, M

PETERS, R. H

QADIR, S. A.  
communities.

RATTER, J. A.  
Royal Botanic

RAUNKIAER

RIZZINI, C. T.  
Thornthwaite

SARMIENTO

SARMIENTO  
(Ed.). *Ecosyst*

SHIMWELL,

- MANTOVANI, W. 1983. *Composição e similaridade florística, fenologia e espectro biológico do cerrado da Reserva Biológica de Moji Guaçu, estado de São Paulo*. Dissertação (Mestrado) – Universidade Estadual de Campinas, Campinas, SP, 1983.
- MARTINS, F. R. 1982. O balanço hídrico sequencial e o caráter semidecíduo da floresta do Parque Estadual de Vagununga, 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 Königlich-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. F.; MARTINS, F. R. 1988. Bosque dos Jequitibas (Campinas, SP): composição florística e estrutura fitossociológica do estrato arbóreo. p. 55-76. In: CONGRESSO DA SOCIEDADE BOTÂNICA DE SÃO PAULO, 5., 1985. *Anais...*. Botucatu, SP: Sociedade Botânica de São Paulo.
- MEIRA NETO, J. A. A.; MARTINS, F. R.; VALENTE, G. E. 2007. Composição florística e espectro biológico na Estação Ecológica de Santa Bárbara, estado de São Paulo, Brasil. *Revista Arvore*, 31: 907-922.
- 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.
- NORMAN, J. M.; CAMPBELL, G. S. 1989. Canopy structure. p. 301-326. In: PEARCY, R. W.; EHLERINGER, J.; MOONEY, H. A.; RUNDDEL, P. W. (Eds.). *Plant physiological ecology, field methods and instrumentation*. London: Chapman and Hall.
- ODUM, E. P. 1985. *Ecologia*. Rio de Janeiro: Intermérica.
- 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 University.
- 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.
- RATTER, J. A. 1980. *Notes on the vegetation of Fazenda Água Limpa (Brasília – DF, Brasil)*. Edinburgh: Royal Botanical Garden.
- 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.
- SARMIENTO, G.; MONASTERIO, M. 1983. Life forms and phenology. p. 79-108. In: GOODAL, D. W. (Ed.). *Ecosystems of the world: tropical savannas*. Amsterdam: Elsevier.
- SHIMWELL, D. W. 1971. *Description and classification of vegetation*. London: Sidgwick & Jackson.

- SHIPLEY, B. 1995. Structured interspecific determinants of specific leaf area in 34 species of herbaceous angiosperms. **Functional Ecology**, **9**:312-319.
- SILVERTOWN, J. W.; DOUST, J. L. 1993. **Introduction to plant population biology**. Oxford: Blackwell.
- STALTER, R.; KINCAID, D. T.; LAMONT, E. E. 1991. Life forms of the flora at Hampstead Plains, New York, and a comparison with four other sites. **Bulletim of the Torrey Botanical Club**, **118**:191-194.
- TAREEN, R.B.; QADIR, S. A. 1993. Life form and leaf size spectra of the plant communities of diverse areas ranging from Harani, Sinjawi to Duki regions of Pakistan. **Pakistanese Journal of Botany**, **25**:83-92.
- VELOSO, H. P.; RANGEL-FILHO, A. L. R.; LIMA, J. C. A. 1991. **Classificação da vegetação brasileira, adaptada a um sistema universal**. Rio de Janeiro: IBGE.
- VELOSO, H. P.; OLIVEIRA FILHO, L. C.; VAZ, A. M. S. F.; LIMA, M. P. M.; MARQUETE, R.; BRAZÃO, J. E. M. 1992. **Manual técnico da vegetação brasileira**. Rio de Janeiro: Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística.
- VIEIRA, L. S.; SANTOS, P. C. T. C.; VIEIRA, M. N. F. 1988. **Solos: propriedades, classificação e manejo**. Brasília: MEC/ABEAS.
- VILLAR, R.; MERINO, J. 2001. Comparison of leaf construction costs in woody species with differing leaf life-spans in contrasting ecosystems. **New Phytologist**, **151**:213-226.
- WARMING, E. 1892. Lagoa Santa, contribuição para a geografia fitobiológica. p. 1-82. In: WARMING, E.; FERRI, M. G. 1973. **Lagoa Santa e a vegetação dos cerrados brasileiros**. São Paulo: Edusp.
- 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. 1962. Classification of natural communities. **Botanical Review**, **28**:1-239.
- 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.

## Anex

## Classificação

1.a) Plantas  
1.b) Plantas

2.a) Plantas  
delas para s  
2.b) Plantas  
.....

3.a) Plantas  
hospedeiros  
3.b) Plantas

4.a) Plantas  
externo com  
4.b) Plantas

5.a) Sistema  
5.b) Pelo m

6.a) Sistema  
qualquer est  
morrem dur  
e para cump  
6.b) Sistema  
resistir a es  
desfavoráve

7.a) Sistema  
representad  
7.b) Sistema  
por raízes fa  
adventícias  
lignotubércu

8.a) Sistema  
a base da pl  
herbáceos r  
vegetativas  
8.b) Sistema

9.a) Sistema  
suas partes a  
m, de modo  
se localiza c  
9.b) Sistema  
(devido à m

10.a) Altura

# Anexo 1

Classificação de formas de vida de plantas vasculares terrícolas segundo Raunkiaer: uma chave comentada

- 1 (a) Plantas heterótrofas (desprovidas de função fotossintetizante)..... 2
- 1 (b) Plantas autótrofas (providas de função fotossintetizante)..... 3
- 2 (a) Plantas não ligadas ao solo, crescendo sobre plantas autótrofas vivas e dependendo fisiologicamente delas para se manterem vivas ..... HOLONPARASITAS<sup>III</sup>..... 3
- 2 (b) Plantas crescendo sobre matéria orgânica morta e dela dependendo para sua nutrição ..... SAPROFITOS<sup>IV</sup>..... 4
- 3 (a) Plantas hemiautótrofas, não ligadas ao solo e vivendo sobre plantas holoautótrofas<sup>VI</sup> (chamadas de hospedeiros) e a elas ligadas por tecidos especializados ..... HEMIPARASITAS<sup>VII</sup>..... 4
- 3 (b) Plantas holoautótrofas<sup>VI</sup> (providas de função fotossintetizante autônoma) ..... 4
- 4 (a) Plantas autossustentantes, isto é, capazes de sustentar seu próprio corpo sem necessitar de apoio externo como suporte ..... 5
- 4 (b) Plantas que se desenvolvem sobre outras plantas (estas se chamam de forófitos) ..... 13
- 5 (a) Sistema aéreo<sup>VIII</sup> totalmente herbáceo<sup>X</sup> ..... 6
- 5 (b) Pelo menos a base do sistema aéreo lenhosa<sup>X</sup> ..... 8
- 6 (a) Sistema de protamento<sup>XI</sup> ausente do corpo da planta adulta<sup>XIII</sup>. Planta totalmente herbácea<sup>X</sup>, sem qualquer estrutura perene, com sistema subterrâneo<sup>XIII</sup> fasciculado ou ramificado. Plantas anuais, isto é, morrem durante a estação desfavorável<sup>XIV</sup> e dependem de estação favorável<sup>XV</sup> para seu desenvolvimento e para cumprir seu ciclo vital, morrendo após a produção de sementes ..... TERÓFITOS ..... 7
- 6 (b) Sistema de protamento situado no sistema subterrâneo 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 protamento) na estação favorável ..... 7
- 7 (a) Sistema de protamento localizado abaixo do nível do solo. O sistema subterrâneo é geralmente representado por rizoma, tubérculo ou bulbo ..... GEOFITOS ..... 7
- 7 (b) Sistema de protamento localizado no nível do solo. O sistema subterrâneo pode ser representado por raízes fasciculadas ou ramificadas e, nesse caso, na estação favorável os ramos brotam de gemas adormecidas na base do caule no nível do solo; pode ser representado também por estolão, raiz tuberosa, lignotubérculo, xilopódio, corno ou bulbo aéreo (gramíneas) ..... HEMICRIPTOFITOS ..... 8
- 8 (a) Sistema de protamento<sup>XI</sup> no sistema subterrâneo<sup>XIII</sup> da planta, mas localizado no nível do solo. Apenas a base da planta lenhosa<sup>X</sup> no nível do solo e sistema aéreo constituído por eixos<sup>XVI</sup> herbáceos. Os eixos herbáceos morrem periodicamente<sup>XVII</sup> na estação desfavorável e, em algumas espécies, as gemas vegetativas podem ficar protegidas pelos restos mortos do sistema aéreo ..... HEMICRIPTOFITOS ..... 9
- 8 (b) Sistema de protamento no sistema aéreo da planta, localizado acima do nível do solo ..... 9
- 9 (a) Sistema de protamento localizado abaixo de 0,5 m de altura. Se a planta tiver altura maior que 0,5 m, suas partes aéreas morrem na estação desfavorável, e o sistema aéreo regredir a uma altura menor que 0,5 m, de modo que o sistema aéreo apresenta uma base lenhosa perene com altura menor que 0,5 m, se localiza o sistema de protamento ..... CAMÉFITOS<sup>XVIII</sup> ..... 10
- 9 (b) Sistema de protamento localizado sempre acima de 0,5 m de altura. As partes aéreas nunca retrocedem (devido à morte periódica na estação desfavorável) a uma altura inferior a 0,5 m ..... 10
- 10 (a) Altura máxima de 2 m ..... NANOFANERÓFITOS

# Anexo 1

Classificação de formas de vida de plantas vasculares terrícolas segundo Raunkiaer: uma chave comentada

- 1 (a) Plantas heterótrofas (desprovidas de função fotossintetizante)..... 2
- 1 (b) Plantas autótrofas (providas de função fotossintetizante)..... 3
- 2 (a) Plantas não ligadas ao solo, crescendo sobre plantas autótrofas vivas e dependendo fisiologicamente delas para se manterem vivas ..... HOLONPARASITAS<sup>III</sup>..... 3
- 2 (b) Plantas crescendo sobre matéria orgânica morta e dela dependendo para sua nutrição ..... SAPROFITOS<sup>IV</sup>..... 4
- 3 (a) Plantas hemiautótrofas, não ligadas ao solo e vivendo sobre plantas holoautótrofas<sup>VI</sup> (chamadas de hospedeiros) e a elas ligadas por tecidos especializados ..... HEMIPARASITAS<sup>VII</sup>..... 4
- 3 (b) Plantas holoautótrofas<sup>VI</sup> (providas de função fotossintetizante autônoma) ..... 4
- 4 (a) Plantas autossustentantes, isto é, capazes de sustentar seu próprio corpo sem necessitar de apoio externo como suporte ..... 5
- 4 (b) Plantas que se desenvolvem sobre outras plantas (estas se chamam de forófitos) ..... 13
- 5 (a) Sistema aéreo<sup>VIII</sup> totalmente herbáceo<sup>X</sup> ..... 6
- 5 (b) Pelo menos a base do sistema aéreo lenhosa<sup>X</sup> ..... 8
- 6 (a) Sistema de protamento<sup>XI</sup> ausente do corpo da planta adulta<sup>XIII</sup>. Planta totalmente herbácea<sup>X</sup>, sem qualquer estrutura perene, com sistema subterrâneo<sup>XIII</sup> fasciculado ou ramificado. Plantas anuais, isto é, morrem durante a estação desfavorável<sup>XIV</sup> e dependem de estação favorável<sup>XV</sup> para seu desenvolvimento e para cumprir seu ciclo vital, morrendo após a produção de sementes ..... TERÓFITOS ..... 7
- 6 (b) Sistema de protamento situado no sistema subterrâneo 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 protamento) na estação favorável ..... 7
- 7 (a) Sistema de protamento localizado abaixo do nível do solo. O sistema subterrâneo é geralmente representado por rizoma, tubérculo ou bulbo ..... GEOFITOS ..... 7
- 7 (b) Sistema de protamento localizado no nível do solo. O sistema subterrâneo pode ser representado por raízes fasciculadas ou ramificadas e, nesse caso, na estação favorável os ramos brotam de gemas adormecidas na base do caule no nível do solo; pode ser representado também por estolão, raiz tuberosa, lignotubérculo, xilopódio, corno ou bulbo aéreo (gramíneas) ..... HEMICRIPTOFITOS ..... 8
- 8 (a) Sistema de protamento<sup>XI</sup> no sistema subterrâneo<sup>XIII</sup> da planta, mas localizado no nível do solo. Apenas a base da planta lenhosa<sup>X</sup> no nível do solo e sistema aéreo constituído por eixos<sup>XVI</sup> herbáceos. Os eixos herbáceos morrem periodicamente<sup>XVII</sup> na estação desfavorável e, em algumas espécies, as gemas vegetativas podem ficar protegidas pelos restos mortos do sistema aéreo ..... HEMICRIPTOFITOS ..... 9
- 8 (b) Sistema de protamento no sistema aéreo da planta, localizado acima do nível do solo ..... 9
- 9 (a) Sistema de protamento localizado abaixo de 0,5 m de altura. Se a planta tiver altura maior que 0,5 m, suas partes aéreas morrem na estação desfavorável, e o sistema aéreo regredir a uma altura menor que 0,5 m, de modo que o sistema aéreo apresenta uma base lenhosa perene com altura menor que 0,5 m, se localiza o sistema de protamento ..... CAMÉFITOS<sup>XVIII</sup> ..... 10
- 9 (b) Sistema de protamento localizado sempre acima de 0,5 m de altura. As partes aéreas nunca retrocedem (devido à morte periódica na estação desfavorável) a uma altura inferior a 0,5 m ..... 10
- 10 (a) Altura máxima de 2 m ..... NANOFANERÓFITOS

10.b) Altura máxima maior que 2 m .....	11
11.a) Altura máxima de 8 m .....	MICROFANERÓFITOS
11.b) Altura máxima maior que 8 m .....	12
12.a) Altura máxima de 30 m .....	MESOFANERÓFITOS
12.b) Altura máxima maior que 30 m .....	MEGAFANERÓFITOS
13.a) Enraizadas no solo .....	14
13.b) Não enraizadas no solo .....	16
14.a) Plantas enraizadas no solo desde sua germinação e que se mantêm enraizadas no solo durante toda a sua vida <sup>xix</sup> , incapazes de sustentar seu próprio corpo e que necessitam de outras plantas (forófitos) como suporte para poder crescer .....	TREPADEIRAS <sup>xx</sup>
14.b) Plantas que estabelecem contato com o solo apenas durante um período de seu desenvolvimento <sup>xxi</sup> . ....	15
15.a) Plantas que germinam e enraízam no solo e depois perdem o contato com ele <sup>xxii</sup> . ....	HEMIEPÍFITOS SECUNDÁRIOS <sup>xxiii</sup>
15.b) Plantas que germinam sobre o suporte e depois estabelecem contato com o solo <sup>xxii</sup> .....	HEMIEPÍFITOS PRIMÁRIOS <sup>xxiii</sup>
16.a) Plantas que nunca estabelecem contato com o solo .....	EPÍFITOS <sup>xxiv</sup>
16.b) Plantas germinadas no solo e que depois perdem contato com ele <sup>xxii</sup> .....	HEMIEPÍFITOS SECUNDÁRIOS <sup>xxiii</sup>

## NOTAS

<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 possuem 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 por meio da presença de estruturas de fixação (apressórios, visíveis externamente) na planta hospedeira e do envio e penetração de raízes especiais (haustórios, visíveis em cortes anatômicos) a partir dos apressórios para dentro da planta hospedeira. Esse é o caso apenas das plantas holoparasitas externas (holoectoparasitas), como os gêneros *Cassita* (*Lauraceae*) e *Cuscuta* (*Convolvulaceae*). Há, porém, plantas holoparasitas internas (holoendoparasitas). Nesse 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 holoendoparasitas (parasitas internas) só podem ser percebidas no campo quando estão em fase reprodutiva.

<sup>iv</sup>É muito difícil observar um saprófito no campo, quando a planta não está florida, pois seu corpo geralmente está imerso na matéria orgânica em decomposição.

<sup>v</sup>Plantas hemiautótrofas são providas de função fotossintetizante, isto é, fazem fotossíntese, mas são dependentes fisiologicamente de outras plantas vivas – estas holoautótrofas – para a tomada de água e nutrientes. Tal como as holoparasitas, também apresentam apressórios e haustórios.

<sup>vi</sup>As plantas holoautótrofas têm nutrição completamente autótrofa e independente de outros organismos, exceto simbiontes. Têm estruturas clorofiladas e absorvem nutrientes e água por meio de estruturas especializadas, como raízes ou escamas.

<sup>vii</sup>Todas as hem...  
clorofila e faz...  
órgãos especia...  
e dela retiram...

<sup>viii</sup>O sistema a...

<sup>ix</sup>Por convençã...  
casca) lisa e f...

<sup>x</sup>Por convençã...  
casca. Esta, c...  
aspecto extern...

<sup>xi</sup>O sistema de...  
capazes de res...  
da planta que...  
Se o sistema d...  
capaz de brot...  
estrutura pode...  
outras formas...  
lenhosa e apre...  
vida, o sistema...  
que estão nos...  
a planta germ...  
próprio embri...  
brotamentos p...  
em decorrênci...  
adventícias.

<sup>xii</sup>Nos terófitos...  
tegumentos da...  
sistema aéreo...

<sup>xiii</sup>O sistema su...  
solo, podendo...

<sup>xiv</sup>A estação d...  
precipitação, c...  
aumento da in...

<sup>xv</sup>A estação fav...  
seja, à maior d...  
da planta.

<sup>xvi</sup>Um eixo é um...  
caule ou ramo...

<sup>xvii</sup>Se parte do s...  
(sistema subter...  
cicatrices dos...  
planta, no níve...

<sup>xvii</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 se fixar à hospedeira e raízes especiais (haustórios) que penetram na hospedeira e dela retiram água e nutrientes.

<sup>xviii</sup>O sistema aéreo de uma planta é o conjunto de estruturas e órgãos de seu corpo que ocorrem acima do solo. Por convenção, diz-se que o caule é herbáceo, quando geralmente é fino, flexível e coberto por uma epiderme (não casca) lisa e fina, geralmente de cor verde.

<sup>xix</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 cores avermelhada, acastanhada, acinzentada ou amarelada. O aspecto externo pode ser liso, rugoso, estriado, com escamas, costas ou placas.

<sup>xx</sup>O sistema de brotamento é representado pelo conjunto das gemas vegetativas (apicais, laterais e adventícias) capazes de resistir à estação desfavorável e 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. Se o sistema de brotamento está no corpo da planta, então deve ser possível distinguir alguma estrutura perene, capaz de brotar na estação favorável e reconstruir o corpo aéreo da planta. Em algumas formas de vida, essa estrutura pode ser parte do sistema subterrâneo, como rizomas, sboles, tubérculos, bulbos, xilopódios etc. Em outras formas de vida, a estrutura de brotamento pode ser a base do sistema aéreo, que, nesse caso, deve ser lenhosa e apresentar restos de ramos que morreram na última estação desfavorável. Ainda em outras formas de vida, o sistema de brotamento pode apresentar-se difuso, representado pelo conjunto das gemas axilares e apicais que estão nos ramos do sistema aéreo, que, nesse caso, é lenhoso. Porém, há um grupo de formas de vida em que a planta germinada não tem qualquer sistema de brotamento, que, nesse caso, é representado pelas gemas do próprio embrião encerrado nos tegumentos da semente. O sistema de brotamento não deve ser confundido com brotamentos pós-traumáticos, isto é, brotamentos causados pela desdiferenciação de tecidos que sofreram injúria em decorrência de um trauma qualquer, que adquirem propriedades meristemáticas e brotam em estruturas adventícias.

<sup>xxi</sup>Nos terófitos, o sistema de brotamento é representado pela gema apical do eixo embrionário, protegido pelos tegumentos da semente. Portanto, a planta adulta não pode ter nenhuma estrutura lenhosa ou perene nem no sistema aéreo nem no sistema subterrâneo.

<sup>xxii</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 a mistura dos dois.

<sup>xxiii</sup>A estação desfavorável está associada a períodos mais curtos, diminuição da temperatura do ar e da precipitação, ocorrência de incêndios e geadas, ocorrência de inundação, ou seja, à diminuição de recursos e ao aumento da intensidade de fatores restritivos às atividades bióticas da planta.

<sup>xxiv</sup>A estação favorável está associada a períodos mais longos, temperaturas mais altas, maior precipitação, ou seja, à maior disponibilidade de recursos e diminuição da intensidade de fatores restritivos às atividades bióticas da planta.

<sup>xxv</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), estrutura que sustenta uma ou mais flores, uma raiz etc.

<sup>xxvi</sup>Se parte do sistema aéreo (ramos herbáceos) morre na estação desfavorável, então na estrutura de brotamento (sistema subterrâneo no nível do solo) ficam cicatrizes ou restos dos ramos que morreram. Procure por restos ou cicatrizes dos eixos aéreos que morreram em estações desfavoráveis passadas. Geralmente, na base lenhosa da planta, no nível do solo, são encontradas cicatrizes ou as bases dos ramos que morreram.



<sup>xviii</sup>Se a planta tem até 0,5 m de altura ou se ela regride para 0,5 m ou menos ao perder parte do sistema aéreo na estação desfavorável, então é obrigatório encontrar na base lenhosa da planta as cicatrizes e, ou, os restos dos ramos que morreram nas estações desfavoráveis passadas. Muita atenção aos indivíduos jovens de fanerófitos: cicatrizes deixadas nos caules de fanerófitos jovens por folhas que caíram não devem ser confundidas com cicatrizes deixadas na base caulinar de caméfitos por ramos que morreram. Geralmente, é possível distinguir um tecido de cicatrização construído pelo meristema de abscisão na cicatriz deixada pela perda de uma folha. Na cicatriz deixada pela morte de um ramo geralmente há intumescimento do caule e restos do ramo morto e não se reconhece um tecido de cicatrização.

<sup>xix</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 depois se ligou ao solo e nem se ela vai se manter enraizada no solo durante toda a sua vida. Se ela está enraizada no solo, é possível inferir que: ou a) ela germinou no solo, ou b) ela germinou sobre o forófito e depois se enraizou no solo. Para decidir entre essas duas alternativas, é necessário observar a emissão de raízes por parte do caule. Se a planta germinou sobre o forófito, geralmente ela começa a emitir raízes antes de tocar o solo. Se ela não estiver enraizada no solo, é possível inferir que: ou a) ela germinou no solo, se a parte basal de seu caule estiver morta, ou (b) se não emitir, em condições normais, raízes adventícias em direção ao solo, e seu caule só se ramificará e apresentará folhas a partir de uma altura razoável do solo.

<sup>xx</sup>As trepadeiras são tratadas de modos muito diferentes, dependendo do autor. Alguns autores corretamente dividem as trepadeiras em herbáceas e lenhosas e dão nomes diferentes a cada uma dessas classes: as herbáceas são chamadas de **vinhas** (vines em inglês) e as lenhosas, de **lianas**. Essa divisão é considerada atualmente a correta. Outros autores erradamente usam indistintamente trepadeiras ou lianas ou vinhas como sinônimos. As trepadeiras podem ser classificadas de acordo com seu sistema de escalada. As **trepadeiras espalhantes** (as lenhosas são chamadas de diateinolianas) são as menos especializadas e escalam o forófito apoiando-se e enroscando-se nele, por meio de ramos arqueados ou espinhos (como *Celtis iguanae*), razão por que são consideradas uma forma intermediária entre as trepadeiras verdadeiras e as formas autossustentantes. As **trepadeiras foliares** escalam o suporte por meio de folhas, que podem ter crescimento indeterminado (como *Lygodium*) ou espinhos dirigidos para baixo, impedindo que a folha se desprenda do forófito (como *Desmoncus* spp.). As **trepadeiras volúveis** (as lenhosas são chamadas de estrepanolianas) escalam enrolando o caule sarmentoso no suporte (como *Tennadenia violacea*). As **trepadeiras com raízes grampiformes** (as lenhosas são chamadas de radicilianas) escalam o suporte por meio de raízes adventícias modificadas em raízes grampiformes (como *Ficus pumila*). **Trepadeiras com gavinhas** (as lenhosas são chamadas de elitolianas) escalam o suporte por meio de gavinhas e são consideradas o grupo mais especializado (como *Pyrostegia venusta*). Cada um desses grupos pode ser subdividido em trepadeiras terofíticas, geofíticas, hemiepfíticas, caméfiticas ou fanerofíticas. Na classificação da forma de vida das trepadeiras, considera-se que sua altura seja igual à do forófito. Por sua vez, essas formas de vida podem ser ainda subdivididas em suculentas ou não suculentas, com ainda mais subdivisões em decíduas ou perenifólias.

<sup>xxi</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, se vai ligar a ele por meio 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 mostra que o caule vai se ligar a este.

<sup>xxii</sup>Durante o tempo em que um hemiepfito 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. Por isso, alguns autores chamam os de hemiepfitos de pseudotrepadeiras, em oposição às eutrepadeiras e às trepadeiras verdadeiras, que germinam no solo e sempre mantêm contato com ele. Depois que o hemiepfito secundário perde sua ligação com o solo, ele se torna indistinto de um epífito. Portanto, dependendo de seu estágio de desenvolvimento ontogenético, um hemiepfito 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 hemiepfitos secundários, e atribuir uma planta a uma dessas categorias pode ser assunto subjetivo.

<sup>xxiii</sup>Durante o tempo em que um hemiepfito 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. Por isso, alguns autores chamam os de hemiepfitos de pseudotrepadeiras, em oposição às eutrepadeiras e às trepadeiras verdadeiras, que germinam no solo e sempre mantêm contato com ele. Depois que o hemiepfito secundário perde sua ligação com o solo, ele se torna indistinto de um epífito. Portanto, dependendo de seu estágio de desenvolvimento ontogenético, um hemiepfito 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 hemiepfitos secundários, e atribuir uma planta a uma dessas categorias pode ser assunto subjetivo.

<sup>xxiv</sup>Segundo acordo, com v. sem subdivisões abundantes e

com o solo, é  
que germinam  
com o solo, ele  
ogênico, um  
única, uma única  
ologia, não é  
a uma dessas

se uma planta  
possível inserir  
de seu caule:  
se deslignou  
ste.

perenifólias.  
ida podem ser  
a de vida das  
em repadeiras  
o consideradas  
(**Trepadeiras**)  
escalas) escalam  
suporte (como  
As **repadeiras**  
(m) ou espinhos  
**pedras foliares**  
to consideradas  
apoiando-se e  
**spalhantes** (as  
sindótimos. As  
a atualmente a  
s: as herbáceas  
s certamente

ável do solo.  
zes adventícias  
(a) ela germinou  
te ela começa a  
s, é necessário  
o solo, ou b) ela  
razada no solo  
se uma planta

o morto e não se  
uma folha. Na  
el distinguir um  
confundidas com  
de fanerófitos:  
os restos dos  
sistema aéreo na

<sup>xxxiii</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 repadeiras. Para fazer tais distinções, deve ser observada a emissão de raízes pelos hemiepífitos primários (germinados sobre o forófito) em direção ao solo. 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 estípe) do forófito. Os hemiepífitos estrangulantes, quando estão sobre o forófito, dependem de sua estrutura para se desenvolver e, por isso, são chamados de parasitoides estruivais. Como invariavelmente matam o forófito por estrangulamento, são chamados de parasitoides e não parasitas (que tornam autossustentáveis e o forófito desaparece por decomposição, não é mais possível distingui-las das formas fanerófiticas. 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 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).

<sup>xxxiv</sup> Segundo alguns autores, os epífitos formam uma categoria especial de forma de vida e são classificados de acordo com vários critérios, em muitos grupos. Nos trabalhos originais de Raunkiaer, os epífitos foram considerados sem subdivisões, como fanerófitos, embora fossem representados como um grupo próprio. Epífitos foram consideradas abundantes em florestas pluviais, enquanto os avasculares são abundantes em florestas nemorais e boreais.