

**ESPECTROS BIOLÓGICOS FLORÍSTICOS DE CAMPOS RUPESTRES DE AFLORAMENTO
E CAMPOS ÚMIDOS DIFEREM ENTRE SI E EM RELAÇÃO AO
ESPECTRO BIOLÓGICO NORMAL DE RAUNKIAER¹**

**FLORISTIC BIOLOGICAL SPECTRA OF ROCK OUTCROPS AND WET GRASSLANDS
DIFFER BETWEEN THEMSELVES AND IN RELATION TO THE
RAUNKIAER'S NORMAL BIOLOGICAL SPECTRUM**

Natalia de Oliveira COSTA²; Roque CIELO-FILHO^{3, 4}

RESUMO – A distribuição de frequência de classes de formas de vida em uma flora, conhecida como espectro biológico florístico, varia em função das condições climáticas e edáficas em que as plantas se desenvolvem. Neste trabalho comparamos os espectros biológicos médios ($n = 3$) de equivalentes a Campo Rupestre de afloramento e a Campo Úmido no Estado de São Paulo na expectativa de encontrar diferenças significativas entre os dois tipos de comunidade. Os Campos Rupestres (G -corrigido = 23,41; p -valor = 0,0001) e os Campos Úmidos (G -corrigido = 80,34; $p < 0,0001$) diferiram do Espectro Biológico Normal de Raunkiaer, bem como diferenciaram-se entre si ($\chi^2 = 24,23$; $p < 0,0001$). Uma Análise de Correspondência Distendida separou Campos Rupestres de Campos Úmidos devido às maiores frequências de fanerófitos nos primeiros e de hemiptófitos e terófitos nos últimos. Sugerimos como hipóteses que os micro-habitats favoráveis ao desenvolvimento de fanerófitos sejam mais comuns nos Campos Rupestres de afloramento do que nos Campos Úmidos, ocorrendo o contrário com os micro-habitats favoráveis aos hemiptófitos. Esta forma de vida pode apresentar melhor ajustamento ao encharcamento do solo do que os caméfitos e geófitos. A estratégia de escape apresentada pelos terófitos seria pouco eficiente em Campos Rupestres de afloramento devido à escassez de solo para proteção das sementes.

Palavras-chave: Cerrado; estratégia adaptativa; estresse ambiental; formas de vida; grupos funcionais.

ABSTRACT – The frequency distribution of life forms in a flora, called floristic biological spectrum, varies according to the climatic and edaphic conditions under which plants grow. In this work we compared the average ($n = 3$) biological spectra of Rock outcrop and Wet grassland like communities in São Paulo state expecting to find significant differences between the two community types. Rock outcrops (G -corrected = 23.41; p -value = 0.0001) and Wet grasslands (G -corrected = 80.34; $p < 0.0001$) differed from the Raunkiaer's Normal Biological Spectrum, as did between one another ($\chi^2 = 24.23$; $p < 0.0001$). A Detrended Correspondence Analysis separated Rock outcrops from Wet grasslands due to the greater frequencies of phanerophytes in the former and of hemicryptophytes and therophytes in the latter. We hypothesize that the micro-habitats favoring phanerophytes are more abundant in Rock outcrops than in Wet grasslands, the contrary occurring with the micro-habitats favoring the hemicryptophytes. That life form may present better fitting to soil water saturation than the chamaephytes and geophytes. The escape strategy presented by therophytes would be little efficient in Rock outcrops due to the scarcity of soil to protect the seeds.

Keywords: adaptive strategy; Cerrado; environmental stress; functional groups; life forms.

¹Recebido para análise em 05.12.12. Aceito para publicação em 26.03.13.

²Bolsista de Iniciação Científica (CNPq/PIBIC – IF), Instituto Florestal, Divisão de Dasonomia, Rua do Horto, 931, 02377-000 São Paulo, SP, Brasil.

³Instituto Florestal, Rua do Horto, 931, 02377-000 São Paulo, SP, Brasil.

⁴Autor para correspondência: Roque Cielo Filho – roque@if.sp.gov.br

1 INTRODUÇÃO

As plantas apresentam diferentes estratégias de resistência ao estresse ambiental climático que podem ser analisadas a partir das formas de vida predominantes em determinada flora, pois as formas de vida representam diferentes graus de exposição atmosférica das gemas de brotamento (Raunkiaer, 1934). No sistema de classificação de formas de vida de Raunkiaer (1934), adaptado por Martins e Batalha (2011), as plantas são agrupadas em classes de acordo com a posição das gemas de brotamento no perfil vertical da vegetação. As principais classes de formas de vida, em grau decrescente de proteção e crescente de exposição atmosférica da gema de brotamento, são: terófitos, geófitos (criptófitos), hemicriptófitos, caméfitos e fanerófitos (Martins e Batalha, 2011).

A distribuição de frequência das classes de formas de vida em determinada flora recebe o nome de espectro biológico florístico. Segundo Raunkiaer (1934), o espectro biológico florístico pode demonstrar as condições climáticas em que a flora estudada ocorre. Esse autor propôs um espectro biológico representativo da flora vascular mundial – Espectro Biológico Normal de Raunkiaer (EBNR) – que resultou da amostragem de 1.000 espécies dessa flora. Em geral, sob os climas quentes e úmidos das baixas latitudes, onde a riqueza de plantas vasculares é maior, predominam os fanerófitos, o que resultou no predomínio desta forma de vida também no EBNR (Cain, 1950; Martins e Batalha, 2011).

Um desvio em relação ao EBNR, como uma maior frequência de formas de vida com sistema de brotamento mais protegido, pode indicar condições climáticas mais rigorosas. Em escalas geográficas mais amplas, o espectro biológico varia em função das condições climáticas, caracterizando diferentes fitoclimas (Raunkiaer, 1934). Por exemplo, maior proporção de fanerófitos em relação ao EBNR indica um clima méxico, também chamado de fitoclima fanerofítico (Cain, 1950). Por outro lado, maior proporção de hemicriptófitos ou caméfitos, em relação ao EBNR, pode indicar condições climáticas mais restritivas e um fitoclima hemicriptofítico ou camefítico, respectivamente (Martins e Batalha, 2011).

Em escalas geográficas mais restritas, as comunidades vegetais podem apresentar diferenças

em seus espectros biológicos florísticos, associadas às variações fisionômicas da vegetação, sob condições climáticas semelhantes (Mantovani, 1983; Batalha e Martins, 2002; Batalha e Martins, 2004; Meira Neto et al., 2007). No bioma Cerrado, por exemplo, a variação fisionômica está associada às propriedades do solo (Oliveira-Filho e Ratter, 2002), indicando que não só as condições climáticas, mas também as condições do substrato poderiam influenciar o espectro biológico florístico. Assim, o espectro biológico florístico poderia ser aplicado para obter pistas sobre como as plantas lidam com um amplo conjunto de fatores ambientais restritivos, desde climáticos até edáficos.

Argumenta-se que quando o estresse ambiental está relacionado a fatores ecológicos locais, tais como fatores edáficos, o espectro biológico vegetacional seria mais indicado do que o florístico para estudos ecológicos, pois, ao considerar a abundância de cada forma de vida, em vez do número de espécies, fornece uma descrição mais acurada da fisionomia da vegetação (Batalha e Martins, 2004). De fato, o espectro biológico vegetacional pode acusar diferenças ecológicas entre habitats, relacionadas ao substrato, que não são expressas no espectro biológico florístico (Messias et al., 2011). Entretanto, é possível que diferenças no espectro florístico ocorram ao lidarmos com habitats sob condições edáficas mais contrastantes.

No bioma Cerrado, ocorrem os Campos Rupestres e os Campos Úmidos (Ribeiro e Walter, 2008). Os solos dos Campos Rupestres são, em geral, do tipo litólico, formados pela decomposição de quartzitos, arenitos ou itacolomitos (Ribeiro e Dias, 2007). Nos afloramentos rochosos, o solo acumula-se em frestas e fendas da rocha, favorecendo o desenvolvimento de vegetação lenhosa (Ribeiro e Walter, 2008). Por outro lado, manchas de substrato arenoso favorecem o desenvolvimento de vegetação herbácea (Conceição e Giulietti, 2002). Portanto, a vegetação dos Campos Rupestres é muito heterogênea fisionomicamente e enfrenta restrições ambientais como solos rasos, ácidos e com poucos nutrientes, déficit hídrico causado pela estiagem e/ou deficiência de armazenagem, enxurradas, ação de incêndios, ventos constantes e geadas (Conceição e Giulietti, 2002; Caiafa e Silva, 2005; Ribeiro et al., 2007; Ribeiro e Dias, 2007; Ribeiro e Walter, 2008).

Os Campos Úmidos também apresentam variação fisionômica (Ribeiro e Walter, 2008), mas são caracterizados por solos do tipo hidromórfico, que, inversamente aos de Campos Rupestres, não apresentam escassez, mas excesso de água devido à uma drenagem ineficaz (Ribeiro e Dias, 2007; Ribeiro e Walter, 2008).

A vegetação campestre sobre afloramentos rochosos, em áreas próximas a remanescentes de Cerrado no estado de São Paulo, pode apresentar mais afinidade florística com Campos Rupestres do que com Campos de Altitude (Costa et al., 2011) podendo, portanto, ser considerada como equivalente a Campo Rupestre de afloramento no Estado. De modo semelhante, a vegetação campestre sobre solos hidromórficos pode apresentar considerável afinidade florística com remanescentes de cerrado adjacentes, justificando o seu tratamento como equivalente a Campo Úmido (Cielo-Filho et al., 2012).

Solos litólicos e solos hidromórficos apresentam características ambientais restritivas à vida vegetal. Dessa maneira, relativamente ao EBNR, algumas formas de vida mais resistentes aos rigores ambientais, como caméfitos e hemicriptófitos, tenderiam a estar mais bem representadas nos Campos Rupestres e Úmidos, enquanto fanerófitos seriam menos expressivos. Assim, esperamos encontrar espectros biológicos florísticos significativamente diferentes do EBNR em comunidades de Campo Rupestre e de Campo Úmido. Além disso, variações na disponibilidade de micro-habitats próprios ao desenvolvimento de fanerófitos e na natureza da restrição ambiental entre Campos Rupestres e Úmidos poderiam ocasionar variações no espectro biológico florístico entre os dois tipos de comunidades.

A hipótese deste trabalho é que comunidades vegetais com fisionomias semelhantes, sob um mesmo fitoclima, mas crescendo sobre solos com condições edáficas contrastantes, podem apresentar espectros biológicos florísticos diferentes do EBNR e também diferentes entre si. Para testar essa hipótese, comparamos o espectro biológico médio de comunidades vegetais de Campo Rupestre e de Campo Úmido com o EBNR e comparamos o espectro biológico médio de comunidades de Campo Rupestre com espectro biológico médio de comunidades de Campo Úmido.

Além disso, comparamos os espectros biológicos dos dois tipos de comunidades por meio de análise multivariada e avaliamos quais formas de vida foram responsáveis pelas diferenças observadas.

2 MATERIAL E MÉTODOS

2.1 Listas Consultadas

Nas comparações efetuadas neste trabalho, foram consideradas as listas florísticas de três equivalentes a Campo Rupestre e de três equivalentes a Campo Úmido no Estado de São Paulo (Figura 1, Tabela 1). O embasamento para a classificação dessas comunidades como Campos Rupestres e Campos Úmidos foi apresentado em Costa et al. (2011) e Cielo-Filho et al. (2012), respectivamente.

2.2 Classificação das Formas de Vida

As espécies presentes nas listas consultadas foram agrupadas em uma lista única, organizada de acordo com o sistema APG III (Souza e Lorenzi, 2012) e sinônimas foram consultadas na lista da Flora do Brasil (Forzza et al., 2012). A compilação das listas florísticas consideradas neste trabalho resultou em uma lista geral de 791 espécies. Após a exclusão das espécies de lianas, epífitas, holoparasitas e saprófitas, obtivemos uma lista com 709 espécies pertencentes às formas de vida consideradas em nossas análises. A partir dessa lista, as espécies tiveram suas formas de vida definidas ou confirmadas (para aquelas oriundas de listagens em que o autor já havia classificado as formas de vida) com base na chave apresentada por Martins e Batalha (2011), e o espectro biológico florístico de cada local foi definido. Terófitos apresentam gema de brotamento na semente, são espécies anuais; nos geófitos esta se abriga sob o solo; nos hemicriptófitos localiza-se ao nível do solo, mas sob a camada de folhas mortas; nos caméfitos está acima do nível do solo e abaixo de 50 cm; nos fanerófitos encontra-se acima de 50 cm (Martins e Batalha, 2011). Portanto, fanerófitos incluem tanto arbustos quanto árvores.

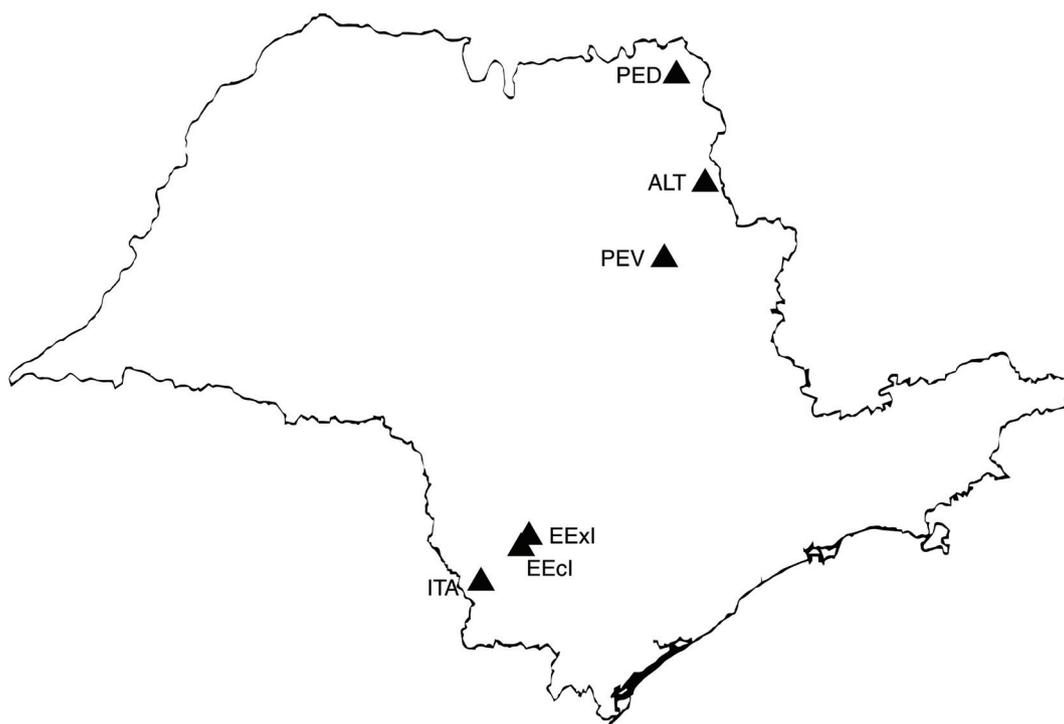


Figura 1. Mapa do Estado de São Paulo mostrando a localização dos três Campos Rupestres (ALT, EExI, PED) e três Campos Úmidos (ITA, PEV, EEcI) comparados. Mapa gerado com a ferramenta speciesMapper, disponível em <http://smlink.cria.org.br/tools?criaLANG=pt>.

Figure 1. Map of the São Paulo state showing the location of the three Rock outcrops (ALT, EExI, PED) and three Wet grasslands (ITA, PEV, EEcI) compared. Map generated with the tool speciesMapper, available from <http://smlink.cria.org.br/tools?criaLANG=pt>.

Tabela 1. Localização e características climáticas das comunidades de Campo Rupestre e Campo Úmido comparadas no presente estudo. Todos os municípios estão localizados no Estado de São Paulo. Dados climáticos e de altitude de acordo com Centro de Pesquisas Meteorológicas e Climáticas Aplicadas à Agricultura – CEPAGRI (2013).

Table 1. Location and climatic characteristics of the Campo Rupestre and Campo Úmido communities compared in the present study. All municipalities are located in the São Paulo state. Climatic and altitudinal data according to Centro de Pesquisas Meteorológicas e Climáticas Aplicadas à Agricultura – CEPAGRI (2013).

Sigla	Localização	Coordenadas	Altitude	Temperatura	Precipitação	Clima	Autor(es)
ALT	Altinópolis (Morro do Forno)	21°02'16"S, 47°19'18"O	924 m	20,4 °C	1.338 mm	Cwa	Oliveira e Godoy (2007)
PED	Pedregulho (Distrito de Estreito)	20°14'55"S, 47°28'48"O	1.040 m	20,1 °C	1.545 mm	Cwb	Sasaki e Mello-Silva (2008)
EExI	Itapeva (Estação Experimental de Itapeva)	24°02'56"S, 49°04'21"O	700 m	20,1 °C	1.278 mm	Cwa	Costa et al. (2011)
EExI	Itapeva (Estação Ecológica de Itapeva)	24°04'23"S, 48°04'54"O	700 m	20,1 °C	1.278 mm	Cwa	Almeida et al. (2010)
ITA	Itararé	24°05'S, 49°15'O	740 m	19,4 °C	1.415 mm	Cfa	Scaramuzza (2006)
PEV	Santa Rita do Passa Quatro (Parque Estadual de Vassununga/Gleba Pé-de-Gigante)	21°40'S, 47°38'O	760 m	21,1 °C	1.507 mm	Cwa	Batalha (1997)

2.3 Classificação das Formas de Vida

As espécies presentes nas listas consultadas foram agrupadas em uma lista única, organizada de acordo com o sistema APG III (Souza e Lorenzi, 2012) e sinônimas foram consultadas na lista da Flora do Brasil (Forzza et al., 2012). A compilação das listas florísticas consideradas neste trabalho resultou em uma lista geral de 791 espécies. Após a exclusão das espécies de lianas, epífitas, holoparasitas e saprófitas, obtivemos uma lista com 709 espécies pertencentes às formas de vida consideradas em nossas análises. A partir dessa lista as espécies tiveram suas formas de vida definidas ou confirmadas (para aquelas oriundas de listagens em que o autor já havia classificado as formas de vida) com base na chave apresentada por Martins e Batalha (2011), e o espectro biológico florístico de cada local foi definido. Terófitos apresentam gema de brotamento na semente, são espécies anuais; nos geófitos esta se abriga sob o solo; nos hemicriptófitos localiza-se ao nível do solo, mas sob a camada de folhas mortas; nos caméfitos está acima do nível do solo e abaixo de 50 cm; nos fanerófitos encontra-se acima de 50 cm (Martins e Batalha, 2011). Portanto, fanerófitos incluem tanto arbustos quanto árvores.

2.4 Análises Estatísticas

Nas análises estatísticas utilizamos o número de espécies das cinco principais classes de formas de vida: fanerófitos, caméfitos, hemicriptófitos, geófitos e terófitos, e excluímos as demais formas de vida (lianas, epífitas, holoparasitas e saprófitas) que totalizaram 10% das espécies encontradas. O EBNR apresenta as seguintes proporções: 46% de fanerófitos, 9% de caméfitos, 26% de hemicriptófitos, 6% de geófitos e 13% de terófitos (Raunkiaer, 1934). Para comparar os espectros biológicos de Campos Rupestres e de Campos Úmidos com o EBNR utilizamos o espectro biológico médio para cada tipo de comunidade e aplicamos um teste de aderência, teste G (Zar, 1999).

Comparamos também o espectro biológico médio dos Campos Rupestres com o espectro biológico médio dos Campos Úmidos por meio do teste de qui-quadrado de partição (Ayres et al., 2007). As análises estatísticas foram realizadas com o auxílio do programa BioEstat 5.0 (Ayres et al., 2007).

Complementamos as análises descritas acima com uma análise multivariada visando a obter um maior detalhamento das relações entre as listagens florísticas comparadas, no que se refere ao espectro biológico. Para isso, aplicamos uma Análise de Correspondência Distendida (McCune e Grace, 2002) a uma matriz cujas linhas correspondem às listas florísticas (ou localidades) e as colunas correspondem às cinco formas de vida consideradas. As células dessa matriz apresentam o número de espécies de determinada forma de vida em dada lista florística. A Análise de Correspondência Distendida – DCA foi efetuada no programa PCOrd 5.0 (McCune e Mefford, 1999).

3 RESULTADOS

A forma de vida predominante nos Campos Rupestres analisados foi a fanerófitica, sendo a mais comum na EExI e em ALT, e a segunda mais comum em PED. Nos Campos Úmidos predominaram os hemicriptófitos, sendo a forma de vida mais comum nos levantamentos utilizados neste estudo (Tabela 2). O mesmo padrão se manteve para os espectros biológicos médios de Campo Rupestre e Campo Úmido (Figura 2).

O teste G mostrou que o espectro biológico médio dos Campos Rupestres diferiu do esperado com base no EBNR (G -corrigido = 23,41, gl. = 4, p -valor = 0,0001). Em relação ao EBNR, Campos Rupestres apresentaram maior proporção de caméfitos e menor de terófitos e fanerófitos. O espectro biológico médio dos Campos Úmidos também diferiu do EBNR (G -corrigido = 80,34, gl. = 4, $p < 0,0001$). Os Campos Úmidos apresentaram maior proporção de hemicriptófitos e caméfitos, e menor proporção de fanerófitos comparado ao ao EBNR (Tabela 2).

Tabela 2. Espectros biológicos florísticos de Campos Rupestres e Campos Úmidos no Estado de São Paulo, acompanhados do espectro biológico médio para os dois tipos de comunidades. ALT – Morro do Forno, Altinópolis; PED – Distrito de Estreito, Pedregulho; EExI – Estação Experimental de Itapeva, Itapeva e Itaberá; EEcI – Estação Ecológica de Itapeva, Itapeva; ITA – município de Itararé; PEV – Parque Estadual de Vassununga/Gleba Pé-de-Gigante, Santa Rita do Passa Quatro. EBNR – Espectro Biológico Normal de Raunkiaer.

Table 2. Floristic biological spectra of Rock outcrops and Wet grasslands in São Paulo state, along with the mean biological spectrum for the two community types. ALT – Morro do Forno, Altinópolis municipality; PED – Estreito District, Pedregulho municipality; EExI – Itapeva Experimental Station, Itapeva and Itaberá municipalities; EEcI – Itapeva Ecological Station, Itapeva municipality; ITA – Itararé municipality; PEV – State Park of Vassununga/Gleba Pé-de-Gigante, Santa Rita do Passa Quatro municipality. EBNR – Raunkiaer's Normal Biological Spectrum.

Forma de vida	Campo Rupestre					Campo Úmido				
	ALT	PED	EExI	Média	EBNR	PEV	ITA	EEcI	Média	EBNR
Caméfitos	20	41	26	29	12	29	49	13	30	14
Fanerófitos	55	42	55	51	61	14	29	25	23	70
Geófitos	8	7	5	7	8	0	13	9	7	9
Hemicriptófitos	33	57	21	37	35	72	116	29	72	39
Terófitos	9	15	5	10	18	20	31	7	20	20
Total	125	162	112	134	134	135	238	83	152	152

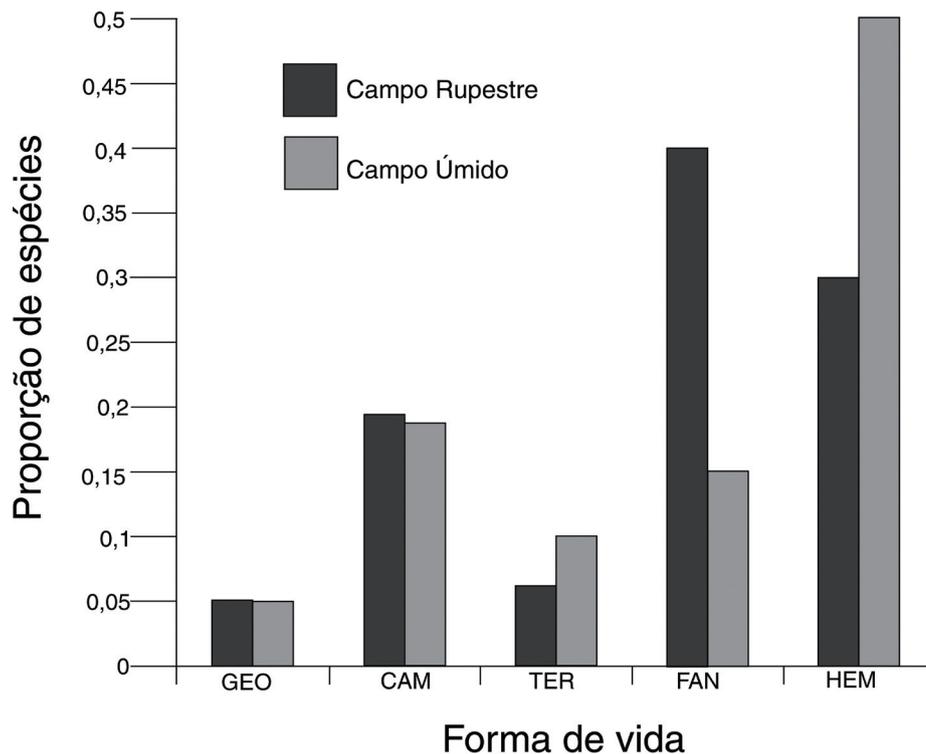


Figura 2. Espectro biológico florístico médio de Campos Rupestres e Campos Úmidos no Estado de São Paulo. GEO, geófitos; CAM, caméfitos; TER, terófitos; FAN, fanerófitos; HEM, hemicriptófitos.

Figure 2. Mean floristic biological spectrum of Rock outcrops and Wet grasslands in São Paulo state. GEO, geophytes; CAM, chamaephytes; TER, therophytes; FAN, phanerophytes; HEM, hemicryptophytes.

O espectro biológico médio dos Campos Rupestres diferiu do espectro médio dos Campos Úmidos ($\chi^2 = 24,23$, gl. = 4, $p < 0,0001$). Essa diferença se deveu à maior proporção de fanerófitos no Campo Rupestre (χ^2 -partição = 10,55, gl. = 1, p -valor = 0,0012) e à maior proporção de hemicriptófitos no Campo Úmido (χ^2 -partição = 11,72, gl. = 1, p -valor = 0,0006) (Figura 2). A proporção de terófitos foi maior no espectro biológico médio dos Campos Úmidos do que no espectro médio dos Campos Rupestres (Figura 2), embora isso não tenha resultado em diferença significativa entre os respectivos espectros biológicos médios (χ^2 -partição = 1,96, gl. = 1, p -valor = 0,162).

A Análise de Correspondência Distendida mostrou um padrão coerente com os resultados

das demais análises (Figura 3). O primeiro eixo respondeu por 87% da inércia total e separou em seus extremos os Campos Rupestres ALT e EExI dos Campos Úmidos ITA e PEV (Figura 3). A separação entre Campos Rupestres e Campos Úmidos, contudo, não foi tão clara na porção intermediária do gradiente representado pelo primeiro eixo da DCA. Os escores das formas de vida hemicriptofítica e terofítica no primeiro eixo da DCA ficaram posicionados no extremo do gradiente correspondente aos Campos Úmidos, indicando a importância dos hemicriptófitos e terófitos para a distinção daquele tipo de comunidade. Por outro lado, o escore da forma de vida fanerofítica ficou posicionado no extremo correspondente aos Campos Rupestres.

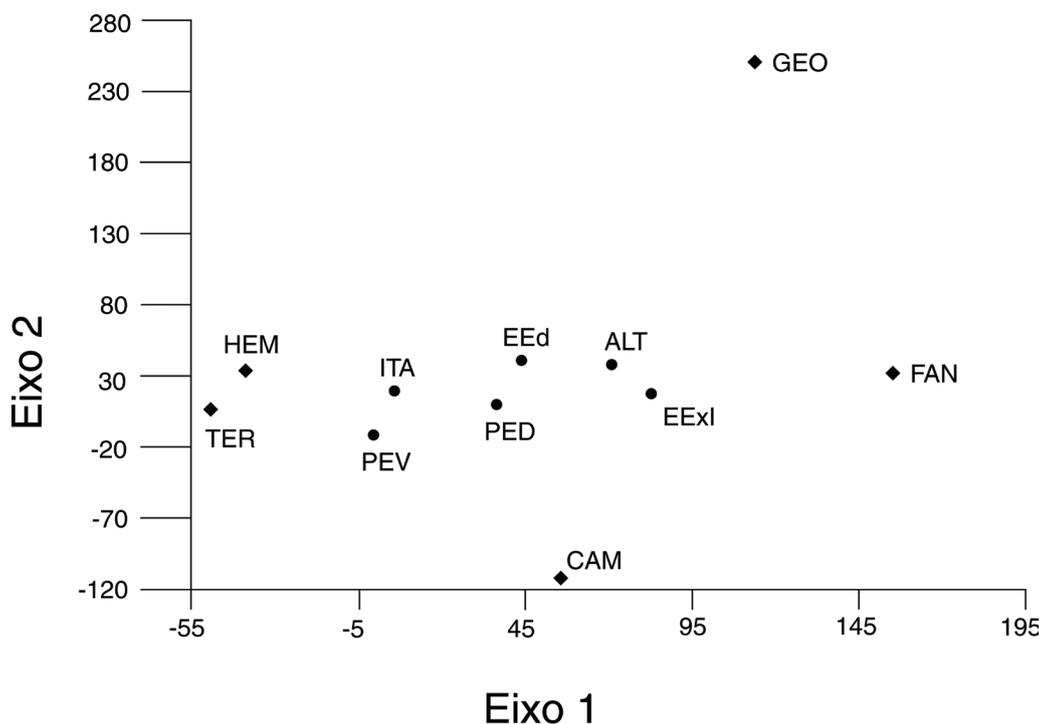


Figura 3. Análise de Correspondência Distendida para três Campos Rupestres (ALT, EExI, PED) e três Campos Úmidos (ITA, PEV, EEd) paulistas, mostrando as relações entre as comunidades em função do número de espécies em cada uma das formas de vida consideradas: GEO, geófitos; CAM, caméfitos; TER, terófitos; FAN, fanerófitos; HEM, hemicriptófitos.

Figure 3. Detrended Correspondence Analysis for three Rock outcrops (ALT, EExI, PED) and three Wet grasslands (ITA, PEV, EEd) in São Paulo state, showing the relationships among communities defined by the number of species in each one of the life forms considered: GEO, geophytes; CAM, chamaephytes; TER, therophytes; FAN, phanerophytes; HEM, hemicryptophytes.

4 DISCUSSÃO

4.1 Desvios em Relação ao EBNR

A menor representatividade de fanerófitos e a maior representatividade de caméfitos e hemicriptófitos, no espectro biológico médio dos Campos Rupestres e Campos Úmidos em relação ao EBNR, não condizem com um fitoclima fanerofítico, embora as formações campestres ocorram inseridas pontualmente em formações florestais no Estado de São Paulo (Kronka et al., 2005). Assim, é preciso considerar a influência de fatores edáficos, que podem condicionar mudanças fisionômicas na vegetação (Oliveira-Filho e Ratter, 2002), acompanhadas por alterações no espectro biológico florístico sob um mesmo fitoclima. De modo geral, fisionomias campestres apresentam maior frequência de hemicriptófitos e caméfitos, e menor frequência de fanerófitos, do que fisionomias florestais, independentemente do clima (Mantovani, 1983; Batalha e Martins, 2002; Batalha e Martins, 2004). No espectro biológico florístico da Estação Ecológica de Santa Bárbara (SP), por exemplo, verificou-se que o número de hemicriptófitos e caméfitos diminuiu e o número de fanerófitos aumentou no sentido Campo Limpo até Cerradão e Mata de Galeria (Meira Neto et al., 2007).

Tais variações na representatividade de formas de vida relatadas na literatura, assim como o desvio em relação ao EBNR observado, indicam que o espectro biológico florístico é sensível a variações edáficas e não só climáticas. Isso parece óbvio, mas poderia não ser assim se a resposta da vegetação aos fatores edáficos envolvesse apenas variações na abundância, mas não no número de espécies. Essa situação seria mais provável quando os habitats comparados apresentassem a mesma fitofisionomia, contudo, mesmo neste caso nossos resultados mostraram variação no espectro biológico florístico.

4.2 Diferenças entre Espectros Biológicos Florísticos

Tanto os Campos Rupestres quanto os Campos Úmidos apresentaram proporção de fanerófitos relativamente baixa em relação ao EBNR. Do ponto de vista edáfico, a natureza das restrições é diferente entre Campos Rupestres e Campos Úmidos (escassez de água e encharcamento), mas em ambos os casos resultaram em menor representatividade da forma de vida fanerofítica.

Apesar desse traço em comum, os espectros florísticos desses dois tipos de campos diferiram entre si. Os fanerófitos foram mais frequentes no espectro biológico médio dos Campos Rupestres do que no espectro médio dos Campos Úmidos, e o contrário se deu em relação aos hemicriptófitos e terófitos. Contudo, ao analisarmos as localidades uma a uma, verificamos que EEeI e PED destoam ligeiramente do padrão geral. As proporções de caméfitos e geófitos não variaram de forma significativa entre os dois tipos de comunidade. Ao que parece, as condições ambientais em ambos os tipos de campos foram igualmente favoráveis ou restritivas a caméfitos e geófitos.

4.2.1 Diferenças entre Espectros Biológicos Relacionadas aos Fanerófitos

Nos Campos Rupestres, frestas ou fendas nas rochas constituem micro-habitats que apresentam condições ambientais favoráveis ao estabelecimento de fanerófitos devido ao acúmulo de solo, promovendo o armazenamento de água e nutrientes, além de apoio mecânico para a fixação das raízes (Conceição e Pirani, 2005; Oliveira e Godoy, 2007; Costa et al., 2011). Em afloramentos rochosos presentes na região semiárida brasileira, os fanerófitos crescem preferencialmente em acúmulos de solo em fissuras e depressões da rocha, onde há melhores condições para a fixação das raízes e sustentação da parte aérea das plantas (Gomes e Alves, 2010). Em um afloramento rochoso no Itatiaia, RJ, os fanerófitos foram sub-representados em comparação a estudos em outros afloramentos na mesma região devido à escassez de fissuras nas rochas, onde o solo poderia ser acumulado (Ribeiro et al., 2007). Ainda assim, a ocorrência de um número relativamente elevado de fanerófitos em algumas áreas protegidas do vento, indicou a importância do suporte mecânico para a ocorrência de fanerófitos em afloramentos rochosos (Ribeiro et al., 2007).

Nos Campos Úmidos, o estabelecimento de fanerófitos está associado à ocorrência de microrrelevos elevados. Essa relação pode ser facilmente observada em florestas higrófilas, que ocorrem em áreas onde o lençol freático aflora e que apresentam uma rede de estreitos canais de drenagem que separam microrrelevos elevados onde os fanerófitos se estabelecem preferencialmente (Toniato et al., 1998; Carvalho et al., 2006).

Microrrelevos elevados constituem micro-habitats que apresentam condições ambientais menos restritivas em Campos Úmidos, devido à elevação do sistema radicular, diminuindo o contato direto com a água. Dentre as alterações que limitam o desenvolvimento e a sobrevivência das plantas em solos encharcados, destacam-se a diminuição de trocas gasosas entre o solo e o ar, a diminuição da disponibilidade de nutrientes, o aumento da produção de toxinas no solo e, especialmente, a anoxia (Medri et al., 2002). Uhlmann (2003), Tannus e Assis (2004) e Rebellato e Cunha (2005), ao discutirem o estabelecimento de fanerófitos em solos hidromórficos, convergiram em afirmar que solos mal drenados são restritivos para o estabelecimento de fanerófitos.

Portanto, é possível sugerir a hipótese de que a frequência elevada de fanerófitos nos Campos Rupestres em relação aos Campos Úmidos estaria relacionada à maior disponibilidade de micro-habitats adequados aos fanerófitos naquele tipo de campo. Ou seja, a disponibilidade dos micro-habitats fresta ou fenda nos Campos Rupestres superaria a disponibilidade do micro-habitat microrrelevo elevado nos Campos Úmidos. Além disso, é possível que a restrição ambiental ao estabelecimento de fanerófitos seja mais acentuada nos Campos Úmidos do que nos Campos Rupestres.

4.2.2 Diferenças entre Espectros Biológicos Relacionadas aos Hemicriptófitos

Os Campos Rupestres podem ser considerados um complexo vegetacional (Semir 1991) devido à heterogeneidade ambiental e fisionômica que pode ser encontrada nesses ambientes (Conceição e Giulietti, 2002). A subdivisão proposta por Rizzini (1997) para os Campos Rupestres ou Quartzíticos (na nomenclatura daquele autor) sugere que a representatividade de hemicriptófitos pode variar bastante entre os subtipos de campos: “com gramíneas”, “com gramíneas e subarbustos” e “dos afloramentos”. Essa variação foi confirmada por Conceição e Giulietti (2002) em Campos Rupestres da Chapada Diamantina, BA, onde os micro-habitats favoráveis aos hemicriptófitos foram escassos no Campo Rupestre de afloramento comparativamente ao Campo Rupestre com gramíneas, resultando em menor frequência de hemicriptófitos no primeiro tipo de campo.

Os Campos Rupestres considerados no presente estudo ocorrem em afloramento rochoso (Oliveira e Godoy, 2007; Sasaki e Mello-Silva, 2008; Costa et al., 2011). Assim, sugerimos que a escassez de micro-habitats favoráveis ao desenvolvimento de hemicriptófitos nos Campos Rupestres analisados seja o principal fator responsável pela diferença constatada na representatividade dessa forma de vida entre os Campos Rupestres e Campos Úmidos.

Cyperaceae e Poaceae estão entre as famílias mais ricas em Campos Úmidos (Tannus e Assis, 2004). Nessas famílias os hemicriptófitos predominam, o que explica, em parte, a frequência relativamente elevada dessa forma de vida nos Campos Úmidos aqui considerados. Tratam-se também de duas famílias muito diversificadas e, como tal, suas espécies apresentam adaptações aos mais diversos tipos de restrições ambientais, inclusive ao encharcamento do solo (Judd et al., 2002; Souza e Lorenzi, 2012). Há, ainda, outras famílias com expressiva riqueza de hemicriptófitos nos Campos Úmidos tais como Lentibulariaceae, Eriocaulaceae, Melastomataceae e Xyridaceae (Tannus e Assis, 2004). Contudo, essas constatações não são suficientes para explicar porque são os hemicriptófitos e não os caméfitos ou geófitos que predominam nos Campos Úmidos.

Os hemicriptófitos são, em geral, plantas herbáceas ao passo que os caméfitos são arbustos e subarbustos (Martins e Batalha, 2011). O sistema radicular das plantas herbáceas do Cerrado é, em geral, mais superficial do que o das plantas lenhosas (Scholz et al., 2007). O sistema de brotamento dos hemicriptófitos fica ao nível do solo, enquanto nos geófitos fica abaixo desse nível e pode apresentar função de reserva (Martins e Batalha, 2011). É possível sugerir como hipótese que os caméfitos e geófitos encontrem mais dificuldade que os hemicriptófitos para lidar com a condição de encharcamento do solo nos Campos Úmidos devido, respectivamente, à dificuldade de respiração de um sistema radicular mais profundo e ao ataque por fungos aos tecidos de reserva.

4.2.3 Diferenças entre Espectros Biológicos Relacionadas aos Terófitos

Os terófitos mostraram tendência semelhante aos hemicriptófitos no tocante à maior representatividade em Campos Úmidos, embora de forma não significativa pelo critério estatístico.

Meirelles et al. (1999) afirmam que o substrato rochoso dos Campos Rupestres constitui condição desfavorável ao estabelecimento de terófitos. Em um Campo inundável no Pantanal de Poconé, MT, Rebellato e Cunha (2005) verificaram predominância de terófitos tanto no período chuvoso, quanto no período seco. Em um gradiente hídrico de uma área de solo bem drenado para áreas úmidas, sazonalmente inundadas, as últimas apresentaram maior frequência de espécies terófiticas, indicando associação entre essa forma de vida e ambientes úmidos (Rebellato e Cunha, 2005). Por outro lado, Martins e Batalha (2011) associam a elevada representatividade de terófitos aos ambientes com severa restrição hídrica. Aparentemente, portanto, o espectro de condições ambientais restritivas em que os terófitos podem se desenvolver é mais amplo do que o que consta na literatura.

A resistência dos terófitos às condições desfavoráveis se dá por meio de uma estratégia de escape em que a gema de brotamento fica protegida pelos envoltórios da semente e esta permanece protegida pelo substrato (Martins e Batalha, 2011). É possível que essa estratégia seja mais eficiente para resistir ao estresse por excesso de água nos Campos Úmidos do que ao estresse por falta de água nos Campos Rupestres de afloramento, onde a escassez de solo pode comprometer severamente a proteção conferida à semente pelo substrato.

4.2.4 Desvios em Relação ao Padrão Geral

Em relação aos comportamentos diferenciados de EEcI e PED tendo em vista o padrão geral evidenciado nas nossas análises, as seguintes considerações podem ser formuladas:

1. uma maior abundância de microrrelevos elevados em EEcI poderia explicar a proporção relativamente elevada de fanerófitos nessa localidade comparativamente ao observado nos demais Campos Úmidos, ITA e PEV. Além disso, um viés de amostragem pode ter acarretado subestimativa do número de hemicriptófitos em EEcI (Almeida et al., 2010);
2. os Campos Rupestres em ALT e EExI apresentam substrato rochoso e rochoso com frestas e depressões preenchidas por substrato arenoso (Oliveira e Godoy, 2007; Costa et al., 2011), enquanto em PED o substrato foi descrito como areno-pedregoso

(Sasaki e Mello-Silva, 2008), sugerindo que particularidades do substrato em PED poderiam ser responsáveis pela representatividade relativamente menor de fanerófitos e maior de hemicriptófitos nessa localidade. Além disso, PED é o único Campo Rupestre comparado com relatos de incêndio, e é sabido que incêndios podem favorecer hemicriptófitos em detrimento de fanerófitos (e.g. Tannus e Assis, 2004).

5 CONCLUSÕES

O espectro biológico florístico pode variar entre comunidades fisionomicamente semelhantes, mas submetidas a condições edáficas contrastantes, gerando hipóteses ecológicas em que os fatores climáticos, que inspiraram a proposição do sistema de formas de vida de Raunkiaer, são substituídos por condicionantes relacionados ao substrato. Isso demonstra a versatilidade do espectro biológico florístico. Entretanto, em situações em que as variações ambientais entre habitats são menos acentuadas, o espectro biológico vegetacional pode ser mais eficiente para estudos ecológicos (Batalha e Martins, 2004; Messias et al., 2011).

As formas de vida envolvidas na diferenciação entre os espectros biológicos, neste trabalho, são os fanerófitos e os hemicriptófitos, embora haja evidências de que os terófitos também contribuam para essa diferenciação. A diferença nos espectros biológicos pode estar relacionada a variações na disponibilidade de micro-habitats propícios ao desenvolvimento de fanerófitos e hemicriptófitos entre os dois tipos de comunidade: Campos Rupestres de afloramento apresentariam maior disponibilidade de micro-habitats favoráveis aos fanerófitos, e escassez de micro-habitats favoráveis aos hemicriptófitos, comparativamente aos Campos Úmidos. Sugerimos que no Campo Úmido a proteção da gema de brotamento ao nível do solo e o sistema radicular superficial poderiam conferir maior ajustamento aos hemicriptófitos em relação aos caméfitos e geófitos. Sugerimos ainda que os terófitos estariam aptos a se desenvolver sob uma gama de restrições ambientais, mais ampla do que o relatado na literatura, incluindo desde condições de seca até encharcamento do solo e que a escassez de solo nos Campos Rupestres comprometeria a proteção das sementes pelo substrato e, portanto, a eficiência da estratégia de escape apresentada pelos terófitos.

6 AGRADECIMENTOS

Ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq/PIBIC-IF) pela concessão de bolsa de Iniciação Científica a Natalia de Oliveira Costa. Às Dras. Daniela Sampaio e Oriana Fávero pelas sugestões ao texto. Ao Pesquisador Científico Claudio de Moura pela cuidadosa relatoria, aos dois revisores anônimos pelas ótimas sugestões e à Yara Crisina Marcondes pela revisão final do texto.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ALMEIDA, R.S. et al. Campo sujo úmido: fisionomia de cerrado ameaçada pela contaminação de *Pinus elliottii* Engelm. na Estação Ecológica de Itapeva, Estado de São Paulo. **Rev. Inst. Flor.**, v. 22, n. 1, p. 71-91, 2010.
- AYRES, M. et al. **Bioestat 5.0**: aplicações estatísticas nas áreas das ciências biológicas e médicas. Belém: Sociedade Civil Mamirauá, 2007. 364 p.
- BATALHA, M.A. **Análise da vegetação da ARIE Cerrado Pé-de-Gigante (Santa Rita do Passa Quatro, SP)**. 1997. 179 f. Dissertação (Mestrado em Botânica) – Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo, São Paulo.
- _____.; MARTINS, F.R. Life-form spectra of Brazilian cerrado sites. **Flora**, v. 197, n. 6, p. 452-460, 2002.
- _____. Floristic, frequency, and vegetation life-form spectra of a cerrado site. **Brazilian Journal of Biology**, v. 64, n. 2, p. 201-209, 2004.
- CAIAFA, A.N.; SILVA, A.F. Composição florística e espectro biológico de um campo de altitude no Parque Estadual da Serra do Brigadeiro, Minas Gerais – Brasil. **Rodriguésia**, v. 56, n. 87, p. 163-173, 2005.
- CAIN, S.A. Life-forms and phytoclimate. **The Botanical Review**, v. 16, n. 1, p. 1-32, 1950.
- CARVALHO, F.A. et al. Estrutura da comunidade arbórea da floresta atlântica de baixada periodicamente inundada na Reserva Biológica de Poço das Antas, Rio de Janeiro, Brasil. **Rodriguésia**, v. 57, n. 3, p. 503-518, 2006.
- CENTRO DE PESQUISAS METEOROLÓGICAS E CLIMÁTICAS APLICADAS À AGRICULTURA – CEPAGRI. Disponível em: <<http://www.cpa.unicamp.br/outras-informacoes/clima-dos-municipios-paulistas.html>>. Acesso em: 11 fev. 2013.
- CIELO-FILHO, R. et al. Floristic aspects of the Itapeva Ecological Station, SP: a protected area in the southern limit of the Cerrado biome. **Biota Neotropica**, v. 12, n. 2, p. 147-166, 2012.
- CONCEIÇÃO, A.A.; GIULIETTI, A.M. Composição florística e aspectos estruturais de campo rupestre em dois platôs do Morro do Pai Inácio, Chapada Diamantina, Bahia, Brasil. **Hoehnea**, v. 29, n. 1, p. 37-48, 2002.
- _____.; PIRANI, J.R. Delimitação de habitats em campos rupestres na Chapada Diamantina, Bahia: substratos, composição florística e aspectos estruturais. **Bol. Bot. Univ. São Paulo**, v. 23, n. 1, p. 85-111, 2005.
- COSTA, N.O. et al. Caracterização florística da vegetação sobre afloramento rochoso na Estação Experimental de Itapeva, SP, e comparação com áreas de campos rupestres e de altitude. **Rev. Inst. Flor.**, v. 23, n. 1, p. 81-108, 2011.
- FORZZA, R.C. et al. **Lista de espécies da flora do Brasil 2012**. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. Disponível em: <<http://floradobrasil.jbrj.gov.br/2012>>. Acesso em: 15 abr. 2012.
- GOMES, P.; ALVES, M. Floristic diversity of two crystalline rocky outcrops in the Brazilian northeast semi-arid region. **Revista Brasileira de Botânica**, v. 33, n. 4, p. 661-676, 2010.
- JUDD, W.S. et al. **Plant systematics: a phylogenetic approach**. Sunderland: Sinauer Associates, 2002. 576 p.
- KRONKA, F.J.N. et al. **Inventário florestal da vegetação natural do Estado de São Paulo**. São Paulo: Secretaria do Meio Ambiente, 2005. 200 p.
- MANTOVANI, W. **Composição e similaridade florística, fenologia e espectro biológico do cerrado na Reserva de Moji Guaçu, Estado de São Paulo**. 1983. 147 f. Dissertação (Mestrado em Biologia/Ecologia) – Universidade Estadual de Campinas, Campinas.

- MARTINS, F.R.; BATALHA, M.A. Formas de vida, espectro biológico de Raunkiaer e fisionomia da vegetação. In: FELFILI, J.M. et al. (Ed.). **Fitossociologia no Brasil: métodos e estudos de caso**. Viçosa–MG: UFV, 2011. p. 44-85.
- McCUNE, B.; GRACE, J.B. **Analysis of ecological communities**. Glendeden Beach: MjM Software Design, 2002. 300 p.
- _____; MEFFORD, M.J. PC-Ord. **Multivariate analysis of ecological data**. Version 5.0. Glendeden Beach: MjM Software Design, 1999.
- MEDRI, M.E. et al. Estudos sobre a tolerância ao alagamento em espécies arbóreas nativas da bacia do rio Tibagi. In: MEDRI, M.E. et al. (Ed.). **A bacia do rio Tibagi**. Londrina: Edição dos Editores, 2002. p. 133-172.
- MEIRA NETO, J.A.A.; MARTINS, FR.; VALENTE, G.E. Composição florística e espectro biológico na Estação Ecológica de Santa Bárbara, Estado de São Paulo, Brasil. **Revista Árvore**, v. 31, n. 5, p. 907-922, 2007.
- MEIRELLES, S.T.; PIVELLO, V.R.; JOLY, C.A. The vegetation of granite rock outcrops in Rio de Janeiro, Brazil, and the need for its protection. **Environmental Conservation**, v. 26, n. 1, p. 10-20, 1999.
- MESSIAS, M.C.T.B. et al. Life-form spectra of quartzite and itabirite rocky outcrop sites, Minas Gerais, Brazil. **Biota Neotropica**, v. 11, n. 2, p. 255-268, 2011.
- OLIVEIRA, R.B.; GODOY, S.A.P. Composição florística dos afloramentos rochosos do Morro do Forno, Altinópolis, São Paulo. **Biota Neotropica**, v. 7, n. 2, p. 37-47, 2007.
- OLIVEIRA-FILHO, A.T.; RATTER, J.A. Vegetation physiognomies and woody flora of the cerrado biome. In: OLIVEIRA, P.S.; MARQUIS, R.J. (Org.). **The cerrados of Brazil: ecology and natural history of a Neotropical Savanna**. New York: Columbia University Press, 2002. p. 91-120.
- RAUNKIAER, C. **The life forms of plants and statistical plant geography**. Oxford: Clarendon Press, 1934. 632 p.
- REBELLATO, L.; CUNHA, C.N. Efeito do “fluxo sazonal mínimo da inundação” sobre a composição e estrutura de um campo inundável no Pantanal de Poconé, MT, Brasil. **Acta Botanica Brasilica**, v. 19, n. 4, p. 789-799, 2005.
- RIBEIRO, J.F.; DIAS, T. (Org.). Diversidade e conservação da flora. In: BRASIL. Ministério do Meio Ambiente. **Biodiversidade do Cerrado e Pantanal: áreas e ações prioritárias para conservação**. Brasília, DF, 2007. p. 21-138.
- _____; WALTER, B.M.T. As principais fitofisionomias do bioma Cerrado. In: SANO, S.M.; ALMEIDA, S.P.; RIBEIRO, J.F. (Ed.). **Cerrado: ecologia e flora**. Brasília, DF: EMBRAPA, 2008. p. 153-212.
- RIBEIRO, K.T.; MEDINA, B.M.O.; SCARANO, F.R. Species composition and biogeographic of the rock outcrop flora on the high plateau of Itatiaia, SE-Brazil. **Revista Brasileira de Botânica**, v. 30, n. 4, p. 623-639, 2007.
- RIZZINI, C.T. **Tratado de fitogeografia do Brasil**. Rio de Janeiro: Âmbito Cultural, 1997. 747 p.
- SASAKI, D.; MELLO-SILVA, R. Levantamento florístico no cerrado de Pedregulho, SP, Brasil. **Acta Botanica Brasilica**, v. 22, n. 1, p. 187-202, 2008.
- SCARAMUZZA, C.A.M. **Flora e ecologia dos campos de Itararé, São Paulo, Brasil**. 2006. 153 f. Tese (Doutorado em Ecologia) – Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo, São Paulo.
- SCHOLZ, F.G. et al. Biophysical properties and functional significance of stem water storage tissues in neotropical savanna trees. **Plant Cell Environment**, v. 30, p. 236-248, 2007.
- SEMIR, J. **Revisão taxonômica de *Lychnophora Mart. (Vernoniae: Compositae)***. 1991. 515 f. Tese (Doutorado em Biologia Vegetal) – Universidade Estadual de Campinas, Campinas.
- SOUZA, V.C.; LORENZI, H. **Botânica sistemática: guia ilustrado para identificação das famílias de fanerógamas nativas e exóticas do Brasil, baseado em APG III**. Nova Odessa: Instituto Plantarum, 2012. 768 p.
- TANNUS, J.L.S.; ASSIS, M.A. Composição de espécies vasculares de campo sujo e campo úmido em área de cerrado, Itirapina – SP, Brasil. **Revista Brasileira de Botânica**, v. 27, n. 3, p. 489-506, 2004.